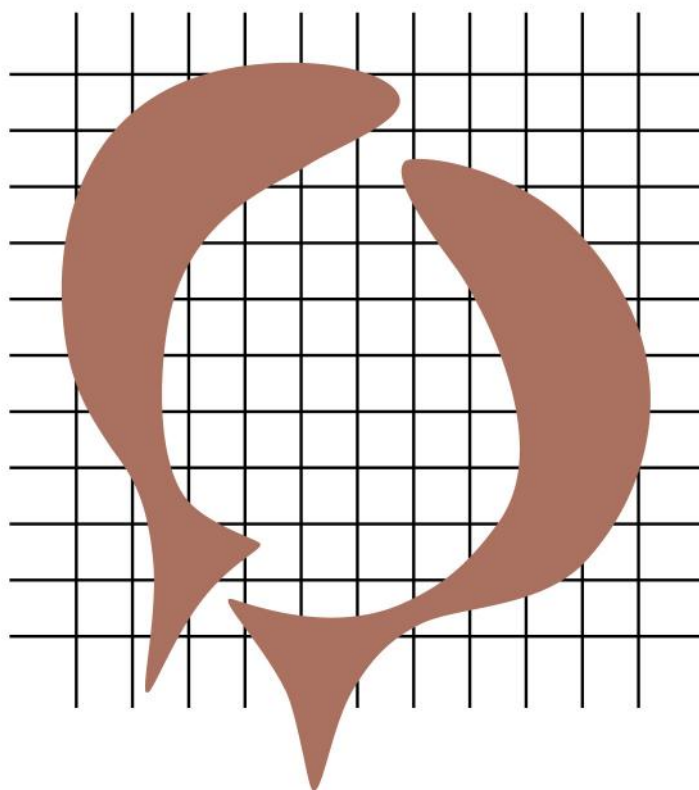


# NVG NIEUWSBRIEF

vijftiende jaargang no. 2, november 2006

## *Nederlandse Vereniging voor* Gedragsbiologie



### Inhoud:

- |  |   |                              |    |
|--|---|------------------------------|----|
| • Aankondiging Dalfsen 2006  | 3 | • Agenda congressen          | 9  |
| • Serge Daan Symposium:<br>Ultimate questions in<br>behavioral biology | 4 | • Aanstaande promoties       | 10 |
| • De Dobberke Stichting  | 6 | • Proefschriftsamenvattingen |    |
| • Gezocht: gedragsbiologische<br>woordvoerders                         | 6 | Godelieve Kranendonck        | 11 |
| • Nieuwsberichten  | 7 | Machteld van Dierendonck     | 16 |
| • VIDI project Christiaan Both   | 8 | Frouke Hofstede              | 20 |
|  |   | Margot Meijer                | 24 |
|  |   | Peter Dijkstra               | 28 |
|  |   | • Vakature                   | 33 |

## 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. C. ten Cate (voorzitter)  
Dr. Paul Koene (secretaris)  
Dr. Maaïke Kempes (penningmeester)  
Dr. Christiaan Both (Dalfsen)  
Prof. Dr. Henk Visser en Dr. B. Houx  
(redactie nieuwsbrief)  
Dr. Katharina Riebel (internationale zaken)

### Informatie

Informatie over de NVG kan gevonden worden op de website:  
<http://www.gedragsbiologie.org>

of kan worden ingewonnen bij de voorzitter Prof. C. ten Cate, e-mail: [tencate@rulsfb.leidenuniv.nl](mailto:tencate@rulsfb.leidenuniv.nl)

### Lidmaatschap

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

e-mail: [paul.koene@chello.nl](mailto: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:

Prof. Dr. Henk Visser, Zoologisch Laboratorium, Universiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren, fax: 050-3635205, [g.h.visser@rug.nl](mailto:g.h.visser@rug.nl),  
of aan Dr. Bart Houx, Ethologie en Welzijn, Universiteit Utrecht, Yalelaan 2, 3584 CM Utrecht, fax: 030-2539227, of [b.b.houx@vet.uu.nl](mailto:b.b.houx@vet.uu.nl)

## Redactioneel voorwoord

Voor U ligt NVG Nieuwsbrief nummer 2 van de vijftiende jaargang. Het nummer bevat informatie over Dalfsen 2006, en een aantal andere belangrijke evenementen. Er zijn in dit nummer samenvattingen opgenomen van maar liefst 5 verschillende proefschriften, die

de breedte van het werkterrein van de nederlandse gedragsbiologen onderstrepen.

Veel leesplezier en tot ziens in Dalfsen!

Bart Houx en Henk Visser

## Annual meeting 22-24 November 2006 in Dalfsen

Dear colleagues,

We hereby cordially invite you to 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/>). 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. Both on Wednesday and Friday, there will be a shuttle from and to the train station. Several highlights of the program are scheduled for Friday afternoon, so better do not plan on leaving early! In contrast to the program of the last years, we do not have plenaries in the morning, which gives more time for talks submitted by participants.

As behavioural biologists we increasing focus on detailed processes, and need lab-studies for answering questions. This, however, has the risk that we loose the connection with the natural context in which the behaviours evolved. Martin Wikelski from Princeton will in his talk advocate the need of field studies. Martin is one of the leaders in the field of large scale studies on very diverse animals. Recently he has been able to satellite track dragonflies, but he also works on migratory birds, marine iguanas and a whole community of tropical animals in the rain forests of Panama. In his work he combines detailed studies on the physiology of animals with studies on their behaviour in the wild.

Animals roam over smaller or larger areas, and they have to built up knowledge of the places they have visited and probably will visit again. This is especially true for animals that store their food, as many birds do.

They often come back later to these stores to retrieve their food, sometimes after months. Sue Healy (Edinburgh) will speak on the interplay between the adaptive value of memorising specific things of the environment, and the neural processes involved.

The scientific program will start after dinner on Wednesday night with the Gerard Baerends lecture, this year given by **Martin Wikelski** (University of Princeton, <http://www.princeton.edu/~wikelski/>) on the topic: ***Going wild: why biology needs field research.*** Thursday evening, **Sue Healy** (University of Edinburgh, <http://cognition.icapb.ed.ac.uk/>) will talk on: ***An adaptationist view of spatial cognition.***

Some recent titles of work by Martin Wikelski and Sue Healy are:

- Holland, R.A., **Wikelski, M.** & Wilcove, D.S. (2006) How and why do insects migrate? *Science*, **313**, 794-796.
- **Wikelski, M.** (2005) Evolution of body size in Galapagos marine iguanas. *Proc.Biol.Sci.*, **272**, 1985-1993.
- **Wikelski, M.** & Cooke, S.J. (2006) Conservation physiology. *Trends Ecol.Evol.*, **21**, 38-46.
- **Healy, S.D.** & Jones, C.M. (2002) Animal learning and memory: an integration of cognition and ecology. *Zoology.(Jena)*, **105**, 321-327.
- **Healy, S.D.**, de, Kort, S.R. & Clayton, N.S. (2005) The hippocampus, spatial memory and food hoarding: a puzzle revisited. *Trends Ecol.Evol.*, **20**, 17-22.
- **Healy, S.D.** (2006) Imprinting: seeing food and eating it. *Curr.Biol.*, **16**, R501-R502.

On Friday afternoon we aim for a mini-symposium on the theme of **Evolution**

**and behaviour**, giving summaries of their projects in the NWO program of scientists that do not consider themselves directly as behavioural biologists.

1. Annemie Ploeger (psychology) - "Integrating developmental psychology, dynamic systems theory and evolutionary theory"
2. Eva van den Broek (artificial intelligence /psychology /economy) - "The co-evolution of social behavior and social institutions: a combined theoretical and experimental approach"
3. Daan van Soest (economy) - "The co-evolution of renewable natural resources and informal institutions, and the implications for government policy design"

The remainder of the program will consist of contributed spoken papers (approx 20 min), a poster session, the annual general meeting (Thursday evening) as well as informal discussions, for example during the borrel on Thursday night sponsored by

*Noldus Information Technology*, who will also be present with various presentations and a helpdesk.

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

For further inquiries please contact  
Christiaan Both  
(general organisation, program)  
☎ 050-3632235, ✉ C.Both@rug.nl  
Maaïke Kempes  
(treasurer NVG, financial issues)  
☎ 030 - 2539026/1470,  
✉ kempes\_m@hotmail.com  
Further information and regular updates at  
<http://www.gedragsbiologie.org>

Graag tot ziens in Dalfsen!

Christiaan Both and Maaïke Kempes

## Ultimate Questions in Behavioral Biology

Symposium inspired by Serge Daan  
12 december 2006  
Aula, Academy Building, University of Groningen  
Broerstraat 5, Groningen

Het afgelopen decennium is er een toenemende belangstelling en waardering voor de evolutionaire wortels van ons menselijk gedrag. Waarom gedragen we ons zoals we doen? In welke mate heeft de evolutionaire geschiedenis ons gedrag en alles wat daar bij hoort geprogrammeerd? Wat is de flexibiliteit in ons gedrag? Rond deze vragen is substantiële wetenschappelijke vooruitgang geboekt. Dit gebeurde mede door toenemende integratie van de biologische benadering met die van de andere gedragswetenschappen zoals de psychologie, sociologie en

economie. De tijd is rijp om de aard en relevantie van deze inzichten aan een breder publiek kenbaar te maken.

Wetenschappelijke vooruitgang staat of valt met de inzet van mensen die anderen weten te inspireren om hun tanden in een wetenschappelijk probleem te zetten. Binnen de Rijksuniversiteit Groningen is Professor Serge Daan onmiskenbaar één van die inspirerende personen. Onophoudelijk heeft hij mensen uitgelegd hoe belangrijk de vragen zijn die binnen de gedragsbiologie worden gesteld en hoe belangrijk het is om voor het verkrijgen

van de antwoorden een grote verscheidenheid aan diermodellen te gebruiken. Zelf heeft hij fundamentele en voor de mens relevante principes in gedrag ontsluitend door ze te ontrafelen bij ondermeer vleermuizen en torenvalken in het wild, en genetisch gemanipuleerde muizen en omgevings-gemanipuleerde mensen in het laboratorium. Steeds weer heeft hij uitgelegd hoe belangrijk interdisciplinair onderzoek hierbij is en wat de betekenis is van de antwoorden voor wetenschap en maatschappij. Onophoudelijk heeft hij mensen geïnspireerd om zelf één van die vragen ter hand te nemen en

met meer dan maximale inzet aan het antwoord te gaan werken.

De kwaliteit van zijn werk heeft geleid tot grote internationale erkenning. Het is dan ook niet verwonderlijk dat hij in november 2006 uit handen van de Japanse keizer de prestigieuze Internationale Prijs voor de Biologie uitgereikt zal krijgen. De grote fundamentele vragen in de gedragsbiologie die prof. Serge Daan zo inspireren zijn in wezen existentiële vragen in een biologisch kader. Het is om die reden dat wij een symposium organiseren rondom de vragen van Serge.

## Programma

10:15 registration and coffee  
10:45 Why WHY? Ton Groothuis, professor of behavioural biology, University of Groningen  
11:00 Why do we smell? Martha McClintock, director Institute for mind and biology, University of Chicago  
11:30 Why do we share imagination? Jan van Hooff, emeritus professor of ethology, University of Utrecht  
12:00 Why are we jealous? Bram Buunk, academy professor in social psychology, University of Groningen  
12:30 lunch  
13:45 WHY versus WHEN. Domien Beersma, professor of chronobiology, University of Groningen  
14:00 Why don't we have more kids? Serge Daan, Niko Tinbergen chair in behavioural biology, University of Groningen  
14:30 Why don't we work harder? John Speakman, professor of zoology, Centre of energy regulation and obesity, University of Aberdeen  
15:00 tea break  
15.30 Why do we sleep? Alex Borbély, emeritus professor of pharmacology,

vice president for teaching, University of Zürich  
16.00 When do we do all this? Till Roenneberg, Professor of chronobiology, University of Munich  
16:30 In honour of Serge Daan. Frans Zwarts, Professor of linguistics, rector magnificus, University of Groningen

16:45 reception

De voordrachten in dit symposium zijn speciaal bestemd voor een breed publiek. Toegang, inclusief koffie, lunch en receptie is gratis.

De ruimte is beperkt. Daarom moet u zich wel aanmelden via onze website [www.rug.nl/fwn/why](http://www.rug.nl/fwn/why). Er geldt: wie het eerst komt, het eerst maalt!

Dit symposium wordt gesponsord door de Rijksuniversiteit Groningen, de Faculteit der Wiskunde en Natuurwetenschappen, de onderzoeksschool voor Behavioural and Cognitive Neurosciences en de Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie.

Organization: Domien Beersma and Ton Groothuis

## Ondersteuning voor gedragsbiologisch onderzoek door de Dobberke Stichting

Diverse onderzoekers en studenten hebben in het verleden kunnen profiteren van subsidies van de Dobberke Stichting voor Vergelijkende Psychologie. De afgelopen jaren hebben belangstellenden gemerkt dat hun aanvragen niet in behandeling genomen werden of dat onduidelijk was wat de status van de Stichting was. De reden daarvoor was dat het beheer van de stichting is overgegaan van Artis naar de KNAW. Dat klinkt als een eenvoudige verhuizing, maar de praktijk was helaas anders. Maar er is goed nieuws: de stichting is weer tot leven gewekt en er zijn weer subsidies aan te vragen. Wel zijn de richtlijnen voor het verkrijgen van subsidies veranderd. In 2006 kunnen tot 15 november nog subsidieaanvragen worden ingediend en er is in totaal een bedrag van

ongeveer 50.000€ beschikbaar. Sinds kort zijn op de subsidiewebsite van de KNAW alle details te lezen: waarvoor, hoeveel, door wie, wanneer en hoe subsidie kan worden aangevraagd. Zie <http://www.knaw.nl/cfdata/subsidies/subsidie.cfm> voor deze informatie. De aanvragen worden beoordeeld door het bestuur van de Stichting, waarin op dit moment zitten: Serge Daan, Jan van Hooff, Marcel Visser, Gilles van Luitelaar en ondergetekende. We hopen dat de Dobberke Stichting, evenals in het verleden, weer een rol kan spelen in het mogelijk maken van projecten die niet via de gebruikelijke geldstromen ondersteuning kunnen krijgen.

