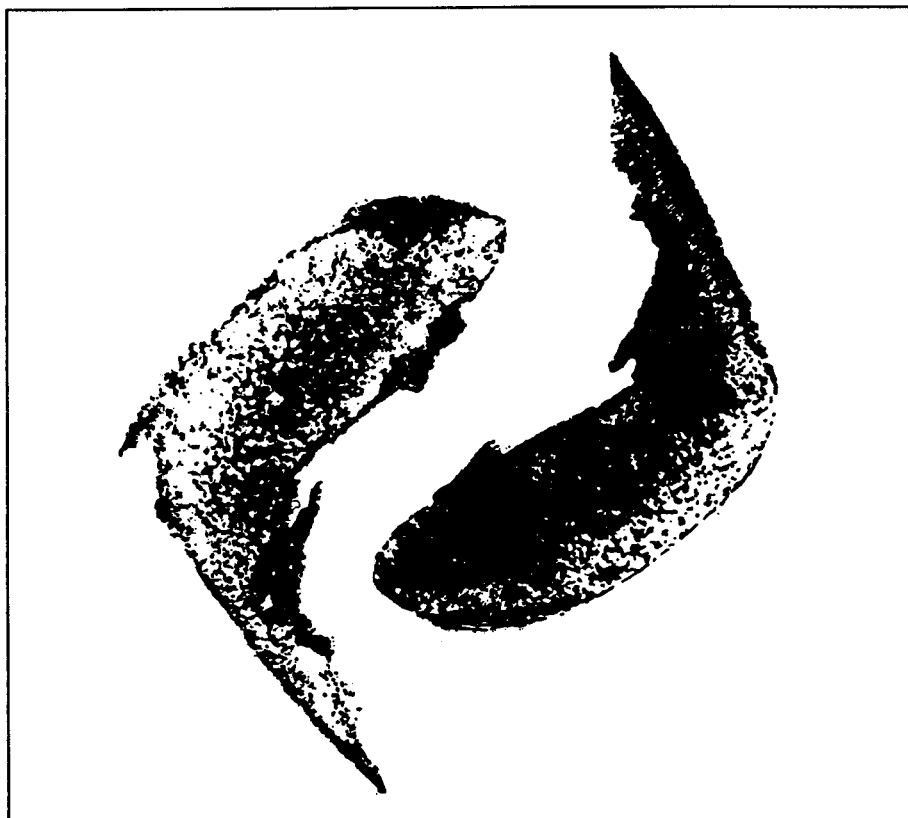


NVG

vierde jaargang no. 1, april 1995



Mededelingenblad van de Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie

opgericht december 1991.

Algemeen

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

Bestuur:

Voorzitter: Dr T. Groothuis

Secretaris: Dr J. van Rhijn

Penningmeester: Dr J. de Bruin

- U kunt zich opgeven als lid bij Dr J. de Bruin, Nederlands Instituut voor Hersenonderzoek, Meibergdreef 33, 1105 AZ Amsterdam. De contributie bedraagt f25,- per jaar voor studenten/AIO-OIO's en werkzoekenden en f35,- voor overigen.

- U kunt kopij voor het mededelingenblad bij voorkeur op floppy (wp of ascii) of via e-mail sturen aan P.C.H. Albers, Vakgroep Vergelijkende en Fysiologische Psychologie, KUN, Postbus 9104, 6500 HE, Nijmegen
e-mail adres: P_Albers@nici.kun.nl

Informatie kan ook ingewonnen worden bij de voorzitter: dr. T. Groothuis, Vakgroep Gedragsbiologie, Rijksuniversiteit Groningen, postbus 14, 9750 AA Haren.

Waarom een Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie?
 Door de toeneimende opsplitsing van onderzoek in verschillen de formele kaders en de steeds verdergaande specialisatie dreigt het specifieke karakter van Gedragsbiologisch onderzoek aangetast te worden. Hierdoor lijkt het noodzakelijk de specifieke inbreng van de Gedragsbiologie, een vakgebied waarin Nederland vanouds voorop heeft gelopen, duidelijker te formuleren en naar buiten te brengen. De vereniging krijgt hierdoor een taakstelling die veel breder is dan die van de huidige BION werkgemeenschap Ethologie.

Wat is het doel van de vereniging?

- Bevordering van wetenschappelijk onderzoek en onderwijs in de Gedragsbiologie.
- Verbreiding van kennis omtrent aard en resultaten van Gedragsbiologisch onderzoek in bredere kring.
- Belangenbehartiging van de Gedragsbiologie en haar onderzoekers.

Hoe tracht de vereniging dit te realiseren?

- Het vormen van een Forum voor gedrags onderzoekers in het Nederlandse taalgebied, in samenspraak met andere gedragswetenschappen.
- Het organiseren van Symposia.
- De uitgave van een Mededelingenblad.
- Beïnvloeding van bestuur en beleid.

Wie kan lid worden?

Het lidmaatschap van de vereniging staat open voor iedereen die geïnteresseerd is in de wetenschappelijke biologische benadering van gedrag van dier en mens, alsmede voor instellingen die op dit gebied werkzaam zijn of hierover informatie willen verkrijgen of verspreiden.
 De contributie bedraagt 25 gulden per jaar voor studenten/AIO-OIO's en werkzoekenden en f35,- voor overigen.

De bedoeling van het mededelingenblad

Het doel van het mededelingenblad is om de leden van de vereniging efficiënt en goedkoop te informeren over landelijke en tot op zekere hoogte ook internationale wetenschappelijke en educatieve activiteiten in de gedragsbiologie. We zullen dit doen door een agenda van activiteiten op te nemen en door een korte en zakelijke verslaglegging van de vergaderingen en bijeenkomsten.
 Naar onze mening zullen ook samenvattingen van proefschriften op het gebied van de gedragsbiologie een plaats in het mededelingenblad moeten kunnen vinden. Suggesties over verdere inhoud zijn welkom. Bedenk echter dat we niet streven naar een dik tijdschrift, maar naar een efficiënt mededelingenblad.

Lidmaatschapsgeld A.S.A.B.

De NVG is met de ASAB in onderhandeling over het gemeenschappelijk overmaken van het lidmaatschapsgeld naar Engeland. De secretaris van de ASAB is het in principe eens met het door ons voorgestelde plan, maar het moet nog formeel door het bestuur bevestigd worden. Met grote waarschijnlijkheid kunnen we dan ook zeggen dat NVG leden de mogelijkheid zullen krijgen hun lidmaatschapsgeld van de ASAB over te

maken naar de NVG waarna dit voor alle leden die van deze regeling gebruik maken gezamenlijk wordt overgemaakt naar Engeland. We zullen u nog nader berichten over de precieze data waarvoor de betaling dient te geschieden, alsmede het gironummer.

Inhoudsopgave

Lidmaatschapsgeld ASAB	
Bestuursaangelegenheden	
Reorganisatie NWO	
Taakverdeling NVG-Werkgemeenschap Ethologie	
Symposiumplannen 1995	
Internationale samenwerking. .	
Bestuursleden	
Bijscholingscursus voor docenten	
Gedrag en energetica	
Dissertaties	
Y-Chromosome, aggression and coping	
Disturbed social behaviour in rats	
Dimensions of mother-infant interaction and the development of social and cognitive competence in preterm infants.	
Agenda	
Dierlijke subjectiviteit: een meetbaar begrip?!	

Bestuursaangelegenheden

1. Reorganisatie NWO

De reorganisatie van NWO, waarover eerder is bericht, heeft de oude werkgemeenschappen gedwongen te beslissen op welke wijze zij in de nieuwe structuur willen participeren. De werkgemeenschap Ethologie heeft, na veel overleg, uiteindelijk besloten zich aan te sluiten in de sectie Dierfysiologie. Deze grote overkoepelende sectie lijkt een belangrijk

aanspreekpunt voor de NWO Stichting Levenswetenschappen (SLW) te gaan worden, en over eenzelfde mogelijkheden op korte termijn voor de kleinere NVG bestond geen overeenstemming. Om de toekomst van gedragsbiologisch onderzoek in al zijn facetten, inclusief de dier-ecologische invalshoek, in deze nieuwe structuur goed te waarborgen zal geprobeerd worden binnen de sectie een subsectie biologie van gedrag te formeren. De forumfunctie van de NVG voor het geheel van de gedragsbiologie, inclusief gedragsbiologen van andere NWO stichtingen, wordt nu in toenemende mate als belangrijk gezien.

De werkgemeenschappen van het voormalige Psychon (nu de Stichting Gedragswetenschappen) : Psychofysiologie, Neuropsychologie en Vergelijkende en Fysiologische Psychologie zijn samengegaan in de SGW-onderzoeksgroep Biologische Psychologie.

2. Taakverdeling NVG-

Werkgemeenschap Ethologie

In de onder 1 geschetste structuur bestaan nu dus twee verschillendsoortige organisatievormen die beide de belangen van de gedragsbiologie behartigen, maar ieder op een eigen wijze. Afgesproken is dat beide organisaties elkaar zo goed mogelijk op de hoogte houden van hun activiteiten en deze zo goed mogelijk op elkaar afstemmen. Daartoe zullen o.a. de voorzitters van beide organisaties elkaars vergaderingen bijwonen. Afgesproken is ook dat beide organisaties een jaarprogramma met elkaar overleggen, waarbij een belangrijke taak van de NVG is de organisatie van workshops en symposia. Daarom zal de NVG sterker worden betrokken bij de jaarlijkse najaarsbijeenkomst van de werkgemeenschap Ethologie ("Dalfsen"). Overleg met SLW heeft ertoe geleid dat SLW bereid is naast Dalfsen ook de najaarsbijeenkomst van de NVG te subsidiëren.

3. Symposiumplannen 1995.

Het ligt in de bedoeling dit jaar in begin juni een symposium te organiseren dat potentieel interessant is voor de gehele achterban van de NVG. Geëxploreerd wordt het thema: "balts en paarvorming bij mens en dier". Een meer gerichte bijeenkomst zal hoogstwaarschijnlijk georganiseerd worden rond het thema "Cognitie". In dat geval zal de NVG te gast zijn bij de Vakgroep Vergelijkende en Fysiologische Psychologie in Nijmegen (prof. J. Vossen). Net als afgelopen najaar zal de bijeenkomst mede een indruk verschaffen van de aard van het lopende onderzoek in die vakgroep. Op beide bijeenkomsten zullen ook een of meerdere buitenlanders een voordracht houden.

4. Internationale samenwerking.

Met buitenlandse zusterorganisaties is overleg opgestart omtrent nadere samenwerking en welke vorm deze zou moeten aannemen. Dit betreft onder meer toegang tot wederzijdse bijeenkomsten en uitwisseling van allerlei informatie en het eventueel gezamenlijk innemen van standpunten. In juli zal nader overleg met het bestuur van de Association for the Study of Animal Behaviour volgen.

