

Aanpassing aan een warmere wereld: fenologie, fysiologie en fitness

Oratie, 21 maart 2006 Marcel E. Visser

Mijnheer de rector Magnificus, geachte collega's, geachte aanwezigen.

Het is vandaag 21 maart, de start van de lente. Het is het jaargetijde van de ontluiking, van het nieuwe begin. Millenia lang hebben mensen uitgekeken naar de eerste tekenen van de lente: het uitlopen van de bomen, de bloei van de eerste planten, de terugkeer van de trekvogels. Er zijn historische bronnen die tot duizenden jaar terug gaan, bijvoorbeeld over de bloei van kersenbomen aan het Koninklijke Hof van Kyoto in Japan, dat al in 705 v. Chr. geregistreerd werd. En zelfs de oudste bekende Nederlandse tekst luidt: *Alle vogels zijn al aan het nestelen, behalve jij en ik; waar wachten we nog op?* En ook nu nog is elk jaar weer de eerste winteraconiet die in onze voortuin tot bloei komt voor mij de aankondiging van een nieuw begin. En dat geldt niet alleen voor mij, duizenden mensen verzamelen dit soort waarnemingen die ze dan opsturen naar de Natuurkalender of inspreken op de fenolijn van Vroege Vogels. Het is dus vandaag een prachtige dag om u iets te vertellen over mijn onderzoek en mijn onderzoeksplannen onder de titel: *Aanpassing aan een warmere wereld: fenologie, fysiologie en fitness*.

De tak van wetenschap die zich met dit soort verschijnselen bezig houdt is de fenologie. Interessant genoeg zijn er nog een tweetal begrippen die hier dicht tegenaan liggen en die u in mijn leeropdracht en in de naam van de onderzoeksgroep waaraan ik hier in Groningen verbonden ben kunt vinden: seizoenstiming en chronobiologie.

Fenologie is de studie van de timing van gebeurtenissen in de natuur. De naam slaat terug op 'fenomenen' en dus is fenologie eigenlijk per definitie fenomenologisch onderzoek. Seizoenstiming kan gedefinieerd worden als de studie van de timing van reproductie en groei van een organisme. Seizoenstiming is een component van reproductie, net zoals bijvoorbeeld legselgrootte en wordt dan ook veel onderzocht binnen de gedragsbiologie. Chronobiologie is de studie van temporele organisatie van levende systemen, zoals de biologische 24-uurs klok. Maar zo is er ook een seizoensklok.

Deze begrippen zijn dus aan elkaar verwant en net als elke moderne wetenschapper dacht ik: even in Google kijken. Nu was er enkele jaren geleden in de Volkskrant een rubriek waar mensen twee trefwoorden moesten noemen die, wanneer er in Google naar gezocht werd, precies één hit gaven. Dat bleek erg moeilijk te zijn. Maar wat blijkt, Fenologie en Chronobiologie is zo'n paar van woorden die precies één hit opleveren. En dat was het eerste nummer van Bionieuws dit jaar met daarin een interview met Martha Marrow van de onderzoeksgroep Chronobiologie naar aanleiding van haar VICI beurs – nogmaals gefeliciteerd Martha – en een aankondiging van een NeCoV bijeenkomst over klimaatsverandering waar ik een verhaal hield.

Dat laat dus maar zien dat er nogal wat werk aan de winkel is en in de rest van verhaal hoop ik te laten zien dat fenologie, seizoenstiming en chronobiologie veel met elkaar te maken hebben. Ik zal dat verhaal houden aan de hand van ons onderzoek aan de koolmees, al 50 jaar één van de onderzoeksoorten van de werkgroep Populatiebiologie van Dieren van het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW), een – zo is nu officieel vastgesteld – *excellente* onderzoeksgroep.

Het onderzoek aan de koolmees maakt deel uit van een groter programma aan de ecologische consequenties van klimaatsverandering waarbij de voedselketen eik – wintervlinder – koolmees / bonte vliegenvanger centraal staat. Dat geeft me ook de gelegenheid om even de namen van de mensen die daar bij betrokken zijn te laten zien, en daarbij dan met name Christiaan Both te noemen die het vliegenvanger-werk in hoge mate vorm heeft gegeven. Maar vandaag gaat het dus over de koolmees.

Seizoenstiming heeft bijzonder grote fitness consequenties. Hier ziet u het aantal overlevende nakomelingen dat door een paartje koolmezen geproduceerd wordt, afhankelijk van wanneer ze aan de eileg beginnen. De verschillen zijn groot: gedurende het seizoen loopt het aantal nakomelingen terug van gemiddeld driekwart naar nog geen eenvijfde jong. En dat over een periode van nog geen drie weken!