Carel ten Cate (vz Dobberke Stichting)

## Gezocht: enthousiaste gedragsbiologische woordvoerders

Kunnen dieren een tsunami voorspellen? Komt homoseksualiteit voor bij dieren? Kun je ultrasoon geluid gebruiken om muizen te verjagen? Regelmatig krijgt de NVG dit soort vragen over diergedrag. Het betreft hier niet alleen scholieren die een werkstuk willen maken; ook de media weten ons te vinden. En soms komt er een verzoek binnen om een lezing over een gedragsbiologisch onderwerp.

De NVG wil zich graag opwerpen als bemiddelaar voor wetenschappelijk verantwoorde informatie over diergedrag. Niet alleen omdat maatschappelijke informatievoorziening en popularisering tot het takenpakket van wetenschappers behoort. Maar ook omdat het gewoon leuk is om kennis over ons vakgebied uit te dragen. En laten we wel zijn: gedragsbiologie mag zich verheugen op een warme maatschappelijke belangstelling. Vandaar dat scholieren meestal niet

vergeefs bij ons aankloppen. Indien mogelijk krijgen ze een kort antwoord en een verwijzing naar verdere informatie. Maar om een efficiënt antwoord te kunnen geven op meer concrete vragen uit de samenleving, moeten we vaak een beroep doen op de expertise van onze leden.

Vandaar dat we willen inventariseren welke gemotiveerde gedragsbiologen hun kennis af en toe willen inzetten om serieuze vragen uit de maatschappij te beantwoorden. Dus heb je er geen bezwaar tegen om eens een journalist te woord staan, een lezing te geven of zelfs "met je kop op tv te komen" (zoals een enthousiaste collega het verwoordde), stuur dan een mailtje naar onderstaand adres. Vermeld daarin dan over welke onderwerpen en diersoorten we je kunnen benaderen. Doen!

Opgave bij onze secretaris Paul Koene: paul.koene@chello.nl

## Overige nieuwsberichten

Deze rubriek is sterk afhankelijk van uw medewerking. Heeft u interessant nieuws voor de NVG? Mail het dan naar Henk Visser: g.h.visser@rug.nl

- Gedragsbioloog professor dr. **Serge Daan** van de Rijksuniversiteit Groningen krijgt de International Prize for Biology 2006 toegekend van de Japan Society for the Promotion of Science. De prijs zal 20 november 2006 in Tokyo worden uitgereikt in aanwezigheid van de Japanse keizer. De prestigieuze prijs is in 1985 ingesteld en wordt jaarlijks toegekend. Hij bestaat uit een medaille en bedrag van tien miljoen yen (ongeveer 65.000 euro). Wereldwijd wordt hij beschouwd als een van de belangrijkste prijzen voor de biologie. Bekende vroegere winnaars zijn Edward O. Wilson en Ernst Mayr, beiden van Harvard University. Serge Daan (1940) bekleedt in Groningen de Niko Tinbergen leerstoel. Hij is een expert op gebied van evolutionaire gedragsbiologie, speciaal de chronobiologie (biologische klok). (Overgenomen van: [http://www.rug.nl/Corporate/nieuws/archief/archief2006/persberichten/093\\_06](http://www.rug.nl/Corporate/nieuws/archief/archief2006/persberichten/093_06) en <http://www.rug.nl/bcn/News/News/index?lang=en>).
- Prof. Dr. **Theunis Piersma**, Neerlands beroemdste waddenonderzoeker, heeft een verrassend nieuw boek geschreven: *Waarom nonnetjes samen klaarkomen en andere wonderen van het wad*. In dit boek vertelt onderzoeker Theunis Piersma op een aanstekelijke manier over het leven op het wad. Hij schrijft over zijn persoonlijke zoektocht naar het verhaal van nonnetjes, kanoeten en andere wadbewoners, over het genot van onderzoek en over de manier waarop biologische puzzelstukjes uiteindelijk op hun plaats vallen. Tegelijkertijd breekt hij een lans voor de bescherming van zijn geliefde waddegebied en bekritiseert hij het Nederlandse waddenbeleid soms scherp. Gerrie Hondius, onder meer bekend van haar strips in *Opzij* en *nrc.next*, voorzag het boek van fleurige striptekeningen die de menselijke kant van het onderzoek en de beleving van het waddegebied benadrukken. Theunis Piersma (2006): *Waarom nonnetjes samen klaarkomen en andere wonderen van het wad*. 208 pp., full-colour. KNNV Uitgeverij. ISBN: 90 5011 225 0. € 14,95 (overgenomen uit het persbericht van [www.knnvuitgeverij.nl](http://www.knnvuitgeverij.nl)).
- **Christiaan Both** ontving tijdens de meest recente toekenningsronde een NWO-VIDI award (zie hieronder)
- Op vrijdag 1 september hield hoogleraar neurofarmacologie **Lex Cools** zijn afscheidscollege met de titel: De maakbare hersenen: zin en onzin. Met het emiraat van Lex Cools stopt ook de onderzoeksgroep Psychoneurofarmacologie van de Radboud Universiteit in Nijmegen. (fulltext afscheidsrede Lex Cools: <http://www.ru.nl/contents/pages/4719/010906coolshemaal.pdf>)
- Op dinsdag 4 oktober hield dr. ing. **Hans Hopster** zijn lectorale rede 'Dierenwelzijn: ondernemen met respect voor dieren' in Paradiso te Amsterdam. Hans Hopster aanvaardt hiermee het lectoraat Welzijn van Dieren aan de opleidingen Diermanagement en Dier- en veehouderij aan het instituut Van Hall Larenstein (onderdeel van Wageningen UR). Meer informatie: <http://www.vanhall-larenstein.nl/Lectoraat/LectorDierEnWelzijn/OverHetLectoraat.aspx>
- **Maaike Kempes** heeft een NWO - A La Carte subsidie gekregen voor een

symposium getiteld: Cognitive mechanisms of aggressive behaviour in children: from science to practice. Het doel is om leerkrachten en andere mensen die dagelijks met kinderen werken op de hoogte te brengen van nieuwe inzichten en recent onderzoek in agressief probleemgedrag bij kinderen. Het symposium zal op 1 november 2006 gehouden worden in Club Helios van de Universiteit Utrecht. Voor meer informatie: kempes\_m@hotmail.com

- Op donderdag 9 november houdt **Jacintha Ellers** haar inaugurele oratie: "Verborgene variatie: de rol van fenotypische plasticiteit in evolutie" in de aula van de Vrije Universiteit in Amsterdam. Jacintha is per 1 december 2005 benoemd als hoogleraar Evolutionaire ecologie op de Fenna Diemer-Lindeboomleerstoel.

- De jaarlijkse **programmaday van het NWO-programma Evolutie & Gedrag** (binnen het thema Cognitie & Gedrag) is op 11 december in Meeting Plaza te Utrecht. De hoofdspreker is David Sloan Wilson van de Binghamton University in New York. Hij spreekt over de integratie van evolutionaire biologie en de sociale wetenschappen. Daarnaast zullen verscheidene wetenschappers uit het programma hun onderzoek en resultaten presenteren. Iedereen met interesse in het programma is van harte welkom. Voor meer informatie, programma en aanmelding, zie: [www.nwo.nl/eandb](http://www.nwo.nl/eandb) [http://www.nwo.nl/nwohome.nsf/pages/NWOP\\_6GMH5A?Opendocument](http://www.nwo.nl/nwohome.nsf/pages/NWOP_6GMH5A?Opendocument)

## **Do movements of locally maladapted individuals speed up adaptation to climate change?**

Summary of VIDI proposal awarded to Christaan Both, Groningen

The aim of this project is to understand organismal and genetic adjustments to climate change. One of the most prominent effects of global warming is that timing of the annual cycle of organisms is advancing rapidly. These advances are often not synchronous across levels of the food chain, causing a mismatch between predator needs and prey availability.

In our study system, the long-distance migratory Pied Flycatcher, such a mismatch has resulted in reduced reproduction and population declines. This bird has not adapted its breeding date sufficiently to climate change, because migration time is relatively inflexible, causing birds to arrive too late at their breeding grounds. This problem is general for long-distance migrants, resulting in their rapid decline during the last decades.

I will study the response to climate change in flycatchers throughout Europe, using data from a network of collaborators. I focus on genetic and environmental variation in the annual cycle within and between populations using field experiments. I will measure long-distance dispersal and its consequences with experimental translocations. One key element in the current study is the idea that individuals that arrive too late at their former breeding grounds may disperse to northern areas where food is available later: they could thus restore synchrony between their food needs and environmental food availability. These movements could be crucial for adaptation to global warming, because genes for earlier migration could be introduced in more northern populations, giving new potential for



natural selection. Movements of maladapted individuals to match phenotype and environment are of general importance in evolutionary ecology, but seldom addressed empirically.

Adaptation may be constrained during any parts of the annual cycle, and this project is unique because it investigates responses to environmental change over the whole annual cycle and entire range of the species.

## Congressen en andere bijeenkomsten

- Current Themes in Ecology 11: **"Ecological implications of adaptive behavior"**. Wageningen WICC: 3 November 2006:, 10.00-17.00.  
<http://www.currentthemesinecology.nl>
- **Themabijeenkomst Evolutie**. KNAW, Kloveniersburgwal 29, Amsterdam 6 november 2006, 12.45 uur - 17.30 uur.  
[http://www.knaw.nl/cfdata/agenda/agenda\\_detail.cfm?agenda\\_\\_id=685](http://www.knaw.nl/cfdata/agenda/agenda_detail.cfm?agenda__id=685)
- **E-Bird - Coping with environmental change: integrating avian ecology and endocrinology**. University of Glasgow, Scotland, UK, 17 - 19 November 2006. <http://e-bird.cefe.cnrs.fr/final-workshop.htm>
- **ASAB Workshop: Ethics into Ethology**. London, UK, 29 November 2006.  
<http://asab.nottingham.ac.uk/meetings/asab.php>
- **ASAB Winter Meeting: Behaviour into Welfare**. London, UK, 30 November - 1 December, 2006.  
<http://asab.nottingham.ac.uk/meetings/asab.php>
- **programmadag van het NWO-programma Evolutie & Gedrag** (binnen het thema Cognitie & Gedrag): 11 December in Meeting Plaza te Utrecht. Info: [www.nwo.nl/eandb](http://www.nwo.nl/eandb)
- **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: <http://www.univie.ac.at/zoology/nbs/gruenau/>
- **Fourth International Conference on Bio-Acoustics**, 10-12 April, 2007, Loughborough University, UK.  
<http://bioacoustics2007.lboro.ac.uk/>
- **BGA** – Behavior Genetics Association: 3-6 Juni 2007, Amsterdam. Info: [http://www.bga.org/pages/68/Future\\_BGA\\_Meetings.html](http://www.bga.org/pages/68/Future_BGA_Meetings.html)
- **IBNS** - Annual Meeting of the International Behavioral Neuroscience Society. 12-15 Juni 2007. Rio de Janeiro, Brazilie.  
<http://www.ibnshomepage.org/>
- **SBN** - 11 th Annual Meeting of the Society for Behavioral Neuroendocrinology, 21-24 juni 2007, Asilomar Conference Center in Pacific Grove, CA, USA.  
<http://www.sbne.org/news/index.php>
- **ABS** - Annual Meeting Animal Behavior Society, 21-25 Juli 2007 in Burlington, Vermont, USA.  
<http://www.animalbehavior.org/ABS/Program/>

- **ISN** - 8th International Congress of Neuroethology. 22-27 Juli 2007. Vancouver, Canada. <http://www.neuroethology.org/meeting/s/>
- **IEC** - International Ethological Conference, 15 - 23 Augustus 2007, in Halifax, Nova Scotia, Canada. [www.zoo.ufl.edu/ice/](http://www.zoo.ufl.edu/ice/).
- **ESEB** - the 11th Congress of the European Society for Evolutionary Biology. Uppsala, Sweden: 20-25 Augustus 2007. <http://www.eseb.org/>
- **ISAE** - 41st International Congress of the International Society for Applied Ethology. Merida (Yucatan), Mexico: 30 Juli - 3 Augustus 2007. <http://www.isae2007.com/>
- **ISBE** - International Society for Behavioral Ecology. 9-14 Augustus 2008. Cornell University, Ithaca, New York, USA.
- **ISAE** – 42nd International Congress of the International Society for Applied Ethology. 2008 in Dublin, Ireland

## Promoties

**G. Kranendonck.** *Prenatal stress in pigs*, op 30 maart 2006, in Utrecht. Voor een samenvatting, zie hieronder.

**M. v. Dierendonck.** *The importance of social relationships in horses*, op 19 april 2006 in Utrecht. Voor een samenvatting, zie hieronder.

**Linda v. d. Berg.** *Genetics of aggressive behaviour in Golden Retriever dogs*, op 27 april 2006 in Utrecht.

**F. Hofstede.** *Foraging task specialisation and foraging labour allocation in stingless bees*, op 1 mei 2006 in Utrecht. Voor een samenvatting, zie hieronder.

**K.M.C. Tjørve.** *From an egg to a fledgling. A perspective on shorebird breeding ecology and chick energetics*, op 19 mei 2006 in Groningen.

**R.H.G. Klaassen.** *Foraging in a spatially patterned world: migratory swans (*Cygnus columbianus*) seeking buried pondweed (*Potamogeton pectinatus*) tubers*, op 7 juli 2006 in Groningen.

**M. v.d. Pol.** *State-dependent life-history strategies. A long-term study on Oystercatchers*, op 14 juli 2006 in Groningen.