5. Bestuursleden

Tijdens de jaarvergadering zijn er een aantal bestuursleden aftredend waarbij de secretaris zich niet herverkiesbaar zal stellen. Gegadigden kunnen zich reeds voor de jaarvergadering melden bij het bestuur. Tevens wordt nog steeds gezocht naar een extra redactielid voor het mededelingenblad.

6. Bijscholingscursus voor docenten

Het bestuur is voornemens een bijscholingscursus voor docenten te organiseren geënt op het nieuwe eindexamenprogramma waarin ethologie een plaats heeft gekregen. Heeft u ideeën of wilt u hier op een of andere manier bij betrokken worden dan kunt u zich melden bij Gerry van der Donk-van Andel, Parkstr 12, 4021 CB Maurik tel: 03449-1718 fax: 03449-3593

Samenvattingen van voordrachten
tijdens het NVG najaarssymposium over
"Gedrag en energetica"
in Groningen 18 nov 1994

De kosten van werk

Drs. Charlotte Deerenberg,
Gedragsbiologie, RUG

Uitgangspunt van Life History theorie is het maximaliseren van de jongen-productie over het gehele leven van een individu. Vogels moeten bij elke broed-poging opnieuw beslissingen nemen over timing en grootte van het legsel, en de investering daarin. Meer eieren levert meer jongen op. Een groter legsel heeft echter ook hogere kosten voor de ouders. Deze kosten blijken uit een reductie in resterende fitness van de ouders. Bij beslissingen over de huidige broedpoging moeten deze kosten tegen de baten afgewogen worden. Het probleem kan gegeneraliseerd worden door de gemaakte keuzes ten aanzien van legselgrootte en investering in het broedsel uit te drukken in termen van energieverbruik van de oudervogels. De vraag is of dit gekozen niveau van energieverbruik de fitness kosten veroorzaakt.

In twee complementaire experimenten met zebra-vinken (*Taeniopygia guttata*) werd allereerst vastgesteld, dat oudervogels hun werkniveau aanpassen aan de experimentele broedselgrootte. De kosten van dit gemanipuleerde werkniveau kwamen tot uiting in verandering van het interval tussen het huidige, gemanipuleerde broedsel en de start van het daarop volgende broedsel. Na de verzorging van een verkleind broedsel werd snel weer opnieuw begonnen met broeden; na een vergroot broedsel werd een nieuw broedsel uitgesteld. Daarmee is de potentiële causaliteit van energieverbruik in de kosten van reproductie aangetoond. Vervolgens werd activiteit, en

dus het werkniveau, van de ouders gemanipuleerd, onafhankelijk van de ouderlijke zorg. Beide partners van een broedpaar kregen tegelijkertijd, maar individueel, een 'hoog' of een 'laag' werkniveau opgelegd. Na afloop kreeg elk paar de gelegenheid om te broeden. Ook in dit experiment duurde het langer voor de zebra-vinken weer met broeden begonnen, wanneer het opgelegde werkniveau in de voorafgaande periode hoger was geweest. Het niveau van energieverbruik, dat op twee verschillende manieren werd gemanipuleerd, leidde in beide experimenten tot uitstel van het volgende broedsel, wat een lagere fitness tot gevolg heeft. Het energieverbruik is dus causaal in het tot stand komen van de fitness kosten van reproductie. Daarmee is nog niet het achterliggende mechanisme geïdentificeerd. Speculatie daarover is mogelijk op grond van de waarneming dat in beide experimenten het lichaamsgewicht van de zebra-vinken laag was bij een hoog inspanningsniveau. Mogelijk duidt dit op een compensatiemechanisme: bij een toename de allocatie van energie naar activiteit en/of reproductie moet bezuinigd worden op andere energievragende processen. Mogelijke essentiële processen zijn, behalve onderhoud, herstel van cel- of weefsel-schade, weerstand, hormonale regulatie. Een onvoldoende functioneren van deze processen kan een periode van herstel noodzakelijk maken (kosten=tijd), of overlevingskansen negatief beïnvloeden (kosten=levensduur). Deze gesuggereerde herverdeling van de beschikbare energie is noodzakelijk, wanneer de opname van energie niet of onvoldoende verhoogd kan worden, of wanneer er niet uit een andere bron, bv. lichaamsreserves, geput kan worden.

Temporele organisatie van eetgedrag en nutrientenselectie.

Dr. J.H. Strubbe, Laboratorium voor Dierfysiologie, RUG

Bij mens en dier wordt het lichaamsgewicht binnen nauwe grenzen gehandhaafd bij opname van een variëteit aan nutrienten en onder verschillende condities. Zo keert het lichaamsgewicht na tijdelijk vasten en overvoeden terug naar het normale niveau door compensatoire aanpassingen van de voedselopname. Dit geeft aan dat voedselopname gereguleerd wordt. De regulering speelt zodanig in op de energetische behoefte dat de energie-opname vrij exact aangepast wordt aan de uitgifte zonder daarbij het lichaamsgewicht te veranderen. Zo wordt in een koude omgeving de voedselopname verhoogd doordat het lichaam extra warmte verliest. Een ander voorbeeld is dat zogende dieren meer eten om de melkuitgifte naar de jongen te compenseren. Het wordt tegenwoordig algemeen aangenomen dat deze regulatie tot stand komt door terugkoppelingssignalen vanuit de periferie van het lichaam die de hersenen informeren over de energetische toestand van het lichaam. Meer specifiek kunnen deze terugkoppelingssignalen, die zowel nerveus als hormonaal kunnen zijn, de hersenen informeren over 1) de vulling van het darmkanaal, 2) de heersende brandstof-spiegels, 3) de opgeslagen energie in lever en vetweefsel en 4) de lichaamstemperatuur. Tevens is bekend dat het dagnachtritme een rol kan spelen bij het starten en beëindigen van eetgedrag. Dit dag-nachtritme wordt sterk beïnvloed door de wisseling van licht en donker. Deze licht-donker wisseling speelt in op een "klok" in de hersenen die mede het eetgedrag volgens een bepaald programma stuurt en de energetische regulering zijn tijdsgrenzen oplegt. Aangezien deze dagelijkse ritmen een periode hebben van ongeveer (circa) 24 uur worden

deze ritmen circadiaan ("diaan" is afgeleid van dies = dag) genoemd.

Ratten zijn nachtdieren. Onder ad libitum omstandigheden kunnen we bij registratie van het eetgedrag ongeveer 8-12 eetperiodes onderscheiden die op grond van een bepaald interval daartussen als maaltijden gedefinieerd worden. Over het algemeen worden concentraties van eetgedrag aan het begin en vooral aan het einde van de donkerfase gevonden. Dit patroon komt bij veel diersoorten waaronder ook bij vogels voor. De concentratie van eetactiviteit aan het einde van de activiteitsperiode kan beschouwd worden als anticipatoir energie opnemen en dient vermoedelijk voor het energetisch overbruggen van de inactiviteits-periode. De resultaten van experimenten laten zien dat deze eindpiek niet aangeleerd is maar vermoedelijk veroorzaakt wordt door endogene tijdsprogramma's van de circadiane klok. Een dergelijk eetpatroon stelt het dier in staat om tijd aan slaapgedrag te besteden en voor de rat in de natuur geldt ook dat die in zijn schuilplaats kan blijven zonder gevaar te lopen een prooi te worden voor roofdieren. Vermoedelijk hebben de soorten deze anticipatoire aanpassingsstrategieën door een proces van natuurlijke selectie geoptimaliseerd en verankerd in neurale structuren.

Bij voedselselectie experimenten bij ratte blijkt in het begin van de activiteitsfase een relatieve voorkeur voor koolhydraat te bestaan en aan het eind van de actieve fase voor het energierijkere vet. Deze temporele modulatie van voedsel-preferentie kan ook gezien worden als een aanpassing. De koolhydraten kunnen n.l. de verbruikte glycogeenvoorraden in de lever aanvullen terwijl de vetten met hun gunstige energiestapeling het dier in staat stellen de lichtfase voor het grootste deel te overbruggen. Uit dit onderzoek bij ratten zijn aanwijzingen verkregen dat wisselingen in de afgifte van specifieke neurotransmitters in sommige hersen-

gebieden een rol spelen bij het bepalen van voedselpreferentie. Zo zijn vooral met dierexperimenteel onderzoek aanwijzingen verkregen dat de neurotransmitters serotonine en NPY een rol spelen bij de preferenties voor koolhydraat terwijl galanine betrokken is bij de voorkeur voor vet. Samenvattend, de resultaten van al deze experimenten suggereren dus dat niet een aangeleerde gewoonte of een energetisch deficit, maar een intern vastgelegde tijdscontrole voor eetmotivatie tijdens het einde van de activiteitsfase plaatsvindt, die sterk gesynchroniseerd wordt door de wisseling van licht en donker en die het dier in staat stelt de inactieve fase energetisch te overbruggen. In z'n algemeenheid kan gesteld worden dat de centraal nerveuze regulering van eetgedrag wordt beïnvloed door zeer veel factoren vanuit de omgeving en vanuit de interne fysiologie die via nauwkeurige afstelling van neurochemische codes in de eetcentra een optimale aanpassing bewerkstelligt aan de periodieke omgevings-invloeden.

De energiehuishouding van het Koolmezengezin.

Dr. J.M.Tinbergen, gedragsbiologie, RUG

Om te begrijpen waarom een dier zich zo gedraagt als hij/zij doet, is het noodzakelijk om de consequenties van gedrag te schatten. Deze schatting moet in termen van een relevante grootte gegeven worden. Voor biologische problemen is de uiteindelijke vergelijkingsmaat fitness.

Om de fitnessconsequenties van gedrag in te schatten is het noodzakelijk om gedrag te manipuleren en de consequenties te meten. Lang niet elk gedrag is daar geschikt voor en dit is precies de reden dat legselgrootte problemen zo in de belangstelling staan. Legselgroottes zijn goed te quantificeren maar vooral ook goed te manipuleren. We kunnen, op basis van de gemanipuleerde legselgroottes,

fitness consequenties van legselgrootte meten. Uit zulk werk bleek dat legselvergroting leidt tot enige verhoging van de fitness van het broedsel, maar dat het tegelijk leidt tot een verlaging van de fitness van de ouders. Er is een trade-off tussen de fitness van het broedsel en de fitness van de ouders.

Het meten van een dergelijke trade-off is bijzonder tijdrovend en onderzoekers in dit gebied zouden er bijzonder bij gebaat zijn om een schatter van de fitness consequenties te hebben die minder werk vergt. Een potentiële kandidaat is het energie. Het grote voordeel van energieverbruik als een centrale schatter voor fitness is dat we het inkomen, de uitgaven en het kapitaal (bv vetvoorraad) in dezelfde eenheid kunnen uitdrukken. Blijkt die eenheid aan fitness gerelateerd dan kunnen we de cosequenties van gedra op een veel kortere termijn onderzoeken. Mijn verhaal was een poging in deze richting.

We gebruiken een optimalisatie-benadering waarbij we veronderstellen dat de energiebesteding van de ouders causaal gerelateerd is aan de fitness consequenties.

Omdat beide geschat zijn voor gemanipuleerde broedsels kunnen we een verandering in energie-uitgave uitdrukken in fitness verlies. Aan de andere kant is het mogelijk, doordat we de energiebehoefte van de jongen geschat hebben voor de verschillende manipulatie categorieën uit te rekenen hoeveel energie het vrouwtje naar de jongen gebracht heeft. Het blijkt dat er een lineaire relatie tussen de inspanning van het vrouwtje en de hoeveelheid voedsel die naar het nest gebracht wordt bestaat. Het geëxtrapoleerde rustniveau komt overeen met de gemeten nachtkosten. De hoeveelheid voedsel die naar het nest gebracht wordt zal de overleving en de groei van de jongen bepalen. We weten niet goed hoe dit verband loopt. Daarom gebruikten we een interspecifieke schatting voor de conversie van gebrachte energie

naar groei. Uit het veld weten we hoe groei, of liever het uiteindelijke lichaamsgewicht samenhangt met de fitness van de jongen, geschat aan overlevingskansen en voortplanting in de rest van hun leven. Nu zijn we in de positie om de afweging van de ouders door te rekenen, en te bepalen welke keuzen optimaal zijn. Dat is daarom interessant omdat we nu variaties in ons model aan kunnen brengen in bijvoorbeeld de voedselhoeveelheid, en door kunnen rekenen wat de consequenties zijn voor de optimale legselgrootte en jongengewichten. De zo gegenereerde patronen kunnen vergeleken worden met de patronen die we buiten vonden zonder dat er voor elke situatie een nieuw experiment hoeft te worden gedaan. Zwakke punten in het model zijn voornamelijk de causaliteit van de relatie tussen energieuitgave en fitness en de relatie tussen de hoeveelheid energie die een jong krijgt en de groei. Het onderzoek richt zich nu op deze twee vragen.

Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds.

L. Gustafsson

Department of Zoology, Uppsala University, Sweden.

Reproductive effort can have profound effects on subsequent performance. Field experiments on the collared flycatcher *Ficedula albicollis* have demonstrated a number of trade-offs between life-history traits at different ages. The mechanism by which reproductive performance remains obscure. Anti-parasite adaptations like cell-mediated immunity may probably also be costly. Hence the possibility exists for a trade-off between reproductive effort and the ability to resist parasitic infection. Serological tests on unmanipulated collared flycatchers show that prebreeding condition correlates positively with reproductive success and negatively with susceptibility to parasitism (viruses, bacteria and

protozoan parasites). Both immune response and several indicators of infectious disease correlate negatively with reproductive success. Similar relations are found between secondary sexual characters and infection parameters. For clutch size manipulated birds there was a significant interaction between experimentally increased reproductive effort and parasitic infection rate on both current and future fecundity. It seems possible that the interaction between parasitic infection, nutrition and reproductive effort can be an important mechanism in the ultimate shaping of life-history variation in avian populations.

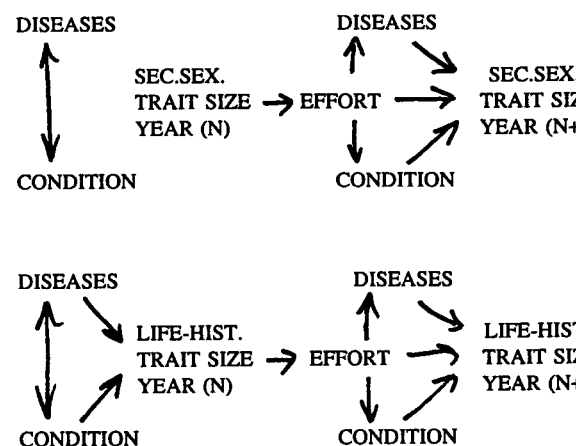


Figure: Causal path diagram of the effects on the expression of life-history (a) or secondary sexual (b) trait. We suggest that the interaction between the infectious disease, nutritional status and the reproductive effort of birds subjected to brood size manipulation may be the mechanism through which the current versus future reproduction trade-off is mediated between years. We also suggest that the causal path way for life-history traits is paralleled in secondary sexual traits where the same mechanisms might occur: diseases and condition affect the size of the trait and the size of the trait affects effort which affects the prevalence to diseases which in turn affects the subsequent size of the trait.

References

Gustafsson, L., Nordling, D., Andersson, M.S., Sheldon, B.C. & Quarnstrom, A. 1994. Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. *Philosophical Transactions* 346:323-331.

Energetic constraints and maternal care in the Galapagos fur seal

Fritz Trillmich, Department of Behavioral Ecology, University of Bielefeld, Germany

Galapagos fur seals (*Arctocephalus galapagoensis*) are the only tropical member of the genus *Arctocephalus*. The most abundant species of this genus, the Antarctic fur seal (*A. gazella*), occurs in subantarctic regions. Food supply in the tropics is lower and apparently more variable as well as less predictable over longer term periods than food in subpolar seas. Young Antarctic fur seals are invariably weaned when 4 month old, but Galapagos fur seal young are suckled for 1-3 years. Whereas mass at weaning correlates significantly with maternal mass among fur seals and sea lions (*Otariidae*), time to weaning shows no such correlation. Late and flexible weaning appears to be the key for understanding adaptations of fur seal and sea lion maternal strategies to environments with lower productivity. Fur seals provide for their pups by regularly altering foraging periods at sea of 1-7 days duration with one to two day periods on land nursing the pup. They forage for organisms which come near the surface during the night. In Galapagos, the nightly vertical migration of prey to the surface is apparently suppressed by moonlight. Females as well as juveniles have to dive deeper and work much harder during fullmoon-lit nights than during newmoon nights. When females spend longer periods at sea they necessarily spend less time ashore suckling the pup thus lowering provisioning rate. In Galapagos mothers spend more time at sea during the warm season, which lasts from approximately December to May, and during irregular El Nino events. In both conditions, food becomes less abundant and mothers lose weight. At the same time females provide less food to pups which consequently grow slower or stop growth

altogether. Depending on the degree of food shortage during the year after the birth of a pup, growth rates vary enormously leading to mean yearling masses varying between about 9 and 18 kg in different years. For mothers, feeding a pup during the whole year costs fertility: in average years lactation reduces the probability of pupping from 91 % in non-lactating mothers to 33 % in lactating one. Even if a female can carry development of the fetus through to parturition, competition about maternal milk ensues between the yearling and the newborn right after birth. The intensity of this competition largely depends on the size of the yearling at the time its (half -) sibling is born. At the time of birth of the newborn highly aggressive interactions between mother and yearling can often be observed when the mother tries to defend the newborn against the competition from its older sibling. Nevertheless, if the yearling weighs only 9 kg, mortality of newborns is almost total within one month of birth, if the yearling weighs more than 15 kg it will stop sucking and the newborn survives as well as if it had no older sibling. Yearling competition also depends on the yearlings foraging options. Yearlings are, in any case, too large to live entirely on maternal milk. They do some independent foraging, the success of which depends, however, on their body mass as well as food abundance. Initially and up to about one year of age foraging ability depends on age-related developmental processes which increase oxygen storage capacity, thereafter they are mostly mass related, larger juveniles being better divers. Small juveniles have a much narrower window of foraging options since they can not forage effectively during moonlit periods, explaining the increased yearling-pup competition when the weanling is small. Late, flexible weaning age, therefore, serves as an adaptation which allows mothers to buffer their young against

unpredictable food shortages, thus safeguarding previously made parental investment. At the same time it allows the young a smoother and more secure transition to independent foraging. In this parental care system large energy transfer signals cost to the mother. The behavioural conflict between mother and yearling at the time of a further pup appears to function as a communication mechanism informing the mother of the needs of her yearling for further maternal care in the form of milk.

Gedrag en energetica tijdens de groei

Dr. G.H. Visser

Centrum voor Isotopen Onderzoek en
Zoologisch Laboratorium, RUG

Precociale kuikens moeten vanaf het moment van uitkomen zelf in hun voedselbehoefte voorzien. Omdat jonge kuikens van veel vogelsoorten het vermogen missen om de lichaams-temperatuur constant te houden (homeothermie), bestaat de ouderlijke zorg vooral uit het opwarmen van de jongen en bescherming tegen predatie. De tijd die de jongen opgewarmd moeten worden is niet beschikbaar om te foerageren. Vanuit dit oogpunt bezien lijkt het dus van belang dat kuikens zo snel mogelijk homeotherm worden, waardoor zij niet meer opgewarmd hoeven te worden en de gehele daglicht periode kunnen gebruiken om voedsel op te nemen. Het homeotherme stadium is pas bereikt wanneer de warmte produktie tot een zodanig niveau kan worden opgevoerd, dat het onder alle omstandigheden gelijk is aan de warmte afgifte. Is de warmte produktie lager dan de warmte afgifte, dan koelt het organisme af.