**M. Meijer.** *Neglected impact of Routine. Refinement in experimental procedures in laboratory mice*, op 14 september 2006 in Utrecht. Voor een samenvatting, zie hieronder.

**M.E. de Heij.** *Costs of avian incubation. How fitness, energetics, and behaviour impinge on the evolution of clutch size*, op 10 november 2006 in Groningen.

**W. Vahl.** *Interference competition among foraging waders*, op 10 november 2006 in Groningen.

**P.D. Dijkstra.** *Know thine enemy. Intrasexual selection and sympatric speciation in Lake Victoria cichlid fish*, op 8 december 2006.

**P. Korsten.** *Avian sex allocation and ornamental coloration. A study on blue tits*, op 22 december 2006 in Groningen.

**S. Koski.** *Conflicts and Cognition in Chimpanzees*, op 14 maart 2007 in Utrecht.

# Het Proefschrift

**Godelieve Kranendonck:**

## Prenatal stress in pigs

Universiteit Utrecht, 30 maart 2006

Fulltext: <http://igitur-archive.library.uu.nl/dissertations/2006-0623-200258/index.htm>

Sinds geruime tijd is bekend dat zowel de vader als de moeder bijdragen aan het genotype van hun nakomelingen, maar een relatief nieuw inzicht is dat in het bijzonder de moeder ook het fenotype van haar kinderen via andere mechanismen kan beïnvloeden. Deze maternale programmering kan biologisch zeer relevant zijn, aangezien het de nakomelingen kan voorbereiden op de omgeving waarin zij geboren zullen worden. Zo kan ook stress tijdens de graviditeit de nakomeling beter voorbereiden om na de geboorte met stressvolle situaties om te gaan. Bij diverse diersoorten (inclusief de mens) is echter aangetoond dat langdurige of ernstige maternale stress tijdens de zwangerschap negatieve effecten kan hebben op de nakomelingen, wat zich o.a. uit in lagere geboortegewichten, en neuroendocriene, immunologische en gedragsveranderingen (Hoofdstuk 1).

Prenatale stress zou ook een belangrijke rol kunnen spelen voor varkens in de varkenshouderij. Zeugen kunnen immers tijdens de dracht blootgesteld worden aan diverse stressvolle situaties, bijvoorbeeld als gevolg van huisvesting en management, en dit zou de biggen kunnen beïnvloeden. Het hoofddoel van dit proefschrift was daarom om te onderzoeken óf, en zo ja in welk opzicht biggen wat betreft hun lichaamsgewicht, groei en hypothalamus-hypofyse-bijnier as (HPA-as) activiteit beïnvloed worden als de zeug tijdens de dracht stress ondervindt (Hoofdstuk 2).

Dit proefschrift bestaat uit twee delen. In deel I worden de evaluatie en toepassing van een model voor prenatale stress, namelijk orale toediening van hydrocortison acetaat (HCA) aan de drachtige zeug, beschreven. Dit model is gekozen omdat uit de literatuur is gebleken dat bij diverse species, waaronder de mens, verhoogde maternale cortisol concentraties een belangrijke rol spelen in de overdracht van stress van de moeder naar de foetus. Aangezien sociale stress een belangrijke kwestie is in de varkenshouderij, wordt in deel II beschreven in hoeverre sociale confrontaties voor zeugen tijdens de dracht de biggen beïnvloeden.

In het eerste experiment, beschreven in hoofdstuk 3, is onderzocht welke dosering HCA toegediend moest worden om in plasma en in speeksel verhoogde cortisol concentraties te bewerkstelligen, die binnen het bereik zouden komen te liggen van niveaus die doorgaans bij een 'normale' cortisol response op stress gevonden worden (Tabel 3.1). HCA (20, 60 of 180 mg/zeug) werd in een capsule gedaan, en er werden placebo capsules voor de controle zeugen gemaakt. Deze capsules werden 's ochtends en 's avonds om half 9 in een snoepspekje verstopt en aan de zeugen gevoerd. Zowel de 60 als de 180 mg dosering veroorzaakte een verhoging van de plasma en speeksel cortisol concentraties bij de zeugen, maar in de 180 mg groep aborteerden drie van de zes zeugen. Daarom is in vervolgonderzoek gebruik gemaakt

van 60 mg HCA per toediening per zeug.

In het tweede experiment, beschreven in de Hoofdstukken 4, 5, en 6, is onderzocht of en in hoeverre biggen wat betreft hun prestaties (percentage levend geboren biggen, geboortegewicht, postnatale groei en mortaliteit), gedrag en activiteit van de HPA-as worden beïnvloed wanneer de cortisol concentraties van de zeug tijdens de dracht zijn verhoogd. Maternale cortisol niveaus werden verhoogd door middel van toediening van HCA gedurende de eerste (P1: 21-50 dagen), tweede (P2: 51-80 dagen) of derde (P3: 81-110 dagen na inseminatie) periode van de dracht (de volledige drachtlengte is gewoonlijk ongeveer 115 dagen). Controle zeugen kregen een placebo toegediend van 21-110 dagen na inseminatie. Gedurende de periode van HCA toediening hadden P1, P2 en P3 zeugen significant hogere speeksel cortisol concentraties dan controle zeugen (Figuur 4.1). Tomen van HCA behandelde zeugen (P1, P2 en P3 samen) hadden een hoger percentage levend geboren biggen en minder gemummificeerde biggen. De mortaliteit tot aan het spenen was echter hoger in deze HCA tomen (trend), waardoor in de behandelingsgroepen een vergelijkbaar percentage biggen werd gespeend. Vergeleken met de controlebiggen wogen HCA biggen bij de geboorte minder, en ze bleven ook lichter op 10 en 17 dagen leeftijd en bij spenen (op 28 dagen). De vrouwelijke biggen (geltjes) werden op een leeftijd van zes weken onderworpen aan een ACTH challenge test, om te onderzoeken of de bijnier respons op ACTH beïnvloed zou worden door verhoogde maternale cortisol concentraties tijdens de dracht. P1 en P3 biggen hadden een verminderde speeksel cortisol respons na injectie met ACTH vergeleken met controlebiggen (Hoofdstuk 4). De resultaten van dit hoofdstuk tonen aan dat biggen inderdaad voor wat betreft hun lichaamsgewicht, mortaliteit en

bijnier respons op ACTH beïnvloed kunnen worden als de cortisol concentratie van de zeug verhoogd is tijdens de dracht.

Op acht weken leeftijd zijn dezelfde geltjes onderworpen aan een LPS challenge test (Hoofdstuk 5). Deze test werd uitgevoerd om te onderzoeken of maternale HCA behandeling de respons op een ontstekingsstimulus zou beïnvloeden. De speeksel cortisol concentraties na LPS injectie verschilden niet tussen de vier behandelingsgroepen. Vergeleken met de controlebiggen hadden de P1 en P3 biggen 5 uur na LPS injectie een hogere lichaamstemperatuur. Als onderdeel van de LPS challenge test werd een zogenaamde 'human approach' test uitgevoerd. Deze test werd gebruikt als maat voor gedrag bij ziekte, aangezien zieke biggen niet gemotiveerd zijn om een testpersoon te onderzoeken. P2 biggen raakten de testpersoon sneller aan, maar dat was alleen op 7 uur na LPS injectie het geval (Hoofdstuk 5). Deze resultaten tonen aan dat geltjes een hogere temperatuur respons vertonen op LPS. Dit zou kunnen betekenen dat deze biggen anders op ontstekingen reageren.

De nakomelingen van de zeugen uit het tweede experiment, beschreven in Hoofdstuk 4, zijn tussen de leeftijd van 9 en 48 dagen ook onderworpen aan diverse gedragstesten (Hoofdstuk 6) om te onderzoeken of het gedrag van de biggen beïnvloed werd door verhoogde maternale cortisol concentraties. De activiteit van de biggen in het kraamhok verschilde niet tussen de behandelingsgroepen, maar HCA biggen besteedden minder tijd aan sociale interacties dan controlebiggen op een leeftijd van 14 dagen. Op de dag van het spenen vertoonden P2 en P3 biggen minder individueel spelgedrag. Tijdens de rugtest, uitgevoerd op 9 dagen leeftijd om effecten op individuele karakteristieken te onderzoeken, vocaliseerden controle beertjes (mannelijke biggen) vaker dan controle geltjes, maar dit seksverschil werd

niet waargenomen bij de HCA biggen. De biggen werden op een leeftijd van drie weken in een nieuwe omgeving geplaatst (een ruimte van 3 x 3 m) om te onderzoeken of de behandeling van de zeugen het gedrag van de biggen in deze onbekende ruimte zou beïnvloeden. P1 en P3 biggen besteedden meer tijd aan locomotie na introductie in deze nieuwe omgeving. De beertjes werden ook onderworpen aan een mengtest (het bij elkaar plaatsen van twee biggen die elkaar niet eerder gezien hebben, gedurende 1 uur) op een leeftijd van zeven weken om te onderzoeken of het sociale gedrag van de biggen beïnvloed zou worden door verhoogde maternale cortisol niveaus tijdens de dracht. Direct voorafgaande aan de mengtest hadden HCA beertjes lagere cortisol concentraties dan controle beertjes. Na het mengen was er geen verschil meer tussen de behandelingsgroepen. Gedurende het eerste half uur na het plaatsen bij de onbekende big hadden controlebiggen meer niet-agressieve interacties dan P1, P2 en P3 biggen, terwijl het aantal agressieve interacties niet verschild. Gedurende het tweede half uur van de test was het aantal niet-agressieve interacties gelijk voor de behandelingsgroepen, maar P2 biggen hadden meer agressieve interacties dan de controle biggen en de P1 en P3 biggen (Hoofdstuk 6). De resultaten van dit hoofdstuk tonen aan dat gedrag van biggen inderdaad beïnvloed kan worden door verhoogde maternale cortisol concentraties tijdens de dracht en dat effecten afhankelijk zijn van de periode van HCA toediening tijdens de dracht of van de sekse van de biggen.

Samen tonen deze resultaten aan dat verhoogde cortisol concentraties bij zeugen tijdens de dracht inderdaad van invloed zijn op de technische resultaten, gedrag, temperatuur respons op LPS en de bijnier respons op ACTH van hun biggen. Een deel van de effecten (zoals de repons op de ACTH- en LPS-challenges en gedrag; Hoofdstuk 4, 5 en 6) is afhankelijk van de periode

van de dracht waarin de cortisol concentraties verhoogd zijn of van de sekse van de biggen (gedrag; Hoofdstuk 6).

In deel II van het proefschrift wordt beschreven of potentieel stressvolle sociale confrontaties voor zeugen tijdens de dracht ook effecten hebben op haar biggen wanneer die na de geboorte worden getest.

In het derde experiment (Hoofdstuk 7) werden individuele drachtige zeugen gedurende de laatste maand van de dracht twee keer per week in een nieuw hok gezet (Mix groep), waar reeds een onbekende, oudere zeug in gehuisvest was. Deze oudere zeug zou ten opzichte van de Mix zeug dominant gedrag moeten vertonen. De verwachting was dat dit verhoogde cortisol concentraties teweeg zou brengen bij de Mix zeugen. De zeugen van de Controle groep waren gedurende de gehele dracht individueel in ruime hokken gehuisvest. Analyses van het agonistisch gedrag toonden dat de Mix zeug inderdaad het grootste deel van de interacties met de oudere zeug verloor en ook het minst frequent uit de voerbak kon eten. De speeksel cortisol concentraties tijdens de dracht waren vergelijkbaar tussen Mix en Controle zeugen, zowel vóór (week 4, 8 en 11 van de dracht) als ná het begin van de mengsessies (week 12, 13 en 15 van de dracht). Mix zeugen kwamen echter minder aan in gewicht tijdens de dracht. De biggen van deze zeugen werden onderworpen aan een 'novel object test' op een leeftijd van drie weken om te onderzoeken of gedrag in een onbekende omgeving en de respons op een onbekend object zouden verschillen tussen nakomelingen van Mix en van Controle zeugen. Ook werden de geltjes op een leeftijd van zes weken onderworpen aan een ACTH challenge test (zie ook Hoofdstuk 4), en werden de beertjes op een leeftijd van zeven weken onderworpen aan een mengtest (zie ook Hoofdstuk 6). Voorafgaande aan deze mengtest

werden ook huidbiopten genomen, om te onderzoeken de biggen van de twee behandelingsgroepen zouden verschillen in wondheling. Het gedrag van de biggen tijdens de novel object test en de mengtest verschilde niet tussen Mix en Controle biggen. Wondheling van biggen en de speeksel cortisol respons op ACTH waren ook vergelijkbaar tussen de behandelingsgroepen (Hoofdstuk 7). De resultaten van dit experiment tonen aan dat regelmatig mengen van drachtige zeugen tijdens de laatste maand van de dracht niet noodzakelijkerwijs verhoogde cortisol concentraties veroorzaakt. Ook zijn geen veranderingen in technische resultaten, gedrag, bijnier respons op ACTH of wondheling van de biggen gevonden.

In het vierde experiment van dit proefschrift (Hoofdstuk 8) werd onderzocht in hoeverre de sociale rang die de zeug tijdens de dracht inneemt van invloed is op de karakteristieken van haar biggen. Drachtige zeugen, gehuisvest in groepen van 7-14 dieren, werden individueel gevoerd d.m.v. een elektronisch voersysteem. Dit voersysteem registreerde de voeropname bij elk bezoek van iedere zeug. Agonistische interacties (zoals waargenomen via videobanden tijdens de eerste twee ronden, 57 dieren), uitgedrukt in percentage gewonnen interacties en percentage van de zeugen dat gedomineerd werd, waren sterk positief gecorreleerd met data van het voerstation (zie Tabel 8.1), in het bijzonder met de mate van succes met betrekking tot het verjagen van andere zeugen bij het voerstation. Daarom werd deze laatste variabele gebruikt om alle zeugen (in totaal vijf ronden, 166 zeugen) in te delen in twee klassen: zeugen die vaker een zeug wegjaagden van het voerstation dan dat ze zelf werden weggejaagd werden ondergebracht bij de klasse Hoge Sociale Rang (HSR), en zeugen die vaker werden weggejaagd van het voerstation dan dat ze zelf zeugen wegjaagden werden ondergebracht bij

de klasse Lage Sociale Rang (LSR). HSR en LSR zeugen hadden vergelijkbare speeksel cortisol concentraties tijdens de dracht (gemeten tijdens week 2, 7 en 13 van de dracht). HSR zeugen kwamen significant meer aan in gewicht tijdens de dracht en verloren significant meer gewicht en spek tijdens de lactatie. De data van dit experiment werden gecorrigeerd voor deze co-variabelen. Toomgegevens (zoals toomgrootte, percentage levend geboren biggen) verschilden niet tussen HSR en LSR tomen. Biggen van HSR en LSR zeugen verschilden niet in geboortegewicht, maar er werd een trend gevonden dat HSR biggen meer wogen op 14 dagen leeftijd, en ze wogen significant meer bij spenen. Bovendien was het percentage mager vlees na het slachten (op 6 maanden leeftijd) significant hoger in HSR biggen vergeleken met dat van LSR biggen. De biggen werden voor het spenen onderworpen aan een novel object test, waarbij een onbekend object (een rode jerrycan) plotseling in een nieuwe omgeving werd geïntroduceerd. Zowel vóór als ná introductie van dit object (in beide gevallen een periode van 5 minuten omvattend) liepen LSR biggen minder dan HSR biggen. Vóór de introductie vocaliseerden LSR biggen ook minder dan HSR biggen. Na de introductie was de latentietijd tot het eerste contact met het onbekende object korter voor HSR dan voor LSR biggen; bovendien verbleven LSR beertjes minder lang in de buurt van het object dan HSR beertjes en LSR en HSR geltjes. De resultaten van dit experiment laten zien dat, zelfs als gecorrigeerd wordt voor verschillen in leeftijd en gewichtstoename van de zeugen tijdens de dracht, de sociale rang van de zeug tijdens de dracht de technische resultaten en het gedrag van haar biggen beïnvloedt.

In de algemene discussie (Hoofdstuk 9) worden de resultaten van de vier experimenten geïntegreerd en bediscussieerd. Voorlopige resultaten van een experiment waarin

foetale biggen werden gekatheteriseerd worden eveneens in dit hoofdstuk gepresenteerd. Dit experiment is uitgevoerd om te onderzoeken of orale toediening van HCA aan drachtige zeugen tijdens de laatste maand van de dracht gevolgd wordt door een verhoging van foetale plasma cortisol concentratie. Eveneens werd onderzocht of deze behandeling de foetale bijnier respons op ACTH zou beïnvloeden. De voorlopige resultaten suggereren dat foetale cortisol concentraties inderdaad verhoogd zijn na maternale orale HCA toediening. Tevens was, na toediening van HCA aan de zeug gedurende drie weken, de foetale cortisol respons op ACTH verhoogd in vergelijking met een foetus van een controle zeug.

De resultaten die in dit proefschrift beschreven zijn tonen aan dat verhoogde maternale cortisol concentraties tijdens de dracht de biggen beïnvloedt in hun technische resultaten, groei, gedrag, bijnier respons op ACTH en hun temperatuur respons op LPS. Sociale uitdagingen voor drachtige zeugen veroorzaakten geen significante verhogingen van de speeksel cortisol concentratie van de zeugen (Hoofdstuk 7 en 8). Het regelmatig mengen van drachtige zeugen tijdens de laatste maand van de dracht (Hoofdstuk 7) had geen invloed op groei en gedrag van de biggen, hetgeen wellicht verklaard zou kunnen worden door het ontbreken van verhoogde maternale cortisol concentraties in de zeugen die gemengd werden. De sociale rank van

de zeug had echter wel effecten op de technische resultaten van de biggen (in het bijzonder op lichaamsgewicht bij spenen en mager vlees percentage bij slacht). De onderliggende mechanismen van deze bevindingen dienen verder onderzocht te worden. De effecten van maternale behandeling op de karakteristieken van de biggen werden in dit project bestudeerd tot een leeftijd van acht weken of tot de slacht. Het zou echter relevant zijn om te onderzoeken of biggen ook op langere termijn beïnvloed worden door de behandelingen die de zeugen in de experimenten ondergingen. Dit is met name belangrijk voor gelten die voor de vermeerdering of fok ingezet worden.

De resultaten van dit proefschrift laten zien dat verhoogde maternale cortisol concentraties en de sociale rang van drachtige zeugen de biggen kunnen beïnvloeden. Of deze biggen beter of juist slechter om kunnen gaan met stressvolle situaties die ze in het dagelijks leven tegen zullen komen dient nog onderzocht te worden. Het is echter reeds duidelijk dat stress tijdens de dracht het welzijn van de zeug vermindert. Daarom zouden varkenshouders stress bij drachtige zeugen zoveel mogelijk moeten reduceren. Ook het aantal agonistische interacties rondom het voerstation tussen drachtige zeugen in groepshuisvesting zou verminderd moeten worden, bijvoorbeeld door middel van het gebruik van beschermde voederplekken of afleidingsmateriaal.

# Het Proefschrift

## Machteld van Dierendonck:

### The importance of social relationships in horses

Universiteit Utrecht, 19 april 2006

Fulltext: <http://igitur-archive.library.uu.nl/dissertations/2006-0419-200436/index.htm>

Wilde paarden zijn sociale dieren, die vroege detectie van roofdieren en de direct daarop volgende vlucht als hun primaire verdedigingsmechanisme hebben ontwikkeld. Hun overlevingsstrategieën zijn gecentreerd rond de vorming van goede en betrouwbare relaties binnen hun familie- of vrijgezelligengroep. In het algemeen zijn veel problemen bij sociale dieren die door de mens worden gehouden, en bij paarden in het bijzonder, het gevolg van het feit dat de mogelijkheden van de (sociale) adaptatie (aanpassing) aan het leven in gevangenschap ontoereikend zijn. Het lijkt waarschijnlijk dat de sociale vaardigheden van gedomesticeerde paarden tijdens domesticatie zijn aangepast ten gevolge van gericht fokbeleid. Toch zijn er aanwijzingen dat bij de huidige gedomesticeerde paarden de fundamentele sociale behoeften onveranderd zijn gebleven. Veldstudies onder (semi)natuurlijke omstandigheden zijn een uitstekende manier om de sociale interacties en de noodzaak daarvan bij gedomesticeerde paarden te onderzoeken. De hier gepresenteerde studies kunnen kennis opleveren die noodzakelijk is om de sociale behoeften van door de mens gehouden paarden te evalueren.

In dit proefschrift worden de sociale structuur, sociale strategieën en sociale interacties binnen kuddes van IJslandse paarden bestudeerd. De kuddes werden bedrijfsmatig gehouden in Nederland en in IJsland (aldaar onder semi-natuurlijke omstandigheden). In deze kuddes is onderzocht in hoeverre de individuen sociale interventies

gebruiken als instrument om het sociale netwerk te beïnvloeden. Tijdens één van de veldstudies zijn twee kleine hechte groepjes paarden in een grote residentiele groep geïntroduceerd om 'onbekendheid' als een sociale variabele te introduceren. In het laatste hoofdstuk wordt geëvalueerd of het kunnen uitvoeren van positieve sociale interacties een 'ethologische behoefte', een noodzaak, is voor gedomesticeerde paarden. De resultaten van dit proefschrift leveren wetenschappelijke argumenten die voorspellen hoe men de huisvesting en management van paarden zou kunnen aanpassen, vooral in systemen waar paarden in mogelijk ontoereikende sociale omstandigheden leven, zoals regelmatig gevonden in de hedendaagse paardenhouderij (isolatie of overbevolking). Het doel daarbij is het optimaliseren van het welzijn van gehouden paarden.

Na de algemene introductie (hoofdstuk 1), wordt een literatuuroverzicht gepresenteerd waarin wordt gefocust op sociaal gedrag bij (ver)wilde(rde) paarden en de rol die sociale bindingen spelen in verschillende organisatievormen bij niet gedomesticeerde paarden en paardachtigen en bij gedomesticeerde paarden (hoofdstuk 2). Gedurende de laatste decennia is het gebruik van paarden veranderd van voornamelijk werkpaard naar een paard gebruikt voor sport, ontspanning en plezier. Er zijn twee typen interacties tussen mens en paard: de samenwerkingsbenadering en de mens-dominant & paard-submissief (ondergeschikt) benadering. Dit verschil komt ook tot uiting bij de



verschillende typen huisvestings- en managementsystemen. De meeste van deze worden beïnvloed door menselijke drang naar kostenbesparingen, maar daarbij is vaak geen aandacht voor de basale behoeften van het paard. In veel van de moderne systemen is er een tendens naar hetzij te weinig (opsluiting met fysieke sociale isolatie) hetzij naar te veel sociaal contact ('overbevolking').

Beide kunnen tot chronische stress leiden, zo is bijvoorbeeld aangetoond dat tot 30% van de paarden in de westerse wereld abnormaal gedrag vertonen. Dit is vooral gerelateerd aan verschillende, minder optimale huisvestings- en managementsystemen, of is te wijten aan miscommunicatie tussen mens en paard. In dit hoofdstuk wordt beargumenteerd dat een toename van sociaal contact tussen paarden essentieel zou kunnen zijn om abnormaal gedrag te voorkomen. Het gebrek aan mogelijkheden voor paarden om sociaal gedrag, vrije beweging en foeragegedrag te vertonen heeft geleid tot het toepassen van groePHuisvestingssystemen. Echter in deze systemen zou te grote competitie voor beperkte middelen (voedsel, water, zout, rustplekken) kunnen leiden tot ongewenste neveneffecten zoals toename in agressie en het voortdurend verjagen. Derhalve is meer kennis over de sociale dynamiek van dergelijke huisvestingssystemen noodzakelijk en deze kennis zou moeten worden geïntegreerd met de soort-specifieke karakteristieken van het sociale gedrag van paarden onder meer natuurlijke omstandigheden.

In hoofdstuk 3 wordt een studie beschreven die bepaalt welke gedragingen betrouwbaar dominantie weerspiegelen. Dominantierelaties werden bestudeerd en geanalyseerd tussen alle dieren in een kudde, met de speciale aandacht voor de positie van de ruïnen. De dominantierelaties tussen de dieren konden adequaat geëvalueerd worden door slechts vijf gedragingen te gebruiken. Deze gedragingen omvatten vier off ensieve

gedragingen met het hoofd en het submissieve gedrag 'wijken'. Uit de analyses bleek dat het 'wijken' de meest betrouwbare voorspeller van dominantie-submissie relaties was. Agressie met de achterbenen (of het dreigen daarmee) werd zowel off ensief als defensief gebruikt en daarom was dit gedrag geen geschikte voorspellende parameter voor dominantierelaties. Op basis van de vijf gedragingen konden lineaire dominantierangordes beschreven worden binnen de kudde. Zowel merries als ruïnen kwamen over de hele rangorde voor, hoewel de eerste vijf posities door merries werden ingenomen. De rangpositie was significant gecorreleerd met leeftijd en residentie-tijd, maar niet met de schofthoogte van het paard. Dit houdt in dat de rangpositie van een paard waarschijnlijk meer afhankelijk was van sociale ervaring dan van kracht of gewicht. Tussen de ruïnen onderling was de rangorde geheel lineair en alleen gecorreleerd met de leeftijd waarop ze waren gecasteerd. Dit bevestigt de theorie dat sociale ervaring medebepalend is voor een rangpositie.

In hoofdstuk 4 worden de sociale relaties tussen IJslandse merries en ruïnen beschreven, zoals bestudeert in een kudde op IJsland. Dit bood de unieke mogelijkheid om deze relaties permanent te observeren daar er in het grootste deel van de observatie periode 24 uur licht per dag was. De mogelijke relatie tussen voorkeurs partners en genetische verwantschap was mede onderwerp van analyse. Naast de dominantie relaties (zie hoofdstuk 3), werd speciale aandacht gegeven aan zogenaamde affiliatieve gedragingen (affiliatief = aardig, sociaal positief, zoals wederzijds knabbelen [figuur 2 in hoofdstuk 1] en spel) en vlak-naast-elkaar-staan, om zo goed mogelijk de voorkeursrelaties te kunnen analyseren. De resultaten laten zien dat de sociale structuur van de kudde werd gedomineerd door affiliatieve interacties. De paarden hadden een voorkeur een band te onderhouden met dieren uit dezelfde sex-leeftijd klasse en

stonden vaak naast deze 'vrienden'. Er konden twee subgroepen onderscheiden worden, gebaseerd op sterke affiliatieve relaties en vlak-naast-elkaar-staan: volwassen merries vormden de ene groep, de volwassen ruinen, samen met de nog niet volwassen merries, ruinen en jaarling hengsten, vormden de andere groep (de gegevens van de veulens werden niet meegenomen in de analyse). De volwassen merries speelden vrijwel nooit, terwijl de nog niet volwassen merries significant minder speelden dan de verschillende groepen mannelijke dieren. Naarmate volwassen merries meer een gelijkwaardige rangpositie hadden, knabbelden zij elkaar vaker. Genetische verwantschappen waren zowel gecorreleerd met alle affiliatieve gedragingen als met vlak-naast-elkaar-staan. In dit artikel werd gespeculeerd of de relatief hoge frequenties van wederzijds knabbelen tussen de volwassen merries (in vergelijking met wilde paarden), de lage agressie frequenties en de verhoogde sociale interactiefrequentie van de nog niet volwassen dieren mede werden beïnvloed door de afwezigheid van volwassen hengsten.