Het ligt voor de hand te verwachten dat er een relatie bestaat tussen de mate van homeothermie van de precociale kuikens, en de geografische verspreiding van de soort. Immers, wanneer de omgevings-temperaturen gemiddeld erg laag zijn, en de kuikens zeer snel afkoelen, is onvol-

doende tijd beschikbaar om te foerageren. Om meer inzicht te krijgen in de ouder-kuiken relaties hebben wij een vergelijkend onderzoek uitgevoerd naar de ontwikkeling van thermoregulatie bij 15 soorten steltlopers (*Scolopacidae* en *Charadriidae*), die taxonomisch gezien nauw verwant zijn, maar die sterk verschillen voor wat betreft hun lichaamsgewicht en geografische verspreiding. Zo wegen bijvoorbeeld eendagskuikens van de Kleinste Strandloper (*Calidris minutilla*) ongeveer gram, en bereiken een volwassen gewicht van ongeveer 20 gram, terwijl kuikens van de Wulp (*Numenius arquata*) ongeveer 55 gram wegen, en uiteindelijk ongeveer 750 gram wegen. Uit afkoelproeven, uitgevoerd in het laboratorium bij een omgevings-temperatuur van 18 C, is gebleken dat er een lineair verband bestaat tussen de mate van homeothermie van het eendags-kuiken en de logaritme van het lichaamsgewicht. Met andere woorden, hoe lager het uitkomstgewicht, des te hoger de afkoelsnelheid, en des te meer het kuiken bebroed zal moeten worden door de ouders. Kuikens van kleine steltloper-soorten (bijvoorbeeld de Kleinste Strandloper) zijn homeotherm wanneer zij 50% van het volwassen gewicht hebben bereikt. Kuikens van grote soorten (bijvoorbeeld de Wulp) daarentegen zijn homeotherm op ongeveer 10% van het volwassen gewicht. Toch komt het voor dat kleinere steltloper-soorten een noordelijker broedgebied hebben dan grote soorten. De reden hiervan is waarschijnlijk dat het bij de grote soorten de gehele broedcyclus (van eileg tot het vliegvlug worden van de kuikens) tot ongeveer 75 dagen duurt, tegen ongeveer 45 dagen voor kleinere soorten. Op hoge breedtegraad kan daardoor de lengte van het geschikte seizoen te kort zijn om een volledige broedcyclus mogelijk te maken. Uit laboratorium metingen is verder gebleken dat jonge kuikens, vanwege de

relatief geringe isolatie van het donskleed, veel warmte verliezen aan hun omgeving. Bovendien hebben jonge dieren een beperkt vermogen tot warmte-productie. Deze beide factoren leiden ertoe dat kuikens van de meeste vogelsoorten bij hun geboorte poikilotherm zijn. Tijdens de groei nemen zowel de isolatie als de warmteproductie sterk toe. Theoretisch zouden jonge kuikens wel homeotherm kunnen zijn wanneer zij in staat zouden zijn om de warmteproductie verder op te voeren. Hierdoor zou het kuiken veel tijd beschikbaar krijgen om te foerageren (het hoeft immers niet meer opgewarmd te worden), maar veel van de opgenomen energie zou besteed moeten worden aan thermoregulatie wat de uiteindelijke groeiefficiëntie sterk zou reduceren. Kennelijk behoort een zekere mate van poikilothermie tot de groeistrategie van steltloperkuikens, waarbij de kosten voor thermoregulatie laag blijven omdat de ouders deze kosten voor hun rekening nemen. Sinds 1993 worden er zowel in de Nederlandse graslanden als op de Canadese toendra metingen uitgevoerd aan energetica van vrijlevende kuikens met behulp van de "Dubbel Gelabeld Water Methode". Hiertoe wordt een kuiken met een kleine hoeveelheid van de stabiele isotopen ^2H en ^{18}O ingespoten, welke zich met het lichaams-water vermengen. De afnamesnelheden van de beide isotopen in het lichaamswater (bepaald aan de hand van kleine bloedmonsters van teruggevangen kuikens) zijn om te rekenen naar het niveau van energiemetabolisme. Uiteindelijk moeten deze metingen meer inzicht geven over de energetica van diverse groeistrategieën in het veld.

Dissertaties

Y-Chromosome, aggression and coping. A genetic study in artificially selected aggressive and non-aggressive mice
(*Mus musculus domesticus*)

Frans Sluijter

Naast ervaring en opvoeding als oorzakelijke factoren, is ook agressie voor een gedeelte erfelijk bepaald. Het is betrekkelijk eenvoudig om kunstmatig, in het laboratorium, agressieve en "niet-agressieve" mannetjes te kweken door selectie, hetgeen een bewijs is voor een genetische component van agressief gedrag. Zo'n selectie heeft in Groningen geleid tot twee "muizenlijnen": één, die gekenmerkt is wordt door korte aanvalslatentietijden, d.w.z. muizen die snel aanvallen, en één met lange aanvalslatentietijden, d.w.z. muizen die (bijna) niet aanvallen. Het is gebleken dat aanvalslatentietijd een betrouwbare maat voor agressie is. Aangezien wijfjes zelden agressief zijn, gaat het in dit proefschrift alleen over mannetjes.

Agressie is geen losstaand gedragskenmerk van deze muizen. Aanvallen is slechts onderdeel van een actieve gedragsstrategie. Agressieve dieren proberen problemen "actief" op te lossen (vertonen een actieve "coping" strategie), zoals bijvoorbeeld bij het binnendringen van een andere muis in hun domein: ze vechten of ze vluchten. Ze doen in ieder geval wat. Niet-agressieve muizen trekken zich in eerste instantie niets aan van een binnendringer. Ze snuffelen hoogstens wat. Als ze worden aangevallen, trekken ze zich in een hoekje van de bak terug. Kortom, ze zijn meer afwachtend (ze vertonen een passieve "coping" strategie). Als ze toch tot de aanval over gaan, blijken ze uitstekend te kunnen vechten. De overige gedragskenmerken van "aanvallers" en "afwachters" zijn eerder uitvoerig onderzocht. Aanvallers handelen meer

routinematig, vertonen meer stereotiep gedrag en laten zich minder snel door kleine veranderingen uit het veld slaan. Deze twee type muizen komen in de natuur ook voor. Onderzoek heeft uitgewezen dat de agressieve dieren de hoogste fitness hebben onder stabiele condities, zoals binnen een territoriale, gesloten familiegroep. De afwachters zijn, daarentegen, meer succesvol onder veranderlijke omstandigheden, zoals bij migratie, als de familie uit elkaar valt. Het succes van beide fundamenteel verschillende, maar gelijkwaardige strategieën is dan ook afhankelijk van de omstandigheden. Omdat voorgaand onderzoek suggereert dat het mannelijke geslachtschromosoom (het Y chromosoom) wel eens betrokken zou kunnen zijn bij het tot stand komen van beide typen, is de centrale vraag van dit proefschrift of inderdaad het Y chromosoom een rol speelt bij de overerving van de verschillende karakteristieke eigenschappen (gedrag, hormonen, hersenen) van beide typen muizen. En zo ja, welke gedeelten van het Y chromosoom zijn hierbij betrokken? Om deze vraag te kunnen beantwoorden, moet tevens onderzocht worden wat de bijdrage is van de omgeving bij de totstandkoming van beide typen.

Het Y chromosoom bestaat uit twee delen: een stukje dat de naam "pseudoautosomaal" gebied of PAR draagt en ongeveer een tiende van het Y chromosoom omvat. Het typerende van het PAR is dat het erfelijke informatie met het X chromosoom kan uitwisselen, iets dat bij alle andere chromosoomparen ook gebeurt, maar bij de rest van het Y chromosoom (NON-PAR) nooit gebeurt. Het NON-PAR gedraagt zich dan ook conservatief, "paart" niet met het X chromosoom en blijft zodoende van generatie tot generatie hetzelfde. Ondertussen heeft men steeds meer aanwijzingen gekregen dat het Y chromosoom een rol speelt bij de ontwikkeling van agressie bij laboratoriummuizen als ook bij

wilde huismuizen. Echter de vraag bleef: welke gedeelten op het Y chromosoom? Om dit op te lossen is gebruik gemaakt van "congene" stammen. Stammen zijn congeen als ze op één uitzondering na genetisch identiek zijn. Die uitzondering kan theoretisch een heel chromosoom zijn of een specifieke coderingseenheid. Het is relatief makkelijk om stammen congeen te maken voor het conservatieve gedeelte van het Y chromosoom (NON-PAR). Y chromosomale effecten lijken in eerste instantie alleen maar door het PAR verklaard te kunnen worden. Deze "PAR-effecten" op agressie bleken bij nader onderzoek echter alleen op te treden in interactie met het NON-PAR gedeelte van het Y chromosoom.

In dit onderzoek werd ook de invloed van de moeder op agressie onderzocht. In samenwerking met de vakgroep Erfelijkheidsleer van de LUW werden embryo's van agressieve en niet-agressieve muizen bij draagmoeders van een "goed verzorgende" muizenstam geïmplant. Zodoende was de moederlijke omgeving voor beide type muizen gelijk. Resultaat: de verschillen in agressie bleven bestaan en zijn dus niet afhankelijk van mogelijke verschillen tussen moeders in de selectielijnen. Aanvullende experimenten lieten zien dat ook bij kruisingen tussen agressieve en niet-agressieve dieren de gemiddelde aanvalslatentietijd nauwelijks door het type moeder beïnvloed wordt. De rest van dit onderzoek richt zich vooral op de invloed van het Y chromosoom op de karakteristieken van de eerder genoemde gedragsstrategieën, zoals routinematigheid. Routinematig gedrag werd in twee testen gemeten. Eerder onderzoek werd bevestigd: agressieve dieren zijn routinematiger dan niet-agressieve dieren. De effecten van het Y chromosoom hierop zijn onduidelijk. In de ene test werd geen Y chromosomaal effect gevonden; in de andere test alleen een PAR effect. Nestbouwgedrag blijkt ook een component

te zijn van een actieve gedragsstrategie; de agressieve muizen vertonen veel meer van dit gedrag dan niet agressieve dieren. Ook is het duidelijk dat het concept van twee gelijkwaardige gedragsstrategieën (een actieve en een passieve) zich niet beperkt tot de "Groningse" selectielijnen. In samenwerking met Wesleyan University (Connecticut, USA) werd aangetoond dat muizen die geselecteerd zijn op hoog nestbouwgedrag, agressiever zijn dan muizen geselecteerd op laag nestbouwgedrag. Het Y chromosoom van de "Amerikaanse" selectielijnen lijkt overigens geen invloed op zowel agressie als nestbouw te hebben.

De laatste paar hoofdstukken richtten zich op de vraag in hoeverre het Y chromosoom betrokken is bij overerving van enkele centraal nerveuze eigenschappen van beide gedragsstrategieën. Het bleek dat NON-PAR invloed heeft op dopamine, een neurotransmitter in de hersenen. Die invloed kon worden gemeten door een bepaalde stof in te spuiten met een soortgelijke werking als dopamine: apomorphine, een zogenaamde dopamine agonist, die stereotiep gedrag veroorzaakt. De mate van stereotiep gedrag is dan een maat voor de dopaminestofwisseling. Niet alleen het Y-chromosoom heeft invloed op dit metabolisme, ook andere, niet geslachtsgebonden genen beïnvloeden dit metabolisme. In samenwerking met de vakgroep Génétique, Neurogénétique et Comportement uit Parijs werd de structuur van de hippocampus onderzocht. Deze is vermoedelijk betrokken bij agressie en gedragsstrategieën. Specifieke gedeelten van de hippocampus, de intra- en infrapyramidale mosvezels, blijken inderdaad te verschillen: agressieve dieren hebben minder mosvezels dan niet-agressieve dieren.

Samengevat, de invloed van het Y chromosoom is het duidelijkst zichtbaar op agressie. De moederlijke omgeving speelt een ondergeschikte rol in de ontwikkeling

van agressie. Het Y chromosoom beïnvloedt de twee fundamenteel verschillende gedragsstrategieën slechts gedeeltelijk.