De resultaten van hoofdstukken 3 en 4 wijzen er op dat de rol van de volwassen merries in een gedomesticeerde kudde anders is dan die van volwassen ruinen, de nog niet volwassen dieren en de veulens (de merries hebben relatief vaak een hoge rang en zijn minder opportunistisch in hun wederzijdse relaties dan ruinen). In hoofdstuk 5 zijn de verschillende rollen van de volwassen merries geanalyseerd en gerelateerd aan verschillen in hun reproductieve status (drachtig, veulen aan de voet etc.). De meeste volwassen merries kregen een veulen gedurende de studies, maar er waren ieder jaar ook volwassen, niet drachtige (controle) merries aanwezig. Er waren significante veranderingen in de sociale interacties tussen de fokmerries en andere dieren na het veulenen, zowel ten opzichte van hun eigen gedrag voor het veulenen als in relatie tot het gedrag van de controle

merries. Onafhankelijk van het seizoenseffect daalde de frequentie van wederzijds knabbelen significant meer bij de merries na het krijgen van hun veulen dan bij de controle merries. Individuele verschillen in de frequentie van wederzijds knabbelen waren opmerkelijk consistent tussen de (niet aaneensluitende) studiejaren mits de merries in dezelfde reproductieve staat waren. Na de geboorte scheidden de merries zich samen met hun veulens ruimtelijk af van de hoofdgroep, in een duidelijke subgroep. 'Bekendheid' bleek een belangrijkere factor dan genetische verwantschap in de selectie van een voorkeurspartner. Omdat in de studie zoals gepresenteerd in hoofdstuk 4 geen 'onbekende' dieren aanwezig waren, konden daar de data niet berekend worden met een correctie 'onbekendheid' of juist voor genetische verwantschap, en is de invloed van 'onbekendheid' dus niet bepaald.

Tot slot werd de sociale dynamiek binnen de merrie-ruinen kuddes bestudeerd door middel van de analyse van interventies (hoofdstuk 6). In deze studie is een sociale interventie gedefinieerd als een bepaalde actie van één dier (de interveniant) die actief ingrijpt in een reeds gaande interactie tussen twee andere dieren met de schijnbare intentie deze interactie te beïnvloeden (geverifieerd door een post-hoc analyse van verstoorde en niet verstoorde interacties). Veel van de interventies vonden plaats in affiliatieve interacties tussen twee andere dieren. Interventies in wederzijds knabbelen en spel werden significant vaker uitgevoerd als minstens een van de twee dieren in de oorspronkelijke interactie een voorkeurspartner was van de interveniant. Hoe sterker de relatie was tussen de interveniant en één of beide oorspronkelijke knabbelaars, hoe groter de kans dat de interveniant één van de twee dieren wegduwde en met het andere dier ging knabbelen. Intervenianten van de kleine geïntroduceerde groepjes (die relatief onbekend waren voor de dieren van de grote residentiele kudde) intervieneerden significant vaker als

een lid van hun groep knabbelde met een relatief 'onbekend' dier. Dit zou kunnen omdat het heel belangrijk is om te kunnen terugvallen op betrouwbare sociale relaties binnen de kleinere geïntroduceerde groepen tijdens de introductie periode.

In hoofdstuk 7 zijn de belangrijkste resultaten van hoofdstukken 2-6 geëvalueerd, in een bredere context geplaatst en beoordeeld in termen van wat (sociaal gezien) essentieel is voor een paard. Daarenboven worden de implicaties van deze resultaten voor het welzijn van paarden onder verschillende huisvestings- en managementcondities bediscussieerd. Er wordt geconcludeerd dat het sociale leven van gedomesticeerde paarden gedomineerd wordt door voorkeursrelaties. Deze worden tot stand gebracht en onderhouden door wederzijds knabbelen, spel, vlak-bij-elkaar-staan en dominantie interacties. De individuen reguleren hun sociale netwerk door interventies in de interacties tussen andere leden van de kudde. Om de implicaties van deze resultaten voor paardenhuisvesting te kunnen beoordelen, zijn verschillende stappen genomen. In de eerste plaats is beargumenteerd waarom het uitvoeren van affiliatief gedrag (neurobiologisch) op zichzelf belonend is. Op de tweede plaats is onderzocht of het uitvoeren van affiliatief gedrag niet alleen zelfbelonend is, maar ook of dit gedrag kan worden geclassificeerd als een zogeheten 'ethologische noodzaak'. Ethologische noodzakelijke gedragingen zijn zo belangrijk voor het dier, dat als de mogelijkheden ontbreken deze gedragingen uit te voeren dit chronische stress kan

veroorzaken. Samengevat kan worden geconcludeerd dat zowel wederzijds groomen als spel voldoen aan de criteria om als 'ethologische noodzaak' te worden gekwalificeerd. Tot slot zijn de implicaties van de resultaten van het onderzoek voor de moderne westerse paardenhouderij beschreven. De conclusie is dat alle paarden fysiek sociaal contact nodig hebben. Paarden die niet de juiste mogelijkheden hebben om sociaal te leren en sociale ervaring op te doen tijdens hun opgroeiperiode, hebben het later moeilijker om normaal sociaal te functioneren. Oplossingen voor deze problemen, inclusief dominantieproblemen in individuele sociale huisvesting (zie hoofdstuk 7 figuur 3) en groepshuisvesting worden aangegeven.

Samenvattend blijken gedomesticeerde paarden te leven in complexe sociale organisaties. Dominantierelaties zijn daarbij gerelateerd aan sociale ervaring. Paarden hebben langdurige en consistente affiliatieve relaties, weerspiegeld door met name wederzijds beknabbelen, spel en vlak-bij-elkaar-staan. Ze beschermen hun sociale netwerk door middel van interventies. Wederzijds knabbelen en spel kunnen beschouwd worden als een 'ethologische noodzaak', waarbij chronische stress kan ontstaan als paarden verhinderd worden om deze interacties aan te gaan. Dus, de uitvoering van sociale interacties is een noodzaak voor gedomesticeerde paarden. Het is dan ook belangrijk dat in moderne huisvestings- en managementsystemen mogelijkheden geboden worden om dit gedrag te kunnen uitvoeren.

# Het Proefschrift

**Frouke Hofstede:**

## Foraging task specialisation and foraging labour allocation in stingless bees

Universiteit Utrecht, 1 mei 2006

Fulltext: <http://igitur-archive.library.uu.nl/dissertations/2006-0501-200026/>

Angelloze bijen zijn, net als honingbijen, hoogsociale bijen. Dit houdt onder andere in dat zij in kolonieverband leven met een duidelijke verdeling van taken. Er is bijvoorbeeld een verdeling in de reproductieve taken, waarbij één individu, de koningin, de meeste nakomelingen produceert en de andere individuen in de kolonie, de werksters, deze nakomelingen verzorgen en onderhoudstaken aan het nest uitvoeren.

Werksters specialiseren zich allemaal tijdelijk op deze verschillende werkstertaken en verrichten zo dus een reeks van taken in het nest. De laatste taak die een werkster van een bijenkolonie vervult is het verzamelen van voedsel buiten het nest (foerageren).

Angelloze bijen verzamelen allerlei soorten materialen als voedsel en als bouwstoffen voor het nest. De belangrijkste voedselmaterialen zijn nectar en stuifmeel. Nectar dient als energiebron voor de volwassen bijen en stuifmeel wordt vooral gebruikt om de larven te voeren. Angelloze bijen verzamelen ook water, fruitsap, wax, modder en hars. Ondanks het feit dat foerageersters zich vaak voor langere tijd richten op het verzamelen van een bepaald materiaal (en dus op één foerageertaak), zijn zij niet lichamelijk (zoals bij de reproductieve taakverdeling) of door leeftijd (zoals bij de werkstertaakverdeling) gespecialiseerd in een bepaalde taak. Dit maakt de verdeling over foerageertaken erg flexibel.

De verdeling van foerageersters over de verschillende foerageertaken is

niet centraal georganiseerd en elk individu moet dus voor zichzelf beslissen welk materiaal ze gaat verzamelen. Deze beslissing maakt zij aan de hand van interne en externe factoren. Externe factoren zijn invloeden van buitenaf, zoals bijvoorbeeld informatie van ervaren bijen, de hoeveelheid voorraden in de kolonie, de temperatuur of de aanwezigheid van andere bijen op een voedselbron. De interne factoren bepalen de gevoeligheid voor de externe factoren en betreffen bijvoorbeeld de ervaringen uit het verleden van de bij of de genetische opmaak van een individu.

Een juiste verdeling van de werksters over de verschillende foerageertaken is van groot belang voor het voortbestaan van de kolonie, aangezien deze afhankelijk is van het voedsel dat binnenkomt voor reproductie en voor de overleving van de individuen. Het is dan ook bekend dat kolonies hun algemene foerageeractiviteit, en daarmee de verdeling van werkkrachten over de verschillende foerageertaken, kunnen aanpassen aan omstandigheden in en buiten het nest. De foerageeractiviteit van een kolonie, en daarmee dus de arbeid gericht op een bepaalde foerageertaak, kan op twee manieren aangepast worden: door verandering in het aantal individuen in een bepaalde foerageertaak door verandering in foerageerprestatie van de individuele bijen in een bepaalde foerageertaak. Verandering in het aantal individuen in een bepaalde foerageertaak kan ontstaan doordat individuen van

foerageertaak wisselen of doordat nieuwe foerageersters ingezet worden.

Ondanks het feit dat over het algemeen wordt gedacht dat het specialiseren op de verzameling van een bepaald materiaal de individuele prestatie verhoogt, kan het de flexibiliteit van de kolonie tegenwerken.

### **Doelstelling van dit proefschrift**

De belangrijkste doelstelling van dit proefschrift is het systematisch bestuderen van het voorkomen van taakspecialisatie, de flexibiliteit daarvan en de dynamiek in de verdeling van foerageerarbeid over de verschillende foerageertaken bij angelloze bijen. Met de data die voor dit proefschrift verkregen zijn, wordt gestreefd naar een bijdrage aan het beantwoorden van de vraag hoe sociale insectenkolonies adaptief kunnen reageren op een steeds veranderende omgeving. Als model voor dit onderzoek is vooral gebruik gemaakt van de angelloze bij *Plebeia tobagoensis* Melo.

### **Individuele foerageercarières**

Het eerste gedeelte van dit proefschrift richt zich op factoren die van invloed zijn op foerageerkeuzes en prestaties van individuen. Omdat succesvolle foerageersters de neiging hebben om een eenmaal bezochte voedselbron te blijven bezoeken, wordt over het algemeen gedacht dat de eerste keus van een individuele foerageerster van groot belang is voor haar verdere carrière. Daarom kijken we in hoofdstuk 2 naar de factoren die van invloed kunnen zijn op de eerste materiaalkeus van een nieuwe foerageerster.

De eerste materiaalkeus van een nieuwe foerageerster bleek enorm beïnvloed te worden door de voedselvoorraad in het nest en door de informatie die ervaren foerageersters meebrachten uit het veld. De invloed van deze factoren op de eerste keus van nieuwe foerageersters lijkt voordelig voor de kolonie, aangezien de kolonie zo extra werkkraft krijgt voor taken die het meeste nodig zijn of waarmee het meeste te halen valt. Ook bleek in deze studie dat de eerste keus

van een foerageerster van groot belang is voor haar verder foerageercarière, aangezien de meeste specialisten ditzelfde materiaal bleven verzamelen gedurende het experiment.

Om meer te leren over de latere keuzes in een foerageercarière hebben we het voorkomen en de flexibiliteit van individuele foerageertaakspecialisatie bij de angelloze bij *P. tobagoensis* beschreven in hoofdstuk 3. Door zich te specialiseren kunnen individuen hun foerageersnelheid verbeteren door te zoeken naar materialen waarvan het individu weet hoe en waar het verzameld moet worden. Wij vonden inderdaad dat de meeste individuen zich specialiseerden op één foerageertaak, zolang dit materiaal verkrijgbaar was. Gespecialiseerde individuen verzamelden meer en grotere ladingen dan bijen die regelmatig wisselden van foerageertaak. Wanneer we het voedselmateriaal verwijderden waarop de individuen waren gespecialiseerd, dan wisselde de helft van de specialisten van foerageertaak, ondanks de toename van het aantal onsuccesvolle vluchten na de wissel. Er waren maar enkele individuen die pas weer begonnen te verzamelen wanneer hun oorspronkelijke materiaalvoorkeur weer beschikbaar was. Dus ondanks het feit dat de meeste individuen zich specialiseerden, konden deze bijen van foerageertaak wisselen wanneer hun oorspronkelijk keus niet meer beschikbaar was.

Omdat de foerageerprestaties van gespecialiseerde bijen hoger bleken te zijn dan die van bijen die regelmatig wisselden tussen foerageertaken hebben we in hoofdstuk 4 gekeken naar de invloed van ervaring op foerageerprestatie bij *P. tobagoensis*. De duur van het manipuleren van de bron en de tijd die nodig was om de voedselbron te vinden nam significant af met de ervaring. Het hoogste prestatieniveau werd al bereikt op de eerste foerageerdag, aangezien dit prestatieniveau weer afnam na een nacht niet foerageren. Dit specifieke prestatiepatroon maakt het wellicht

eenvoudiger om van foerageertaak te wisselen op een nieuwe foerageerdag.

Wanneer we deze drie studies combineren, zien we dat de foerageertaakspecialisatie bij *P. tobagoensis* behoorlijk flexibel is. Ondanks dat individuen zich meestal specialiseren op een bepaalde foerageertaak, wisselen ze makkelijk tussen verschillende foerageertaken. Foerageertaakspecialisatie zorgt voor efficiëntere individuen, maar het kan de kolonieflexibiliteit dwarsbomen. Kleinere kolonies hebben simpelweg de mankracht niet om flexibel te zijn met gespecialiseerde individuen en het wisselen van taak kan een belangrijk mechanisme zijn om flexibiliteit op kolonieniveau te bewerkstelligen. Deze hypothese lijkt te worden onderbouwd door het feit dat werkstertaakspecialisatie beter ontwikkeld is bij soorten die zich reproduceren door zwermen en dus grote kolonies hebben dan soorten die zich reproduceren door middel van individuen die opnieuw een kolonie starten.