Disturbed social behaviour in rats: social isolation and endogenous opioids.

Thorwald Hol

Tijdens de ontwikkeling van gedrag bij mens en dier spelen veel factoren, zoals genetische en prenatale factoren maar ook de directe sociale omgeving, een essentiële rol. Bij de mens is er soms sprake van een ernstige (aangeboren) verstoring in de ontwikkeling van gedrag. Een voorbeeld hiervan is autisme, een zeer heterogene psychiatrische afwijking waarover nog veel onbekend is. Autismen (lett.: 'eenzaamheid') kenmerkt zich vooral door afwijkingen in de ontwikkeling van gedrag. Autistische patiënten vertonen veel stereotypieën en hyperactief gedrag en afwijkend sociaal gedrag. Met behulp van verschillende nauwkeurige neuroanatomische technieken zijn er in de hersenen van autisten structurele afwijkingen (o.a. in de amygdala, een structuur die onder andere betrokken is bij motivationele aspecten van gedrag) aangetoond. Bovendien worden er regelmatig neurochemische afwijkingen (zoals een verhoogd serotonine gehalte of een afwijkend endorfine gehalte) gevonden. Behandeling of genezing van autisme is moeilijk en zo niet onmogelijk omdat de stoornis waarschijnlijk al voor de geboorte aanwezig is. Er is gesuggereerd dat abnormaliteiten in endogene opiaat systemen ten grondslag liggen aan verscheidene autistische symptomen, zoals hyperactiviteit, stereotypieën en gestoord sociaal gedrag. Met de toediening van naltrexone, een opiaat antagonist, zijn dan ook vrij positieve resultaten geboekt. Een behandeling met naltrexone kan leiden tot vermindering van stereotiep gedrag en van hyperactiviteit. Een chronische behandeling van autistische kinderen met het neuropeptide Org2766, een fragment van

het ACTH hormoon, bleek naast een vermindering van stereotypieën, ook te resulteren in kinderen die meer initiatief namen voor sociale interacties. Uit pre-klinische studies bij ratten is gebleken dat Org2766 zijn werking op verstoringen in gedrag waarschijnlijk via endogene opiaat systemen uitoefent.

Toch blijven er nog veel onduidelijkheden bestaan over de wijze waarop de gedragsontwikkeling van deze patiënten zo verstoord is geraakt. Er is behoefte ontstaan aan een diermodel waarin de verstoorde ontwikkeling van sociaal gedrag kan worden onderzocht en mogelijk behandeld. Dit proefschrift kan worden beschouwd als een aanzet voor zo'n model. In de inleiding van deze thesis wordt een overzicht gegeven van de neuropathologie van autisme. Tevens biedt het een overzicht van al bestaande diermodellen waarin verschillende symptomen van autisme zoals geestelijke gestoordheid, stereotiep gedrag, verstoorde informatieverwerking en verstoord sociaal gedrag worden besproken. Het blijkt dat de meeste diermodellen gebruik maken van knaagdieren, en met name de rat. De rat is een sociaal levend dier dat in zijn natuurlijke omgeving in complexe samenlevingsvormen (kolonies) leeft. Tijdens de sociale ontwikkeling van de rat lijkt spelgedrag een belangrijke rol te spelen. Dit gedrag wordt voor het eerst waargenomen als de dieren gespeend worden; ze zijn dan 3 weken oud. In spelgedrag zijn allerlei volwassen gedragselementen zoals agressief, seksueel en sociaal gedrag terug te vinden. De periode van spelen is echter van korte duur: als de ratten 6 weken oud zijn, wordt spelgedrag vrijwel niet meer waargenomen. Het gedrag heeft dan zijn volwassen uiterlijk gekregen. Hoewel er verschillende theorieën zijn over het belang van spel, is men het erover eens dat gedurende de 'spelperiode' (week 3 t/m 6) dieren leren omgaan met hun soortgenoten: leren de intra-specifieke communicatie te begrijpen

en uit te voeren.

Bij belangrijke gedragingen zoals seksueel en sociaal gedrag maar ook eten en drinken, zijn endogene opiaat systemen betrokken, die mogelijk verantwoordelijk zijn voor de belonende werking van het uitgevoerde gedrag. Ook bij spelgedrag spelen deze endogene opiaat systemen een aanzienlijke rol. Het toedienen van een lage dosering opiaten, zoals morfine, stimuleert spel gedrag, terwijl hoge doseringen spelgedrag tegengaan. Opiaat antagonisten kunnen spelgedrag onderdrukken.

Gezien het belang van spel voor later sociaal gedrag, wordt in een aantal experimenten die in dit proefschrift beschreven worden, de spelperiode gebruikt voor farmacologische of niet-farmacologische interventies. De farmacologische behandeling kan bestaan uit acute of chronische toediening van morfine, Org2766 of naloxone. De niet-farmacologische interventie is een sociale isolatie gedurende een of twee weken. De in dit proefschrift beschreven experimenten kunnen worden beschouwd als een stap in de richting van het ontwerpen van diermodellen waarin de rol van opiaten in de ontwikkeling van sociaal motivatie en sociaal gedrag centraal staat. Het uitgangspunt van de experimenten was dat sommige aspecten van autistische symptomen kunnen worden verklaard aan de hand van een niet goed functionerend endogeen opiaat systeem. Alle proeven moeten dan ook gezien worden als een fundamentele studie naar de mogelijke mechanismen die ten grondslag liggen aan autistische stoornissen. Een preklinisch model dat gebaseerd is op experimenten die in dit proefschrift zijn beschreven, zou in de toekomst nuttig kunnen zijn voor het onderzoek naar de ontwikkeling van normaal of verstoord sociaal gedrag.

Dimensions of mother-infant interaction and the development of social and cognitive competence in preterm infants.

A. Wijnroks

Deze dissertatie beschrijft een longitudinaal onderzoek naar de bijdrage van kenmerken van het te vroeg geboren of premature kind en zijn sociale omgeving aan individuele verschillen in sociale en cognitieve competentie. Doel van het onderzoek was inzicht te verschaffen in enkele van de mechanismen die aangeven hoe kindkenmerken en vroege moeder-kind interacties op elkaar inspelen en competenties van kinderen voorspellen. Dit inzicht is nog maar zeer beperkt voor de groep prematuren. In de literatuur wordt, bijvoorbeeld melding gemaakt dat moeders van prematuren hun kinderen veel actiever zouden stimuleren dan moeders van op tijd geboren kinderen. In veel interventieonderzoek wordt aan ouders van prematuren het advies gegeven het kind vooral niet teveel te stimuleren. De vraag is of dit advies terecht is. Tot dusver is er nog geen onderzoek verricht naar het verband tussen intensiteit van stimulering en ontwikkeling binnen een groep van prematuren. Een tweede doelstelling betrof het onderzoeken van de effecten van een kortdurend interventie-programma. Doel van het programma was het bevorderen van de ontwikkeling van cognitieve competentie van prematuur geboren door het verhogen van de moederlijke sensitieve responsiviteit en de kwaliteit van haar stimulering.

Een groep van 66 te vroeggeboren kinderen en hun moeders werd gedurende anderhalf jaar intensief gevolgd. De eerste metingen vonden in de thuisomgeving plaats op de leeftijd van 6 maanden; latere metingen werden in het laboratorium verricht en deze eindigden op de leeftijd van twee jaar. De kinderen werden geobserveerd in verschillende interactie-situaties met hun moeder, waaronder de zogenaamde

'Vreemde Situatie'. Daarnaast werden zij getest in een aantal taaksituaties, te weten een contingentie taak, een probleem-oplostaak. Tenslotte werd op 6, 12 en 24 maanden een algemene ontwikkelingstest afgenomen (BOS 2-30).

De resultaten lieten zien dat er een matige relatie bestaat tussen de kwaliteit van vroege moeder-kind interacties en de ontwikkeling van te vroeg geboren kinderen, maar de relatie in sterkte toeneemt naarmate de kinderen ouder worden. Dit bleek ondermeer uit het marginale effect van het interventie-programma op de ontwikkeling van het kind en de relatief zwakke verbanden die gevonden werden tussen interactie- en competentiematen. De invloed van moeder-kind interacties bleek nog het grootst op de sociale competentie, met name de kwaliteit van de gehechtheidsrelatie tussen moeder en kind. Een geringere bijdrage werd gevonden van moeder-kind interacties aan de cognitieve competentie van het kind. Er werden geen aanwijzingen gevonden dat veel moederlijke stimulering de cognitieve ontwikkeling negatief zou beïnvloeden. Wel werd gevonden dat een sterk controlerende en storende wijze van interacteren samenhangt met de ontwikkeling van een onveilige gehechtheidsrelatie. Bij ongeveer de helft van het aantal kinderen werden problemen in de houdingscontrole vastgesteld. De factor houding bleek uiteindelijk de beste voorspeller van latere ontwikkelingsproblematiek te zijn. In toekomstig onderzoek zal vooral aandacht besteed moeten worden aan vroege houdingsproblemen.

Agenda

(24 ?) juni 95 symposium partnerkeuze /
jaarvergadering NVG

12-14 juli 95 Leiden, Summer meeting ASAB

Info C. ten Cate

tel 071-275001 fax:071-274900

zie elders voor uitgebreide informatie

3-5 augustus 95 Exeter (UK) 29th

International Congress of the International
Society for Applied Ethology. Info.: John
Eddison dep of AFS, Seale-Hayne Faculty,
University of Plymouth, Newton Abbot,
Devon, TQ12 6NQ, UK

e-mail: J.Eddison@plymouth.ac.uk

10-17 augustus 95 Honolulu (USA)

XXIV International Ethological Conference in
Honolulu, Hawaii. Local organizer: G. S.
Losey, E. Reese, Dept. Zoology, University of
Hawaii, e-mail @zoogate.zoo.hawaii.edu
contact: Congress Secretariat: Travel planners
Inc., Suite 150, GPM Building, San Antonio,
Texas 78216-5674, (210)341-8131, Fax
(210)341-5252

3-8 september 95 Cambridge, UK.

4th Congress of Neuroethology. Info :
M. Burrows, dep. of Zoology, Univ. of
Cambridge, Downing street, Cambridge CB2
3EJ, England tel: 44-223-336628 fax: 44-223-
336676 e-mail:MB135@PHX.CAM.AC.UK

10-15 september 95 Praag, Primate ontogeny.
contact: Dr Maria Vancatová, VUFB,
Konárovice, 28125 Konárovice, Czech
Republic fax 42 321 26246

13 oktober 95 Artis, A'dam, symposium
'Wetenschap en Welzijn: Heeft wetenschap
voor beleid en omgaan met dieren in beginsel
een antwoord?' Info. Ruud van den Bos, Med.
fac. Dierproefvraagstukken RUL, Postbus 9606,
2300 RC Leiden telefoon 071-276722

30 nov-1 dec 95 London, winter meeting
ASAB: Space, the final frontier (on spatial
representation) info Sue Healy, department of
psychology, University of Newcastle, New-
castle upon Tyne, NE1 7RU, UK e-mail:
s.d.healy@ncl.ac.uk

2-3 april 96 ASAB easter meeting at the
Bolton Institute of higher Education, UK
organized by G.Hosey.

augustus 97 Wien (Austria)

XXV International Ethological Conference

DIERLIJKE SUBJECTIVITEIT: EEN MEETBAAR BEGRIP?!

een reactie op de bespreking van mijn
proefschrift "Animal Boredom"

Françoise Wemelsfelder

Graag wil ik de redactie van het
NVG-mededelingenblad bedanken voor
haar initiatief tot een discussie rond mijn
proefschrift "Animal Boredom, towards an
empirical approach of animal subjectivity"
Matthijs Schilder en zijn mede-critici wil
ik danken voor hun moeite zich in mijn
proefschrift te verdiepen en dit te
bespreken (Mededelingenblad jrg. 3, nr. 2).
Zoals blijkt uit de titel, betreft mijn
proefschrift het probleem van dierlijke
subjectiviteit zoals dat zich voordoet in het
welzijnsonderzoek, met name in de
theorievorming rond chronisch lijden bij
dieren in langdurige gevangenschap. Wat
betekent het om vormen van *subjectieve*
ervaring, zoals verveling en depressie,
objectief te willen meten? Deze vraag
vormt het hoofdthema van mijn
proefschrift, en ik betoog dat zij expliciet
aan de orde gesteld dient te worden om te
vruchtbare theorievorming rond chronisch
lijden bij dieren te kunnen komen. Schilder
doet in zijn bespreking aan dit hoofdthema
echter geen recht. Hij wijdt geen woord
aan de inleiding van mijn proefschrift,
waar ik dit thema uiteenzet en duidelijk
maak dat conceptueel/filosofische analyse
rond het subjectbegrip een essentieel
onderdeel is van mijn argumentatie.
Evenmin besteed hij aandacht aan de
filosofische thema's van de afzonderlijke
hoofdstukken. Het gevolg is dat de
analytische structuur van het proefschrift
uiteenvalt.

Wat overblijft is, door de ogen van
Schilder gezien, een bijeenraping van los-
flodders betoog, die grotendeels nutteloos
verdraaid of op zijn best vaag en mistig
zijn. Deze worden dan ook op een
overwegend negatieve, zelfs retorische to-
(schijnbaar) aan flarden geschoten. Bij

ieder van de kritiekpunten geldt echter dat de context van de besproken passages, de argumentatie-lijn waarin zij zijn ingebed, wordt genegeerd. Dit heeft tot gevolg dat de kritiek de kern van mijn argumentatie mist en niet of slechts ten dele van toepassing is.

Dit komt hoofdzakelijk tot uiting in het feit dat Schilder zijn kritiek bij voortduring richt op een bewustzijnsbegrip waar ik mij nu juist *niet* op baseer: de onder gedragsonderzoekers gangbare opvatting dat de term bewustzijn op een mentale, interne, niet direct meetbare variabele duidt. Mijn proefschrift stelt de beperkingen van deze opvatting van dierlijk bewustzijn nadrukkelijk aan de orde, en laat zien dat het subjectbegrip een veel breder organisatie-principe betreft, dat wel degelijk voor gedragsonderzoek toegankelijk is. Dat Schilder dit subjectbegrip en haar achterliggend theoretisch kader onbesproken laat illustreert m.i. de absolute positie die het mechanistisch paradigma in het moderne biologisch onderzoek inneemt. Dat een nieuwe benadering niet naar mechanistische maatstaven voor wetenschappelijk nut beoordeeld kan worden wil echter geenszins zeggen dat zij, zoals Schilder suggereert, buiten de grenzen der natuurwetenschap valt. De uitgangspunten voor onderzoek die ik in mijn proefschrift formuleer zullen naar ik hoop de reikwijdte van zinvol welzijnsonderzoek vergroten, en daarmee aan een gedifferentieerder begrip van de werkelijkheid bijdragen. Om het bovenstaande verder toe te lichten en uit te werken, zal ik nu ingaan op de individuele kritiekpunten die Schilder in zijn bespreking noemt.

INDIVIDUELE KRITIEKPUNTEN

1) Schilder stelt dat mijn analyse van het begrip frustratie in het eerste hoofdstuk ("most authors primarily conceive frustration in relationship to the restrictive

effect of the environment, and not in relation to specific behaviour patterns"), strijdig is met zijn stellingname dat het begrip frustratie primair verwijst naar "he NIET kunnen uitvoeren van bepaalde gedragingen".

De geconstateerde strijdigheid heeft m.i. twee achterliggende oorzaken. De eerste is terminologisch: Schilder bedoelt met "bepaalde gedragingen" iets anders dan waar ik met "specific behaviour patterns" naar verwijs. Dit misverstand komt voort uit een gebrek aan aandacht voor de context waarin ik deze term gebruik. Ik doel op de één of twee gedragsparameters voor frustratie die onderzoekers in het vroege welzijnsonderzoek trachtten vast te stellen, zoals bv. ontsnappings- of agressie gedrag (NB: het gaat dus niet om gefrustreerd ontsnappingsgedrag, zoals Schilder suggereert, maar om ontsnappingsgedrag als parameter voor frustratie). Schilder daarentegen verwijst met "bepaalde gedragingen" niet naar frustratie-parameters, maar naar "gedrags-subsystemen met een eigen motivatie", die indien geblokkeerd, tot frustratie *aanleiding* kunnen geven. Indien dit misverstand wordt opgeheven lijkt mij dat er tussen mijn bewering dat frustratie samenhangt met "the restrictive effect of the environment" op gedrag, en Schilder's bewering dat frustratie samenhangt met "het niet kunnen uitvoeren van bepaalde gedragingen", geen onoverkomelijke strijdigheid meer bestaat.

De tweede oorzaak lijkt echter een dieper theoretisch probleem te betreffen. Waar Schilder mogelijk bezwaar tegen heeft is het besproken onderscheid tussen frustratie en verveling. Ik constateer dat deze twee begrippen in de welzijns-literatuur worden gerelateerd aan de mogelijk verschillende wijzen waarop de omgeving op een dier zou kunnen inwerken. Frustratie wordt me name aan de blokkerende werking van de omgeving gerelateerd, en verveling aan ee

algeheel gebrek aan omgevings-stimuli. Voor Schilder is dit onderscheid wellicht zinloos: beide aspecten van de omgeving hebben tot gevolg dat de uitvoering van bepaalde gedragingen wordt verhinderd; beide zullen derhalve, volgens Schilder's definitie, tot frustratie leiden. Dit zou postulatie van het begrip verveling overbodig en wetenschappelijk onwenselijk maken. Of het dier nu met een fysieke barrière geconfronteerd wordt, of niets te doen heeft door gebrek aan geschikte prikkels: verondersteld wordt dat het één en dezelfde toestand van frustratie ervaart. De vraag is echter of deze voorstelling van zaken aan de werkelijkheid recht doet. Hoe weten wij of dieren, en met name de hogere vertebraten, niet tot een grotere differentiatie van ervaring in staat zijn? Het veelvuldig gebruik van het begrip verveling in de welzijnsliteratuur suggereert op zijn minst dat onderzoek naar deze vraag zinvol en belangrijk is. En dat is precies het doel van mijn proefschrift: dit onderzoek te stimuleren door consistente theorievorming. In het eerste hoofdstuk doe ik dan ook niets meer dan door literatuuranalyse trachten tot een zinvolle definïering van het onderscheid tussen frustratie en verveling te komen. Alleen dan kan onderzocht worden of verveling een begrip is dat operationele waarde heeft en ons inzicht in de welzijnsproblematiek verhoogt.

2) Schilder verwerpt mijn conclusie dat in recente welzijnsmodellen die het informatie-verwerkende karakter van het CZS als basis hebben, principieel geen plaats is voor begrippen die op chronisch lijden duiden (bv. verveling en depressie). Zo kunnen volgens Schilder vluchtgedrag, omgericht eetgedrag en het optreden van maagzweren binnen deze modellen heel goed als een teken van chronisch lijden worden opgevat. Hij betwist dan ook dat er een formele noodzaak zou bestaan om het bewustzijnsbegrip te introduceren in de

theorievorming over welzijn bij dieren.

Ten eerste zijn de drie door Schilder genoemde voorbeelden m.i. niet adequaat. 1) Vluchtgedrag treedt in de beginperiode van langdurige gevangenschap op en verdwijnt vervolgens. Het dier leert dat vluchten onmogelijk is; of, in termen van het ter discussie staande model, het past zijn verwachting aan de omstandigheden aan. Dit gedrag kan dus moeilijk als teken van chronisch lijden worden opgevat. 2) Omgericht gedrag neemt veelal op den duur een geritualiseerde vorm aan en gaat over in stereotiep gedrag. In het kader van zijn model interpreteert Wiepkema (1987) gedrags-ritualisatie als een proces dat de voorspel-baarheid/controleerbaarheid van de situatie voor het dier herstelt; m.a.w., als een reductie van de oorspronkelijk doc het dier ervaren diskrepantie tussen verwachte en feitelijke situatie. Conform zijn model stelt Wiepkema dan ook voor dat stereotiep gedrag niet langer met emotionele beleving gepaard gaat (zie citaat p. 35). Ook stereotiep gedrag wordt dus als teken van *tijdelijk* lijden en niet van chronisch lijden opgevat. 3) Schilder noemt verder maagzweren als indicatie voor chronische stress. Het stress-concept verwijst primair naar storingen in de fysieke gezondheid van het dier; maagzweren wijzen wellicht op een chronische verstoring van deze gezondheid en op chronische pijn. Verveling en depressie zijn echter gedragsconcepten, en de modellen die ik bespreek zijn primair gedragsmodellen; je kunt een maagzweer moeilijk als een "coping-response" beschouwen. Aanwijzingen voor chronisch pijn zeggen m.i. dan ook niets over mogelijk chronisch lijden ten gevolge van blijvende verschuivingen in het gedrags-repertoire.