### **Foerageerarbeidsverdeling**

Om de betekenis van het wisselen tussen foerageertaken voor de flexibiliteit van het koloniefoerageren te onderzoeken hebben we de herverdeling van foerageerarbeid, als gevolg van veranderingen in kolonievoorraden of voedselaanwezigheid in het veld, bestudeerd (hoofdstuk 5, 6 en 7). De noodzaak van foerageerarbeid voor een bepaalde taak wordt bepaald door het verschil in vraag en aanbod voor deze arbeid. Door de arbeid voor een bepaalde taak aan te passen aan de noodzaak kan een kolonie reageren op de steeds veranderende omgeving. Wanneer we in onze experimenten een nieuwe foerageertaak introduceerden voor *P. tobagoensis* kolonies vonden we dat de meeste arbeidskracht toebedeeld aan deze nieuwe taak, voortkwam uit de inzet van nieuwe foerageersters (hoofdstuk 5). Dit lijkt een economische oplossing voor deze niet stressvolle situatie, aangezien het verzamelen van andere

voedselbronnen gewoon door kan gaan en het aantal van taak wisselende individuen wordt geminimaliseerd.

Veranderingen in arbeidskracht gericht op een bepaalde foerageertaak kunnen ook veroorzaakt worden door veranderingen in individuele foerageerprestaties. Dit vonden we bij de angelloze bij *M. beecheii*, waar individuen het aantal vluchten per uur opschroefden wanneer ze geconfronteerd werden met een toename in voedselaanwezigheid in het veld (Hoofdstuk 6). Een toename in individuele prestaties heeft zijn prijs, aangezien hoge activiteit en het vervoeren van zware lasten de overlevingskansen verlagen. Ondanks deze kosten is het aanpassen van individuele prestaties een belangrijk mechanisme om kolonieactiviteit aan te passen aan de hoge voedselaanwezigheid in het veld.

Wanneer we stuifmeelvoorraden weghaalden uit *P. tobagoensis* kolonies, bleek de inzet van nieuwe foerageersters een belangrijke rol te spelen in het herverdelen van foerageerarbeid naar het verzamelen van stuifmeel. Dit komt overeen met reacties van honingbijen op stressvolle situaties als het verwijderen van stuifmeelvoorraden of het verhitten van het nest. Het is wel opvallend dat in deze studie geen duidelijke aanwijzingen zijn gevonden voor een toename in individuele foerageerprestatie aangezien dit mechanisme wel een belangrijke rol speelde in aanpassingen aan stuifmeelstress bij andere sociale bijen, zoals honingbijen en hommels. Dit verschil zou veroorzaakt kunnen worden door de manier waarop angelloze bijen hun broedcellen bevoorraden vergeleken met de manier waarop honingbijen en hommels dit doen.

De experimenten die beschreven worden in dit proefschrift, over de herverdeling van foerageerarbeid in een steeds veranderende omgeving, geven aan dat foerageertaakwisselingen voorkomen en ook bijdragen aan arbeidherverdeling in *P. tobagoensis*.

Dit mechanisme is echter niet zo belangrijk als werd verwacht aan de hand van de resultaten van hoofdstuk 3. Foerageersters lijken alleen ontvankelijk voor informatie over andere foerageertaken als hun eigen efficiency afneemt. Wanneer foerageersucces nog hoog is, zijn bijen minder geneigd om te wisselen van taak, ondanks de toenemende vraag voor een andere foerageertaak.

Foerageerkrachtverdeling tijdens stresssituaties en bij het ontstaan van nieuwe taken lijkt dus vooral het resultaat van het inzetten van nieuwe foerageersters.

Het inzetten van nieuwe foerageersters is een economische oplossing voor veranderingen in foerageerarbeid gericht op een bepaalde taak. Door taakwisselingen te voorkomen kan de verzameling van de andere voedselbronnen gewoon doorgaan en hoeven succesvolle individuen geen tijd en energie te spenderen aan het leren van andere locaties en verzamelmethoden. In honingbijen kolonies kunnen inderdaad grote hoeveelheden niet-actieve individuen gevonden worden die ingezet kunnen worden in periodes van hoge nood. Hommels, daarentegen, met kolonies die uit veel minder individuen bestaan (ongeveer 150 individuen), kunnen zich geen inactieve groepen veroorloven. Wanneer er grote vraag is naar extra foerageerarbeid, komen de ingezette nieuwe foerageersters bij hommels uit de groep van actieve werksters in het nest. De toename in foerageerarbeid gaat in dat geval ten kosten van arbeid bedoeld voor werk in de kolonie. Wanneer de vraag naar extra foerageerarbeid weer afneemt, nemen deze individuen weer taken in het nest op zich. Het heen en weer wisselen tussen foerageertaken en taken in het nest is bij honingbijen en angelloze bijen nooit waargenomen, en de veel striktere werkstertaakverdeling bij deze hoogsociale bijengroepen maakt dit ook onwaarschijnlijk. Ondanks het feit dat groepen inactieve bijen ook gevonden kunnen worden in angelloze bijen kolonies, kan de oorsprong van de

nieuw ingezette foerageersters niet achterhaald worden uit de gegevens van onze studie. Het kan zelfs mogelijk zijn dat de extra arbeidskrachten voor een bepaalde foerageertaak afkomstig zijn van het natuurlijk verloop van werkster naar foerageerster. De toename in arbeidskracht voor een bepaalde foerageertaak ontstaat in dat geval doordat de verdeling van deze nieuwe foerageersters over de verschillende taken verandert. Deze hypothese lijkt te worden onderbouwd door de resultaten van hoofdstuk 3, waar de verdeling van nieuwe bijen over de foerageertaken sterk wordt beïnvloed door veranderingen in voedselvoorraden en informatie van ervaren bijen. Maar het extreem hoge aantal nieuwe foerageersters dat gevonden werd in hoofdstuk 7 lijkt deze hypothese juist weer tegen te spreken. Hier kunnen de nieuwe foerageersters haast niet alleen afkomstig zijn van het natuurlijk verloop van werkster naar foerageerster. Dit lijkt er op te wijzen dat kolonies groot genoeg zijn om reservetroepen te kunnen hebben. Het vermogen van *P. tobagoensis* kolonies om grote groepen nieuwe bijen in te kunnen zetten, maakt het voor deze kolonies mogelijk om snel en economisch te kunnen reageren op veranderingen in hun omgeving.

### **Conclusie**

De resultaten uit dit proefschrift laten zien dat het aanpassen van het foerageergedrag van angelloze bijen kolonies zowel het aanpassen van het totaal aantal foerageersters in een taak, als het aanpassen van individuele foerageerprestaties kan behelzen. Het belang van elk van de mechanismen om foerageeractiviteit aan te passen lijkt sterk af te hangen van de situatie waarin de kolonie zich bevindt.

Toename in individuele foerageerprestatie lijkt vooral voor te komen in situaties waarin veel voedsel aanwezig is in het veld. Een toename in foerageerprestatie verlaagt de levensduur, maar wanneer er extra veel voedsel te vinden is dicht bij het nest, kan de toename in influx de extra

kosten waard zijn. Wisselen tussen foerageertaken wordt vooral gezien wanneer het individuele foerageersucces afneemt. De kosten van het wisselen van taak zijn lager wanneer het succes in de originele taak laag is. Het inzetten van nieuwe werkrachten komt vooral voor in gevallen van stress of wanneer nieuwe foerageertaken ontstaan. Door nieuwe bijen in te zetten, kan het verzamelen van de andere materialen gewoon doorgaan. Dit voorkomt afname van de voorraden van deze materialen, wat weer een aanpassing in foerageerkrachtverdeling zou vereisen.

Deze studie draagt bij aan de identificatie van mechanismen die bij angelloze bijen voorkomen om de foerageeractiviteit van de kolonie aan te passen aan verschillende omstandigheden en maakt de complexiteit van de organisatie van foerageeractiviteiten duidelijk. Er blijven echter nog vragen onbeantwoord.

Vergelijking tussen en binnen de verschillende sociale bijengroepen zouden bij kunnen dragen aan onze kennis over de invloed van specifieke karakteristieken, zoals broedbevoorradingsystemen en koloniegrootte, op

de mechanismen die gebruikt worden om foerageerarbeidsverdeling aan te passen. Ondanks het feit dat er vele studies zijn gedaan naar het voorkomen van deze mechanismen bij honingbijen, is er maar één die expliciet kijkt naar hoe deze mechanismen naast elkaar voorkomen. Ook zijn alle studies die tot nu toe gedaan zijn aan foerageerarbeidsverdeling bij sociale bijen gedaan in het veld, waar vele andere factoren, buiten diegene die onderzocht werden, van invloed kunnen zijn. Dit maakt vergelijkingen tussen de verschillende sociale bijengroepen, op grond van deze publicaties, erg moeilijk.

De groep van angelloze bijen zelf bestaat uit meer dan 400 soorten. Deze soorten leven allen in complexe kolonies met ingewikkeld sociaal gedrag. De verschillende soorten kunnen echter behoorlijk verschillen in koloniegrootte, foerageerstrategieën, koloniekarakteristieken en communicatiemechanismen. Het zou interessant zijn om te kijken of en hoe deze soorten verschillen in foerageerarbeidsverdeling en of deze verschillen verband houden met andere interspecifieke verschillen.

## Het Proefschrift

**Margot Meijer:**

### Neglected Impact of Routine; Refinement in experimental procedures in laboratory mice

Universiteit Utrecht, 14 september 2006

**Samenvatting:** <http://igitur-archive.library.uu.nl/dissertations/2006-0914-201158/UUindex.html>

Het streven naar vervanging, vermindering en verfijning van het proefdiergebruik ("de drie V's") vormt een centraal thema binnen de proefdierkunde. Bij het opzetten en uitvoeren van een dierexperiment zijn onderzoekers allereerst verplicht om na te gaan of er mogelijkheden zijn om het

gestelde doel te bereiken zonder gebruik te maken van proefdieren, bijvoorbeeld door het toepassen van cel- of weefselcultures, computer-modellen of audiovisuele middelen (*Vervanging*). Indien dit niet mogelijk is dient getracht te worden om door middel van bijvoorbeeld standaardisatie



van zowel de dieren en hun omgeving, alsook van de experimentele omstandigheden, en door verbetering van statistische analysemethodes, het aantal benodigde dieren te reduceren (*Vermindering*). De laatste V (*Verfijning*) beoogt pijnlijke, stressvolle en/of ongerief veroorzakende procedures tot een minimum te beperken en het welzijn van dieren zoveel mogelijk te bevorderen.

Dit proefschrift heeft betrekking op de verfijning van het gebruik van proefdieren, maar de originele betekenis van dit begrip is uitgebreid. Verfijning zou niet alleen moeten staan voor vermindering van pijn en ongerief, maar ook voor het verkrijgen van betrouwbare en juiste onderzoeksresultaten, zonder welke elk experiment in feite waardeloos is.

Proefdieren ondergaan veel verschillende handelingen die deel uitmaken van de dagelijkse routine in het laboratorium, zoals het verschonen van de kooi, het gehanteerd en gefixeerd worden, het ondergaan van injecties of bloedafnames maar ook van chirurgische ingrepen. Van een deel van deze handelingen wordt verondersteld dat zij de dieren slechts gering ongerief bezorgen, maar desondanks kunnen deze toch acute stress veroorzaken. Hiermee moet rekening worden gehouden tijdens het verzamelen van gegevens, omdat de acute stressrespons de testresultaten kan beïnvloeden. Omdat daarnaast bekend is dat omgevingsfactoren (waaronder factoren in de huisvesting, bijvoorbeeld met of zonder kooiverrijking en/of kooigenoten) een belangrijke invloed hebben op proefdieren, kan worden aangenomen dat deze omgevingsfactoren ook van invloed zijn op de acute stress respons.

De experimenten die gepresenteerd worden in dit proefschrift zijn uitgevoerd om een beter inzicht te krijgen in de acute fysiologische stressrespons van muizen (*Mus musculus*), veroorzaakt door routinehandelingen in het laboratorium. Onderzocht werd of a) omgevingsfactoren deze acute

stressrespons beïnvloeden en zo ja, of deze de stressrespons kunnen verminderen; en b) of dit bepaald kan worden aan de hand van fysiologische parameters zoals hartslag (HR) en lichaamstemperatuur (BT), gemeten met behulp van radio-telemetrie. De experimenten werden zodanig opgezet dat ze zoveel mogelijk overeenkwamen met gangbare laboratorium-omstandigheden en/of op een manier die eenvoudig toepasbaar is.

#### *Korte samenvatting per hoofdstuk*

Na een algemene introductie in hoofdstuk 1, wordt in hoofdstuk 2 een experiment beschreven waarbij in eerste instantie het effect van verschillende fixatiemethoden (optillen aan de staart, korte fixatie met de hand of fixatie in een plexiglas *restrainer*) op HR, BT en plasmacorticosteron (pCORT) onderzocht werd. De hypothese dat de HR-respons, en in mindere mate ook de BT-respons, parallel zouden lopen met de waarden van pCORT kon bevestigd worden. De parameters vertoonden een stijging naarmate de intensiteit van de fixatieprocedure toenam. Vervolgens werden in dit hoofdstuk de HR en BT van muizen bepaald na het ondergaan van verschillende injectiemethoden. Hierbij werd gezien dat de acute stressrespons na een injectie in de buikholte (intraperitoneaal) groter was dan na een injectie in de dijbeenspier (intramusculair) of onder de huid (subcutaan). In een derde experiment werd onderzocht of het verschil in werkervaring van twee verschillende biotechnici de stressrespons als gevolg van een subcutane injectie zou beïnvloeden, maar hier werden geen significante verschillen gevonden. De conclusie van dit onderzoek was dat HR en BT, stressvrij gemeten met behulp van telemetrie, goede parameters kunnen zijn voor het kwantitatief meten van acute stress bij muizen. Echter, BT was mogelijk een minder informatieve parameter vergeleken met HR, gezien de langzamer verlopende reactie bij acute stress.