Ten tweede doen Schilder's tegenwerpingen niets af aan de formele aspecten van mijn betoog. Hij stelt dat of

informatieverwerking gebaseerde modellen, gezien de beperkte mogelijkheid die een dier heeft om zijn normwaarden (Sollwerte) aan te passen, wel degelijk ruimte bieden voor chronisch lijden. In het moderne gedragsonderzoek wordt "informatie- verwerking" echter niet, zoals oorspronkelijk in de humane psychologie het geval was, opgevat als een actieve gedragseigen-schap, maar als een (passief) homeostatisch mechanisme. In de eerste opvatting zou langdurige herhaling van een bepaald gedragspatroon inderdaad wijzen op een falende poging tot aanpassing en een chronisch verstoord evenwicht. In de tweede opvatting bestaat de noodzaak tot een dergelijke interpretatie echter niet. De gedragsherhaling *zelf* kan (gezien het passieve, mechanistische karakter van gedrag) worden opgevat als een vorm van aanpassing, als een herstel van evenwicht. Dit wordt bijzonder duidelijk in de wijze waarop Wiepkema stereotiep gedrag, parameter voor gedrags-herhaling bij uitstek, interpreteert als herstelde voorspelbaarheid/controleerbaarheid (zie boven). Ik betoog dan ook dat in een mechanistische interpretatie van normwaarde modellen *formeel* gezien geen reden bestaat om een bepaalde gedraging als criterium voor chronisch lijden te beschouwen. Schilder gaat op dit formele punt niet in. Desondanks geeft hij zelf voorbeelden die de formele structuur van de besproken modellen te buiten gaan, en verwerpt op basis hiervan niet alleen de conclusie van hoofdstuk 1, maar ook (zijn interpretatie van) de kernvraag van mijn proefschrift. Ik vind dit op zijn zachtst gezegd voorbarig.

3) Schilder stelt dat ik theoretische concepten zoals geïntroduceerd door Tolman en Krechevsky uit hun oorspronkelijk leertheoretisch kader haal, en vervolgens een eigen invulling geef die door deze psychologen nooit gewild of bedoeld kan zijn.

Mijn bespreking van het werk van beide theoretici is gedetailleerder en preciezer dan de kritiek suggereert; bovendien wordt aan de context van de bespreking geen recht gedaan. Deze vindt plaats in hoofdstuk 3, nadat ik in hoofdstuk 2 expliciet (p. 73) heb gesteld dat ik bewustzijn *niet* opvat in de door Tolman verguisde dualistische en introspectionistische zin, waar de door Schilder geciteerde termen "ideation" en "raw feels" naar verwijzen. Ten tweede gebruik ik in mijn weergave van het werk van beide leerpsychologen een terminologie die m.i. wel degelijk in overeenstemming is met het door hen gehanteerde leertheoretisch kader. Ik stel dat Tolman en Krechevsky in hun werk de "functional importance of orienting behaviour" (p. 92) voor leergedrag onderzocht hebben. Dit onderzoek gaf beiden aanleiding om zich te verzetten tegen de toenmalig heersende behaviouristische stellingname dat leerprocessen volledig onder controle van externe factoren staan, en derhalve een passief karakter hebben. Zowel Tolman als Krechevsky betoogden dat leren actief is, en gekenmerkt wordt door "the active selecting and comparing of stimuli" (citaat Tolman, p. 93), of wel "attentiveness" (citaat Krechevsky, p. 92). In zijn boek uit 1932 noemt Tolman expliciet de term "consciousness" in dit verband, maar, zoals door Schilder aangegeven, hij merkt tevens op (in hetzelfde boek, Schilder verwijst naar een latere druk) dat hij de introspectionistische opvatting hiervan verwerpt. Wat Tolman dan wel bedoelde is nooit echt duidelijk geworden. Ik beweer of suggereer echter nergens dat Tolman bewustzijn als een belangrijk of interessant thema binnen zijn werk beschouwde, en/of oriëntatie-gedrag als "bewijs" voor bewustzijn bij dieren zag. Ik was, en ben, van mening dat bespreking van het werk van beide psychologen ter ondersteuning van de door mij voorgestelde opvatting va

dierlijke subjectiviteit (gerelateerd aan het actieve karakter van gedrag) niet problematisch is, en geen onaanvaardbare verdraaiing van hun opvatting inhoudt.

4) Schilder formuleert enige klachten over onduidelijke, vage en suggestieve passages in het eerste deel van hoofdstuk 2. In dit hoofdstuk wordt de conceptuele en empirische inhoud van het begrip "subjective awareness" besproken.

De genoemde klachten hebben gemeen dat zij voorbij gaan aan het feit dat de geciteerde passages allen onderdeel zijn van een review van recent empirisch onderzoek naar "The question of animal awareness", zoals oorspronkelijk in 1976 door Griffin gesteld. Ik doe daarin niet meer dan weergeven in de woorden van de verschillende auteurs zelf hoe zij hun onderzoeksresultaten interpreteren. Ik waarschuw de lezer hiervoor in de inleiding van dit hoofdstuk: "In reviewing the data available, I have attempted to stay as close as possible to the argumentation given by the various authors, and I mostly refrain from detailed commentary" (p. 42/43). Uiteraard valt dan niet te voor-komen dat er een pandemonium aan verschillende concepten om je oren vliegt ("awareness", "self-awareness", "theory of mind", enz.). Mijn eigen, op dit overzicht gebaseerde conclusie is echter tamelijk sober: ondanks alle terminologische franje in de verschillende modellen verwijzen de besproken onderzoeksgegevens allen naar een gedragseigenschap die door het gehele dierenrijk heen in meer of minder complexe vorm lijkt voor te komen. Het gaat hierbij, zoals Schilder aangeeft, om het spontane, flexibele en innovatieve karakter van diergedrag. De besproken onderzoeksgegevens laten m.i. zien dat "associatieve en innovatieve vormen van leergedrag niet radicaal verschillen, maar in elkaars verlengde liggende aspecten zijn van het vermogen actief interactie met de omgeving aan te gaan" (p.160). Ik zie niet wat er aan deze formulering onaanvaardbaar vaag en onduidelijk is.

5) In het tweede deel van hoofdstuk 2 stel ik vervolgens de vraag aan de orde of dit actieve, innovatieve karakter van diergedrag als

wetenschappelijk criterium voor dierlijke subjectiviteit gezien kan worden. Twee sleutelbegrippen in mijn antwoord op deze vraag zijn "psychologische tijd" en "empathie". Schilder vindt ook deze termen vaag en mistig en stelt dat mijn beschouwing de grenzen van de natuurwetenschap te buiten gaat.

Door het hele proefschrift heen betoog ik dat de vraag naar de wetenschappelijke waarde van het bewustzijnsbegrip binnen de huidige, exclusief mechanistische opvatting van "objectiviteit", niet beantwoord kan worden. Mechanistische modellen vóóronderstellen het passieve, gesloten en voorgeprogrammeerde (dwz. in het verleden veroorzaakte) karakter van gedrag. Zij bieden derhalve principieel geen houvast voor een beschouwing over de werkelijkheidswaarde van de actieve, innovatieve aspecten van gedrag. Pogingen hiertoe leiden onherroepelijk tot terminologische verwarring en de daarbij behorende vaagheid. Hoofdhema van mijn proefschrift is dan ook dat, *juist om* tot een helder, wetenschappelijk consistent begrip van het bewustzijnsprobleem te kunnen komen, ontwikkeling van een interpretatiekader voor de actieve, niet-mechanistische aspecten van gedrag noodzakelijk is. Ik introduceer hiertoe o.a. de begrippen "psychologische tijd" en "empathie". Deze begrippen komen niet zomaar uit de lucht vallen, maar worden door erkende wetenschappers gebruikt in beschouwingen over niet-lineaire gedrags-veroorzaking en -waarneming (bv. Davies & Gribbin, p.127-133; von Weizsäcker, 1967). Dergelijke beschouwingen stellen zeker de huidige randvoorwaarden voor wetenschappelijke objectiviteit ter discussie; dit plaatst hen echter niet automatisch buiten bereik en belang van de natuurwetenschap.

Het lijkt echter geen twijfel dat Schilder het met deze zienswijze niet eens is, of haar wellicht niet eens als mogelijkheid ziet. Hij verwijt mij, zonder enige discussie, dat ik de grenzen van de natuurwetenschap te buiten ga door de ter overweging aangeboden terminologie doet hij zonder veel omhaal af als "woordenmist". Ter illustratie geeft hij een als retorisch bedoeld voorbeeld, dat m.i. zijn doel echter volledig voorbij schiet. Het is immers in het geheel niet ondenkbaar of onlogisch dat een

hond die regelmatig prullebakken omgoot in afwezigheid van zijn baas, tekenen van schuld vertoont als de baas eerst zelf die prullebak omgoot en dit vervolgens toont aan de hond. Maar zelfs indien een bepaalde uitdrukking van het dier niet adequaat wordt geïnterpreteerd wil dit niet zeggen dat de methodologische grondslagen die aan deze interpretatie ten grondslag liggen *op zichzelf* niet deugen. Misinterpretatie komt ook binnen het reguliere gedragsonderzoek regelmatig voor, zonder dat dit leidt tot verwerping van de methode. Natuurlijk is, zoals Schilder betoogt, nauwkeurige observatie (en evt. manipulatie) van een verscheidenheid aan gedragsuitingen en hun context van cruciaal belang; het begrip "empathie" staat niet gelijk aan "giswerk". Waar het om gaat is of een op niet-mechanistische principes gebaseerde methodologie voldoende houvast biedt om hypothesen te kunnen corrigeren en aan nader onderzoek te onderwerpen.

In hoofdstuk 3 werk ik deze vraag naar de operationaliseerbaarheid van de door mij voorgestelde definitie van dierlijke subjectiviteit nader uit. Ik bespreek hiertoe onderzoeksgegevens uit diverse takken van bestaand gedrags- en neurofysiologisch onderzoek. Dit hoofdstuk neemt een centrale plaats in het proefschrift in; hier wordt met de vertaalslag van filosofische beschouwing naar concreet empirisch onderzoek een begin gemaakt. Zo blijkt het gehanteerde subject-begrip niet alleen consistent te zijn met data uit onderzoek naar exploratie en spelgedrag, maar ook met "harde" data uit neurofysiologisch attentie-onderzoek. Schilder laat de in dit hoofdstuk gegeven concretisering van het ontwikkelde interpretatiekader echter in zijn geheel onbesproken. Zijn klachten over de algehele vaagheid en inhouds-loosheid van mijn analyse berusten m.i. dan ook op zijn weigering om de werkelijke kernvraag van het proefschrift expliciet aan de orde te stellen. Het is mij niet duidelijk hoe hij, gezien deze weigering, kan concluderen dat ik deze vraag niet afdoende beantwoordt.

6) Ten aanzien van het laatste hoofdstuk spreekt Schilder zijn skepsis uit over het door mij voorgestelde empirisch model voor chronisch lijden. Ten eerste meent hij dat de

gegeven gedragscriteria niet afdoende zijn om een ondubbelzinnig onderscheid tussen de op éénavolgende fases van frustratie, verveling en depressie mogelijk te maken. Ten tweede ziet hij niet in waarom deze drie termen noodzakelijk zouden zijn om de gegeven gedragscriteria te interpreteren, en trekt derhalve hun wetenschappelijke status in twijfel.

In de formulering van zijn skepsis over het empirisch onderscheid tussen frustratie en verveling gaat Schilder er vanuit dat als een dier eenmaal een specifieke frustratie heeft ontwikkeld, deze "uiteraard" in de navolgende fases aanwezig blijft. Het wordt dan denkbaar dat terwijl de empirische criteria op verveling duiden, er tegelijkertijd van frustratie sprake is het onderscheid tussen de twee toestanden lijkt dan wel scherp maar is dat in werkelijkheid niet. Het is echter niet duidelijk waarop Schilder zijn aanname dat frustratie "uiteraard" aanwezig blijft baseert. Zij is in ieder geval niet in overeenstemming met mijn model, waarin frustratie, verveling en depressie worden gedefinieerd als drie elkaar *wederzijds uitsluitende* toestanden van een en dezelfde gedragsparameter, namelijk aandacht voor, en oriëntatie tot, een nieuw geïntroduceerde prikkel. Het dier bevindt zich volgens dit model slechts in één van de volgende drie toestanden: 1) actieve aandacht; 2) verminderde en versnipperde aandacht, of 3) afwezigheid aandacht. Een toestand van actief aandacht is voorwaarde om zinvol over de "blokkering" van gedrag, en dus over frustratie, te kunnen spreken. Het dier is gemotiveerd een specifieke handeling uit te voeren, maar kan dat niet en is gefrustreerd.

In de tweede toestand, waar van verminderde en versnipperde aandacht sprake is, is deze voorwaarde niet meer aanwezig. Het dier is in een ander soort toestand: de motivatie tot actief handelen zelf is verminderd. Het wil niet actief meer iets, maar toont een algemene lusteloosheid. De termen frustratie en verveling verwijzen in mijn model dus naar een verschuiving in de wijze waarop het dier interactie met zijn omgeving aangaat, en als zodanig sluiten zij elkaar ondubbelzinnig uit.

In meer algemene zin vraagt Schilder zich af wat termen zoals frustratie en verveling, of,

"erger nog", innerlijke leegte en betekenisloosheid, toevoegen indien zij worden "aangeplakt" bij bepaalde verschuivingen in gedrag. Hij stelt dat je immers "niet weet of er een relatie bestaat tussen die subjectieve toestanden bij het dier en het optreden van stereotiep gedrag of het al of niet benaderen van een nieuwe stimulus".

In deze formulering wordt de onhoudbaarheid van de kern van mijn proefschrift wederom zonder meer geponeerd. Maar de retoriek geeft de strekking van mijn analyse niet juist weer: in mijn proefschrift wordt niet geplakt. Er wordt een nieuwe integratie beoogd van filosofische inzichten rond het subject-begrip en onderzoeks-gegevens aangaande de actieve, innovatieve aspecten van diergedrag. Op deze integratie baseer ik mijn voorstel dat de reeks frustratie- verveling-depressie de toenemende fixatie van gedrag bij dieren in langdurige gevangenschap adequaat benoemt. De rechtvaardiging van dit model ligt in de logische consistentie tussen de gebruikte terminologie enerzijds en de aard van de waargenomen verschuivingen in gedrag anderzijds: beide betreffen, zoals ik uitgebreid beargumenteer, het afnemend vermogen van dieren actief interactie met hun omgeving aan te gaan. Een dergelijke, op niet-mechanistische uitgangspunten gebaseerde modelvorming is in principe niet minder "hard" dan mechanistische modelvorming. Verschillende fenomenen vragen om verschillende methodologieën. De uitgangspunten voor onderzoek die ik formuleer zijn dan ook niet in strijd met het mechanistisch uitgangspunt, maar vullen haar aan. Als zodanig *verhogen* zij m.i. de nauwkeurigheid van ons analytisch instrumentarium, en zullen, indien goed doordacht, wel degelijk tot betrouwbare wetenschap kunnen leiden. Ik wil hiermee niet beweren dat het specifieke, door mij uitgewerkte model voor chronisch lijden per se juist is, of nergens te kort schiet. Ik doe ten slotte op dit moment zelf empirisch onderzoek naar dit model. Waar het om gaat is dat mijn proefschrift een theoretisch kader geeft voor de wijze waarop de relatie tussen abnormaal gedrag en innerlijk lijden geconcipieerd en onderzocht kan worden. Verwerping van het specifieke model houdt niet automatisch verwerping van het theoretisch kader in (zie punt 5). Integendeel, de

vruchtbaarheid van het theoretisch kader zal moeten blijken in het houvast dat het biedt om een specifiek model bij te stellen en aan verder onderzoek te onderwerpen.

Het onderzoek dat ik het afgelopen jaar aan het Scottish Agricultural College in Edinburgh het uitgevoerd heeft mij o.a. duidelijk gemaakt dat het bijzonder moeilijk is, zo niet onmogelijk, om verschuivingen in actieve aandacht te registreren met behulp van een standaard ethogram. Het dynamische karakter van aandachtsprocessen maakt dat zij zich slecht laten opdelen in discrete categorieën van fysieke interactie met de omgeving. Het mode zoals voorgesteld in mijn proefschrift bleek in zijn specifieke vorm dus niet te voldoen; niet omdat de achterliggende principes onjuist zijn, maar omdat de methodologische consequenties van deze principes niet voldoende waren uitgewerkt.

Het theoretisch kader van mijn proefschrift heeft mij echter wel houvast gegeven om deze problemen te analyseren en een plan te ontwikkelen voor verder experimenteel onderzoek. Het Britse Ministerie van Landbouw, Visserij en Voeding heeft onlangs besloten dit onderzoek voor drie jaar te subsidiëren. Ik hoop hierover in de toekomst te kunnen berichten.

Tot slot: het is jammer dat Schilder's bespreking niet een meer "open-minded" karakter had. Dat had meer ruimte gegeven voor een constructieve discussie over de vele knelpunten die zich voordoen en om een oplossing vragen. Hopelijk zullen zich in de komende jaren aanleidingen voor een dergelijke discussie voordoen.

Edinburgh, Schotland, maart 1995

Literatuur

- Davies, P. & Gribbin, J. (1991). *The Matter Myth. Towards 21st-century science*. Viking, London.
- Weizsäcker, V. von, (1967). *Der Gestaltkreis*, 4th ed., Stuttgart
- Wiepkema, P.R. (1987). Behavioural aspects of stress. In: Wiepkema, P.R. & van Adrichem, W.H.M. (Eds), *Biology of Stress in Farm Animals: an integrat approach*. M. Nijhoff, den Haag.

ASAB Summer meeting in Leiden

**Behavioural mechanisms and evolution
12-14 juli 1995**

Het thema van de bijeenkomst zal zijn de interactie tussen de manier waarop dieren zijn 'opgebouwd' (mechanisms) en evolutionaire processen. Gedragsmechanismen (of neurofysiologische of morfologische mechanismen) kunnen evolutionaire processen mogelijk maken of beperken, terwijl ze op hun beurt worden gevormd door evolutionaire processen. Steeds meer realiseert men zich dat het verbinden van de evolutietheorie met het bestuderen van mechanismen beide onderzoeksgebieden een nieuwe impuls kan geven. Hopelijk zal deze bijeenkomst een dergelijke ontwikkeling demonstreren en stimuleren.

Tijdens de plenaire bijeenkomsten zullen spreken: Michael Ryan ; 'Sexual selection by sensory exploitation', Tim Guilford; 'Signal evolution and receiver psychology', Peter Slater; 'The evolutionary implications of song learning in birds' en Tomas Redondo; 'The role of behavioural mechanisms in the co-evolution of brood parasites and hosts. Daarenboven zijn er twee bijdragen van Nederlandse onderzoekers die expres niet strikt behoren tot de ethologie maar een ieder die diergedrag bestudeert zullen interesseren en bovendien relevant zijn voor het onderwerp van de bijeenkomst: Paulien Hogeweg (RUU); 'Bioinformatic approaches to ethology and evolution' en Gert Zweers (RUL); 'Tuning the evolving morphologies of feeding and drinking in birds'.

De bijeenkomst begint 11 juli met een informele welkomsparty bij de registratie in de Botanische tuin. 12 tot 14 juli zijn voordrachten en postersessies. Op 12 juli is er een receptie aangeboden door de gemeente en de universiteit waarbij de eerste ASAB medaille zal worden uitgereikt aan John Maynard Smith. Op 13 juli kan er 's avonds worden deelgenomen aan een buffet gedurende een 4 uur durende 'cruise' door Nederlandse polderwateren waarbij men naar het schijnt ook enige windmolens zal kunnen aanschouwen. (Verdere beschrijving van het Nederlandse landschap is door de NVG-redactie geschrapt.) Leden van de NVG zijn van harte welkom

op de ASAB meeting. Wie interesse heeft kan zich aanmelden bij: Mw. G. Dijkstra; Sectie Ethologie; Instituut voor Evolutie-onaire en Ecologische Wetenschappen; Postbus 9516; 2300 RA Leiden. In april zullen dan de inschrijfformulieren worden toegestuurd.

Hoewel de Deadline voor voordrachten is verlopen, is het nog mogelijk om een poster aan te melden. Hiertoe dient binnen twee weken na het verschijnen van dit mededelingenblad een abstract te worden opgestuurd.

Voor verdere informatie kunt u contact opnemen met de organisator Carel ten Cate, Ethologie, Postbus 9516, 2300 RA, Leiden tel.:071-275001, Fax 071-274900, e-mail: tencate@rulsfb.leidenuniv.nl

Satellietbijeenkomst: Onderzoek in dierentuinen

Op zaterdag 15 juli, de dag na de ASAB summer meeting zal er een workshop plaatsvinden in diergaarde Blijdorp met als thema: Research in Zoos: from Behaviour to Sex Ratio Manipulation.

Zoals de titel al aangeeft zal de nadruk liggen op onderzoeksvragen die zijn gerelateerd aan sex ratio's. Het is de bedoeling dat het een kleine workshop wordt met enkele uitgenodigde sprekers. (Potentiële deelnemers moeten snel reageren: vol = vol.) Voor informatie kunt u contact opnemen met Angela R. Glatson Diergaarde Blijdorp, postbus 532, 1000 AM Rotterdam, tel: 010-4431410 fax: 010- 4431424.

Uitgesproken

leegte...

Komen u grappige, droevige, onbenullige kortom opvallende uitspraken/citaten/stellingen ter zake ethologie ter ore, meld ze dan voor deze 'nieuwe' achterpagina-rubriek in uw blad.

De deadline voor het nieuwe mededelingenblad is 1 oktober 1995.