In hoofdstuk 3 wordt een onderzoek gepresenteerd waarin gekeken is naar het effect van huisvestingscondities op de acute stressrespons bij muizen van twee verschillende inteeltstammen. Er werd onderzocht of HR en BT voldoende gevoelige parameters waren om dit mogelijke effect te meten. Daartoe werden twee contrasterende huisvestingscondities ontworpen waarbij drie verschillende factoren (kooiverrijking, hanteerregime en sociaal contact) gecombineerd werden tot één variabele (*minimaal*: geen kooiverrijking, zo min mogelijk hanteren en een periode van individuele huisvesting; of *verrijkt*: met kooiverrijking, regelmatig hanteren en sociale huisvesting gedurende het hele experiment). Het bleek dat de basaalwaarden van HR en BT stegen nadat de *minimaal* gehuisveste groep individueel gehuisvest was en dat na deze individuele huisvesting de tijd die deze muizen nodig hadden om te herstellen van de routinehandelingen (intraperitoneale injectie of fixatie met de hand) relatief toenam in vergelijking met de sociaal gehuisveste muizen van de *verrijkte* groep. De postmortaal bepaalde thymusgewichten en tyrosine hydroxylase (TH) activiteit van de bijniere duiden op chronische stress bij de muizen van de *minimaal* gehuisveste groep.

Omdat de grootste effecten in hoofdstuk 3 gevonden waren tijdens individuele huisvesting, werd in hoofdstuk 4 een vervolgonderzoek opgezet waarin alle muizen individueel gehuisvest werden. Verrijking en hanteerregime werden nu getest als onafhankelijke variabelen. HR, BT en pCORT werden gemeten om de acute stress als gevolg van korte fixatie met de hand te bepalen. Opnieuw werden ook thymusgewicht en TH-activiteit postmortaal bepaald, maar er werden voor deze parameters geen verschillen gevonden tussen de groepen. De resultaten van de HR en BT suggereerden dat kooiverrijking leidde tot een toegenomen reactiviteit tijdens de routinehandelingen. Deze vinding

werd bevestigd door de persoonlijke observaties van de uitvoerder van het experiment, die erop duiden dat de muizen met verrijking sterker reageerden dan de muizen zonder verrijking. Het is daarom aan te raden om bij vervolgstudies ook gedragsobservaties uit te voeren, zodat mogelijke effecten van kooiverrijking meer in detail kunnen worden onderzocht. Daarnaast moet worden benadrukt dat kooiverrijking over het algemeen een stressreducerende werking heeft, en dat de invloed van kooiverrijking op de acute stressrespons, zoals opgewekt in het huidige experiment, daarom anders moet worden beoordeeld dan kooiverrijking onder chronische omstandigheden.

Omdat de resultaten van de hoofdstukken 2 t/m 4 niet volledig consistent waren, werd aan het eind van hoofdstuk 4 de conclusie getrokken dat HR en BT goede parameters voor acute stress kunnen zijn als het gaat om het vergelijken van verschillende groepen *binnen* een experiment, maar dat voorzichtigheid geboden is met het maken van vergelijkingen *tussen* experimenten.

Hoofdstuk 5 presenteert een studie naar de effecten van het aankondigen en het naderhand belonen van routinehandelingen op de acute stress respons bij muizen, omdat studies met ratten en varkens hebben aangetoond dat aangekondigde beloningen de negatieve gevolgen van stress kunnen verminderen. Daarom werden muizen herhaaldelijk kort met de hand gefixeerd, waarbij de handeling werd voorafgegaan door een (akoestische) stimulus en/of werd gevolgd door een beloning in de vorm van iets lekkers. De eerste resultaten wezen erop dat het aankondigen van de procedure in combinatie met de beloning achteraf inderdaad de acute stressrespons verminderde. Dit effect verdween echter na enkele dagen. Omdat het effect de eerste dagen wel duidelijk aanwezig was, werd geconcludeerd dat dit verder onderzoek verdient.

In hoofdstuk 6 werd onderzocht of de hartslagvariabiliteit (HRV), bepaald aan de hand van het elektrocardiogram (ECG), meer inzicht zou kunnen geven in de acute stressrespons bij muizen. HRV-analyse geeft de mogelijkheid een onderscheid te maken tussen de *parasympathische* en *sympathische* activiteit van het autonome zenuwstelsel. Eén van de fixatiemethodes uit hoofdstuk 2 (vijf minuten fixatie in een plexiglas *restrainer*) werd verder bestudeerd, omdat was gevonden dat tijdens de fixatieperiode de HR en in het bijzonder de BT van de muizen daalden. Aan de hand van de HRV-analyse zou bepaald kunnen worden of de *parasympaticus* (het onderdeel van het autonome zenuwstelsel dat ervoor zorgt dat een individu tot rust komt en energiebronnen spaart en/of opbouwt) mogelijk meer actief was tijdens de fixatie procedure. De uitkomst van de HRV-analyse toonde aan dat er als gevolg van de acute stress verschuivingen plaatsvonden in de activiteit van het autonome zenuwstelsel, maar er waren geen aanwijzingen dat de *parasympaticus* actiever werd. De reden voor de daling in BT blijft daarom voorsnog onduidelijk.

Hoofdstuk 7 presenteert een kort onderzoeksrapport naar de mogelijkheid om urine corticosteron (uCORT), als alternatief voor pCORT, te gebruiken als niet-invasieve parameter voor het meten van acute stress bij muizen. Het kon worden aangetoond dat uCORT verhoogd was gedurende de eerste twee uren na het ondergaan van een intraperitoneale injectie, en dat de waardes na drie uur weer terug waren op basaal niveau. Geconcludeerd wordt dat het bepalen van uCORT, vergeleken met het bepalen van pCORT waarvoor het nodig is bloed te verzamelen, een geschikte methode van verfijning is.

In hoofdstuk 8 werden HR, BT, activiteit (AC) en uCORT gemeten in muizen vóór, tijdens en na het plaatsen van drie kooien met ratten in de dierkamer waarin de muizen gehuisvest

waren. Het experiment had als doel meer inzicht te krijgen in de stress die hierdoor mogelijk veroorzaakt zou kunnen worden bij de muizen. Hiermee zou een wetenschappelijke basis gegeven kunnen worden aan de huidige regelgeving die verbiedt om muizen en ratten in dezelfde dierkamer te huisvesten, maar waarvoor op dit moment een duidelijke onderbouwing ontbreekt. De resultaten toonden echter aan dat het introduceren van ratten in de dierkamer voor de muizen minder verstoring gaf dan het verschonen van de kooien. Er waren geen tekenen dat er sprake was van zodanige stress dat het welzijn van de muizen benadeeld werd.

Over het geheel genomen tonen de resultaten van dit proefschrift aan dat acute stress bij muizen als gevolg van routinehandelingen in het laboratorium kan worden gemeten met behulp van de gebruikte fysiologische parameters. Omgevingsfactoren bleken de resultaten van de experimenten significant te beïnvloeden, maar het bleek moeilijk vast te stellen of de stressrespons hierdoor daadwerkelijk verminderd kon worden. In de algemene discussie van hoofdstuk 9 is nader ingegaan op een aantal hiermee samenhangende aspecten. Allereerst wordt vastgesteld dat met name individuele huisvesting een bepalende factor is bij de acute stressrespons. Muizen die individueel gehuisvest zijn vertonen een veranderde stressrespons; zij reageren anders op kooiverrijking dan hun sociaal gehuisveste soortgenoten, en mogelijk werd ook het positieve effect van het aankondigen en naderhand belonen van de routinehandeling in hoofdstuk 5 in een later stadium negatief beïnvloed door de individuele huisvesting. De resultaten tonen verder aan dat zelfs bij regelmatige herhaling van de routinehandelingen deze geen chronische stress of sensitatie (overgevoeligheid voor stress) lijken te veroorzaken. Het kan daarom verondersteld worden dat de stressrespons als gevolg van

routinehandelingen valt binnen het adaptieve vermogen van de muis. Dit betekent echter niet dat men er dus geen rekening mee hoeft te houden, want de muizen vertoonden ook geen habituatie (gewenning) aan de handelingen.

Als laatste worden HR en BT besproken en bediscussieerd als parameters voor acute stress. Ondanks het gegeven dat het verloop van deze parameters in hoofdstuk 2 parallel liep aan die van pCORT, moet worden vastgesteld dat de parameters

afhankelijk zijn van de proefomstandigheden en daarom met de nodige voorzichtigheid geïnterpreteerd moeten worden. In de uiteindelijke conclusie wordt de aanbeveling gedaan dat, voor het vaststellen van basaalwaarden van HR en BT, minimaal een herstelperiode van één tot twee uur in acht genomen dient te worden in het geval dat een muis voorafgaand aan de meting een routinehandeling heeft ondergaan.

## Het Proefschrift

**Peter D. Dijkstra:**

### Intraseksuele selectie en sympatrische soortvorming bij Victoria cichliden

Universiteit Groningen, 8 december 2006

#### **Soortvorming**

Klassieke studies van soortvorming benadrukten het belang van geografische scheiding: geografisch geïsoleerde populaties kunnen geen genen meer met elkaar uitwisselen, en bewandelen hierdoor ieder hun eigen evolutionaire weg (allopatrische soortvorming). De tegenhanger van dit model is sympatrische soortvorming: hierbij ontbreken geografische barrières. De vraag is, hoe is het mogelijk dat populaties uit elkaar evolueren als er nog gene-flow mogelijk is? Het sympatrische soortvorming-model is dan ook decennialang controversieel geweest (Schilthuizen 2001). Dit geldt met name voor het model waarbij er vanuit wordt gegaan dat de seksuele voorkeur van vrouwtjes op mannelijke kenmerken, oftewel seksuele selectie, een primaire rol bij het ontstaan van reproductieve isolatie speelt

Een excellent modelsysteem om soortvorming te bestuderen zijn de spectaculaire soortenzwermen van

sneevoluerende haplochromine cichlide vissen uit de Oost-Afrikaanse meren. Bij de haplochromine cichliden uit het Victoriameer zijn alleen de mannetjes felgekleurd. Ze strijden driftig om de schaarse territoria en proberen met zoveel mogelijk vrouwtjes te paren. Na de bevruchting draait alleen de vrouw op voor de broedzorg. Deze oneerlijke verdeling van zorgtaken maakt vrouwtjes kieskeurig bij het uitzoeken van een mannetje. Die kieskeurigheid, oftewel seksuele selectie op de kwaliteit van de mannetjes, heeft gevolgen voor het ontstaan en voortbestaan van soorten. De vrouwelijke voorkeur voor specifieke mannen zou het uiterlijk van mannen kunnen veranderen, en daarmee nieuwe soorten doen ontstaan. Veel kleurmorfen en zustersoorten komen sympatrisch voor en verschillen dramatische in de kleur van het mannelijke broedkleed, en nagenoeg niet in eco-morphologische aanpassingen. Hierdoor is het vermoeden ontstaan dat veel cichliden

soorten zijn ontstaan zonder geografische barrières

Sympatrisch soortvorming gedreven door seksuele selectie is nog steeds een erg controversiële theorie (Van Doorn 2004). Allereerst is het lastig voor een afwijkende kleur morf om een populatie binnen te dringen, aangezien vrouwtjes een voorkeur hebben voor de reeds bestaande kleur morf. Het tweede probleem is het stabiel voorkomen van twee kleurmorf: als kleurmorf zich niet ecologisch gaan onderscheiden blijft er normaliter maar eentje over. We denken dat deze problemen verholpen kunnen worden als afwijkende kleurmorf een voordeel hebben bij agressieve interacties met andere mannetjes. Dat zou kunnen komen doordat ze (a) niet herkend worden als rivaal, of als (b) de nieuwe kleur morf dominant is door de aard van hun kleur, of een hoger agressieniveau. Zo'n voordeel bij man-man competitie, ofwel intraseksuele selectie, noemen we het 'rare male' effect. De strijd tussen de mannen zou dus negatief frequentie-afhankelijke selectie op het broedkleed kunnen opleveren, hoewel dit bij mechanism (b) een extra aanname vergt, namelijk dat de dominante kleur morf aan vechtkracht inboet zodra deze in relatieve frequentie toeneemt, doordat ze bijvoorbeeld elkaar in onderlinge gevechten meer uitputten dan de andere kleur morf. Als zeldzame mannen een hogere kans hebben een mooi territorium te bemachtigen zouden ze wellicht een vrouwtje kunnen verleiden, ook al zien ze er afwijkend uit. Hierdoor kunnen kleurmorf infiltreren en stabiel samen voorkomen. Voor de uiteindelijk soortvorming blijft seksuele selectie door vrouwelijk voorkeur op mannelijke kleur patronen nog steeds erg belangrijk. De kleur en de corresponderende vrouwelijke voorkeur moeten gekoppeld raken, waardoor restrictie in genenuitwisseling tussen subpopulaties kan ontstaan.

Mijn proefschrift beschrijft een reeks aan experimenten waarin assumpties en voorspellingen van de 'rare male' hypothese zijn getest.

## De resultaten

De hoofdrolspelers in mijn proefschrift zijn *Pundamilia pundamilia* (blauw) en *Pundamilia nyererei* (rood), twee nauw verwante soorten die voornamelijk in mannelijk broedkleed van elkaar verschillen. Deze twee soorten vertegenwoordigen een zeer algemeen voorkomende kleurvariatie tussen zustersoorten in het Victoriameer. Omdat de verspreiding van rood binnen die van blauw valt, denken we dat blauw de voorouderlijke soort is, en dat rood herhaaldelijk blauwe populaties is binnengedrongen.

### Agressievoorkeuren

We hebben drie type populaties onderzocht: (1) een populatie waarin alleen blauw voorkomt (blauwe populatie), (2) twee populaties waar rood al is binnen gedrongen maar waar rood en blauw nog steeds genen uitwisselen (hybridiserende populaties), en (3) drie populaties waarbij rood en blauw echte soorten zijn, dus met totaal geen uitwisseling van genen (gescheiden populaties). Deze drie populatietypen zou men als een gradiënt van soortvorming kunnen beschouwen: van een maagdelijke populatie, naar de vestiging van een nieuwe kleur morf, tot het ontstaan van twee reproductief gescheiden, dus 'echte' soorten.

In onze zogenaamde agressiekeuzetest boden wij een territoriale man twee verschillend gekleurde rivalen aan in doorzichtige buizen, zowel in aquaria als in het veld (Tanzania). We maten dan de agressie van een mannetje richting de twee rivalen. Het bleek dat mannetjes uit het wild inderdaad meer agressie richten naar rivalen van hun eigen kleur. Echter, dit is alleen het geval bij blauwe populaties en gescheiden populaties; in hybridiserende populaties richten blauwe mannen meer agressie naar rood. Dit duidt erop dat agressie voorkeuren de invasie van rood zouden kunnen begunstigen, alsmede het stabiel samen voorkomen van reproductief gescheiden zustersoorten.

Echter, als het soortvormingsproces nog in gang is, zoals dat het geval is in de hybridiserende populatie, dan zijn agressievoorkeuren niet voldoende om het proces te stabiliseren omdat rood dan altijd meer agressie ontvangt. De conclusie moet dan ook zijn dat agressievoorkeuren op zichzelf soortvorming niet kunnen stabiliseren. Echter, ik denk dat agressievoorkeuren in combinatie met andere elementen van man-man competitie, zoals dominantievoordelen door kleur, wel de vereiste frequentie-afhankelijkheid kan genereren. Zo bleek dat rood dominant is over blauw (zie volgende sectie).

#### *Dominantie*

Binnen mijn onderzoek is er een reeks van dominantie-experimenten gedaan met rode en blauwe mannen van de hybridiserende populaties. Ik heb rode en blauwe mannen één-op- één tegen elkaar laten vechten. We zagen dat rode mannen veel meer conflicten winnen dan blauwe, maar dit voordeel verdwijnt als het kleurverschil tussen de vechtersbazen wordt gemaskeerd met groen licht. Blijkbaar heeft rood een intimiderend effect op blauwe rivalen en kan dit kleureffect wellicht de invasie van rode kleurmorfen in een blauwe populatie vergemakkelijken.

Vervolgens heb ik dominantie bekeken onder meer natuurlijk omstandigheden. Groepjes van alleen rode of alleen blauwe mannetjes (pure groepen), alsmede groepjes met dezelfde aantallen van beide kleurmorfen (gemengde groepen) werden bestudeerd in grote aquaria. Rood en blauw deden het net zo goed in termen van sociale dominantie, wat in schril contrast staat met de dominantie van rood in een één-op-één gevecht. Ik denk dat rood en blauw in een gemengde situatie het net zo goed doen omdat rode mannen in een groepssituatie hinder van elkaar ondervinden, in tegenstelling tot in een één-op-één gevecht. Tenslotte bleken puur rode groepen agressiever te zijn dan puur blauwe groepen. De kosten van agressie worden alleen gereduceerd in een gemengde groep

voor rode mannen. Met andere woorden, het loont voor rode mannen om sympatrisch voor te komen met blauw, maar andersom niet. De resultaten van dit experiment zijn consistent met de geografische verspreiding van rode en blauwe *Pundamilia* vormen in het Victoriameer: rood komt altijd samen voor met blauw, maar blauw komt op meerdere locaties alleen voor.

#### *Territoriumkwaliteit en partnerkeuze*

Een voorwaarde voor het 'zeldzame man' effect is dat voordelen in man-man competitie zich vertalen in een verhoogd reproductief succes. Zou territoriumkwaliteit ervoor kunnen zorgen dat afwijkend gekleurde mannetjes toch aan de vrouw komen? Uit mate choice experimenten met rode vrouwtjes bleek we de voorkeur voor de eigen soort teniet konden doen door een blauwe man een kwalitatief hoger territorium te geven dan de rode man. Dus, als zeldzame mannen een grotere kans hebben een hoogwaardig territorium te bezetten, dan zouden vrouwtjes met een dilemma geconfronteerd kunnen worden tussen voorkeur voor de eigen kleur en voorkeur voor mannetjes met een mooi territorium. Dit effect zou de vestiging van een nieuwe kleurmorf kunnen faciliteren.

#### *Kleuren en kwaliteit*

Mannen van de rode cichlide, *P. nyererei* vertonen veel variatie in de intensiteit van het broedkleed. We weten dat vrouwtjes een voorkeur hebben voor felgekleurde kerels (Maan 2006). De vraag is nu: gaan vrouwtjes puur vanwege esthetisch redenen af op felgekleurde mannetjes ('sexy sons' hypothese), of verschaft de kleurintensiteit informatie over de genetisch kwaliteit van de drager die de overleving van het nageslacht kan vergroten, bijvoorbeeld resistentie tegen parasieten ('good genes' hypothese)? Een belangrijke assumptie in de theorie over sympatrische soortvorming is dat seksuele selectie via het 'sexy sons' mechanisme verloopt, omdat dan de

evolutie van de kleur van het broedkleed veel willekeuriger is dan onder 'good genes' seksuele selectie. Hierdoor kan soortvorming makkelijker plaatsvinden. Echter, in de literatuur over seksuele selectie persé wordt veelal juist uitgegaan van de 'good genes' hypothese.

Als de intensiteit van het broedkleed iets zegt over de genetische kwaliteit van de drager ('good genes') dan zou kleurexpressie kostbaar voor het mannetje moeten zijn. Dit voorkomt dat mannetjes oneerlijke informatie kunnen geven door via kleur te bluffen over hun kwaliteit. Kleurexpressie zou bijvoorbeeld ten koste kunnen gaan van het functioneren van het afweersysteem, waardoor alleen individuen met een van nature heel goed afweersysteem zich felle kleuren kunnen veroorloven. Wij testten dit in de soort *P. nyererei*. We manipuleerden de kleurexpressie, vervolgens werden de mannen blootgesteld aan een lichaamsvreemd eiwit waartegen ze antilichamen gaan maken. Het bleek dat extreem rode mannen een lagere antibodyproductie hadden dan minder roodgekleurde mannen. Dit duidt erop dat kleurexpressie ten koste gaat van het functioneren van het afweersysteem, en ondersteunt de hypothese dat de rode kleur in *P. nyererei* een signaal is over de kwaliteit van de drager. Ik heb al eerder uitgelegd dat kleur waarschijnlijk een belangrijke rol speelt bij de explosieve soortvorming van Victoriacichliden. De discrepantie tussen 'good genes' seksuele selectie en de verminderde kans op soortvorming noopt om een herziene blik op het soortvormingproces bij haplochromide cichliden. In de conclusie kom ik hier nog op terug.

#### *Zeldzame vrouw effect*

Niet alleen mannetjes zijn territoriaal, maar bij sommigen soorten ook de vrouwtjes. Het is heel goed mogelijk dat er ook een 'zeldzame vrouw' effect bestaat doordat vrouwtjes bijvoorbeeld bij voorkeur vrouwelijke rivalen van de eigen kleurmorf aanvallen. Binnen de soort *Neochromis omnicaeruleus*

vinden we drie vrouwelijke kleurmorphen. Agressiekeuzetesten toonden aan dat alle kleurmorphen bij voorkeur de eigen kleurmorf aanvallen. Dat betekent dat een kleurmorf minder agressie ontvangt als deze lokaal het minst frequent voorkomt. Hierdoor zouden zeldzame vrouwtjes een voordeel hebben, wat dus de co-existentie van de kleurmorphen binnen *Neochromis omnicaeruleus* zou kunnen ondersteunen.

#### **Conclusies**

In mijn proefschrift laat ik zien dat kleur belangrijk is bij de competitie tussen mannen. Behalve dus dat kleur onderhevig is aan seksuele selectie door vrouwelijke voorkeuren, staat het ook onder intraseksuele selectiedruk. Dat competitie tussen mannetjes erg belangrijk is bij seksuele selectie wordt ook ondersteund door de waarneming dat territoriumkwaliteit de voorkeur voor de eigen kleur kan overrulen.

In de introductie beschreef ik al dat frequentie-afhankelijke selectie op verschillende manieren bewerkstelligd kan worden. Mijn proefschrift geeft aan dat intraseksuele selectie inderdaad is opgebouwd uit verschillende elementen, zoals agressievoorkeuren, kleur effecten op dominantie en asymmetrie in agressieniveau tussen kleurmorphen of zustersoorten. Toekomstige studies zouden moeten bekijken of een combinatie van deze elementen tot frequentie-afhankelijke dominantie kan leiden

Een belangrijke conclusie van mijn proefschrift is dat man-man, en ook vrouw-vrouw competitie een belangrijke kracht is bij het ontstaan en gehandhaafd blijven van nieuwe kleurmorphen en soorten. Mijn proefschrift laat zien dat intraseksuele selectie de vereiste frequentie-afhankelijkheid zou kunnen opleveren die infiltratie van nieuwe kleurmorphen, alsmede het stabiel voorkomen van meerdere kleurmorphen zou kunnen stabiliseren.

Ik maak aannemelijk dat de kleur informatie zou kunnen verschaffen over de genetische kwaliteit van het mannetje. In theorie maakt dit de

ontwikkeling van kleur minder willekeurig, waardoor soortvorming door seksuele selectie minder makkelijk kan optreden. Edoch, in de laatste paragraaf van mijn synthese schets ik een genuanceerder beeld van soortvorming gedreven door seksuele selectie alleen. Ik benadruk dat seksuele en ecologische selectie hand in hand kunnen gaan. Allereerst is er variatie in habitat type (bijvoorbeeld rots versus zand; diep versus ondiep) dat effect heeft op de evolutie van kleurvormen: kleuren kunnen per habitat verschillen waar ze maximaal tot hun recht komen in termen van opvallendheid of felheid. Recent is er meer aandacht ontstaan voor sympatrische soortvorming door habitat-afhankelijke 'good genes' seksuele selectie (zie ook Van Doorn 2004; Maan 2006).

Mijn proefschrift laat zien dat bij het ontstaan en behoud van haplochromine soorten in het Victoriameer kleur niet alleen belangrijk is voor seksuele selectie door vrouwtjes, maar ook voor de concurrentie van mannetjes onderling. De zichtbaarheid van deze kleurpatronen, en dus de helderheid van het water zijn van cruciaal belang voor het behoud van de haplochromine cichliden uit het Victoriameer. In dit opzicht onderstreept het proefschrift de boodschap van natuurbeschermers: om de kleuren- en soortenrijkdom van de haplochromine cichliden te behouden mag het meer niet troebeler en smeriger worden.

- Dijkstra PD, Seehausen O, Groothuis TGG (2005) Direct male-male competition can facilitate invasion of new colour types in Lake Victoria cichlids. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 136-143
- Dijkstra PD, Seehausen O, Gricar BLA, Maan ME, Groothuis TGG (2006) Can male-male competition stabilize speciation? A test in Lake Victoria cichlids. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 704-713
- Dijkstra PD, Hekman R, Schulz RW, Groothuis TGG *in press* Social stimulation, nuptial coloration, androgens, and immunocompetence in a sexual dimorphic cichlid fish. *Behavioural Ecology and Sociobiology*
- Dijkstra PD, Seehausen O, Pierotti, M, Groothuis TGG *in press* Male-male competition and speciation: aggression bias towards differently coloured rivals varies between stages of speciation in a Lake Victoria cichlid species complex. *Journal of Evolutionary Biology*
- van Doorn GS (2004) Sexual selection and sympatric speciation. PhD thesis, University of Groningen, The Netherlands
- Maan (2006) Sexual selection and speciation. Mechanisms in Lake Victoria cichlid fish. PhD thesis, University of Leiden, The Netherlands
- Schilthuizen M (2001) Frogs, flies and dandelions, speciation-The evolution of new species. Oxford University press, New York



## VAKATURE

### Projectleider sensorisch-consumentenonderzoek 2 x 1 fte

(Gelderland) , 36 uur per week  
Agrotechnology & Food Science Group

#### Functiebeschrijving

---

Functienaam: Projectleider sensorisch-consumentenonderzoek

Als projectleider sensorisch-consumentenonderzoek lever je een bijdrage aan de ontwikkeling van de portfolio van projecten op het terrein van onderzoek naar onderliggende factoren van eet- en drinkgedrag en de vertaling van deze kennis naar productontwikkeling en product introducties. In het investeringsproject "Restaurant van de Toekomst" ([www.cics.nl](http://www.cics.nl)) worden nieuwe methoden en technieken ontwikkeld én toegepast, onder meer in de setting van real-life consumentenonderzoek. Hierbij werken we onder meer intensief samen met een aantal marktpartijen. Als projectleider ben je sterk gericht op het initiëren en ontwikkelen van commerciële propositities.

#### Functie-eisen

---

Universitair

Kennis en ervaring op het terrein van sensorisch-consumentenonderzoek, met bij voorkeur een achtergrond in de experimentele psychologie, actief in netwerken in het bedrijfsleven én de academische wereld en een sterke externe oriëntatie

#### Organisatie

---

Agrotechnology & Food Science Group CICS- Centrum Innovatieve Consumenten Studies

AFSG is de organisatie voor kennisontwikkeling en kennisoverdracht op het gebied van duurzame toepassingen van agrogrondstoffen voor veilige en gezonde food & non-food producten.

#### Arbeidsvoorwaarden

---

Indicatie maximum salaris per maand: eur 4000 - 4500

Maximaal salarisbedrag in Euro's per maand 4102

Contractbasis: Tijdelijk

Contractduur: 4 jaar

Maximaal aantal uur per week: 36