Op de x-as staat de legdatum uitgedrukt ten opzichte van het moment dat er veel voedsel in het bos is. Nul betekent dat de jongen uitvliegen op het moment dat het voedselaanbod maximaal is. Als we naar het aanbod van voedsel door het seizoen heen kijken dan begrijpen we ook waarom er zo'n snelle afname van fitness is: de piek in rupsenbiomassa is maar heel smal, ook zo'n drie weken. Hier is de datum op de x-as in april-dagen uitgedrukt, de dagen na 1 april. Om het makkelijk te maken heb ik Konningendag aangegeven in alle plaatjes met de april-dag op één van de assen.

Nu leggen koolmezen niet elk jaar op hetzelfde moment; in een warm jaar leggen ze eerder dan in een koud jaar. Hier laat ik dat zien aan de hand van de legdata uit één van onze lange-termijn onderzoekspopulaties, het Nationale Park de Hoge Veluwe waar we al sinds 1955 aan de koolmees werken. De populatie legt vroeger in een warm jaar omdat individuele dieren hun legdatum aanpassen aan de omstandigheden: er is *fenotypische plasticiteit* in legdatum.

Maar waarom leggen koolmezen vroeger als het warmer is? Dat is omdat de rupsen, het voedsel waarmee ze hun jongen grootbrengen, vroeger in het jaar aanwezig is als het warm is. We kunnen het moment van de piek in voedsel uitzetten tegen dezelfde temperatuur als waar we de legdatum tegen uitzetten en dan zien we dat de lijnen parallel lopen. De koolmezen doen het dus goed, ze schuiven hun legdatum evenveel op per graad Celcius als hun voedsel vervroegt. Wat wel nog van belang is om op te merken is dat er maar liefst een maand ligt tussen het moment van leggen en het moment van de voedselpiek.

De mate van plasticiteit in legdatum is dus adaptief. De vogels volgen de jaar tot jaar verschillen in wanneer er veel voedsel is, en dat is maar goed ook omdat de synchronisatie met hun voedsel belangrijke fitness consequenties heeft. Maar hoe doen de mezen dat dan? Wat is het mechanisme dat ten grondslag ligt aan die plasticiteit? Het kan niet het voedsel zelf zijn wat ze meten, dat is er immers pas een maand later. We kunnen het fysiologische mechanisme voorstellen als een black box

die de vertaalslag van omgeving naar legdatum maakt, maar om de plasticiteit beter te begrijpen zullen we die black box moeten openen.

Het eerste onderdeel van wat we vinden is de chronobiologie, en dan met name de circannual ritmiek, de jaarklok waar ik het al eerder over had. Daar hoop ik in de aankomende jaren samen met de mensen van de onderzoeksgroep Chronobiologie, Domien Beersma, Serge Daan, Menno Gerkema en Martha Marrow, aan te gaan werken.

Je kan niet over seizoenstiming praten zonder werk van Ebo Gwinner te laten zien en hier is een plaatje van zijn werk aan de roodborsttapuit. Ebo hield een mannetje gedurende 10 jaar bij een constante photoperiode van 12.8 uur licht en gedurende al die jaren had het dier een duidelijke seizoensritmiek in de ontwikkeling van zijn gonaden – de doorgetrokken lijn - en van het ruien van zijn veren – de balkjes in het figuur. Maar, en dat is vergelijkbaar met een 24 uurs klok, in de afwezigheid van een seizoensritmiek in daglengte loopt de seizoensklok niet gelijk met een jaar. Dat kunnen we laten zien door een triple-plot te maken waar elk jaar drie keer in voorkomt. Nu is het goed zichtbaar dat de periode korter is dan 12 maanden.

Daglengte speelt een belangrijke rol bij seizoenstiming. In dit experiment van Marcel Lambrechts kregen pimpelmezen in buitenvolieres vanaf half december door middel van lampen een lange dag en legde half januari hun eieren, drie maanden vroeger dan normaal. Het is dus duidelijk dat de interne seizoensklok een belangrijke rol speelt bij seizoenstiming en dat de klok bijgesteld wordt aan de hand van de waargenomen daglengte.

Hormonen spelen een belangrijke rol bij seizoenstiming en voor een beter begrip van het mechanisme is het dan ook essentieel om met endocrinologen samen te werken, zoals we in het ESF Netwerk E-Bird doen. Dit is een schema hoe fotoperiode via fotoreceptoren in de hypothalamus en de pijnappelklier een effect hebben op FSH en LH, hormonen die op hun beurt weer de gonadenontwikkeling beïnvloeden.

Maar het produceren van eieren heeft ook energetisch veel om handen. Een koolmees legt in 10 dagen haar eigen lichaamsgewicht aan eieren en moet dus tijdens de eileg veel bouwstoffen en energie verzamelen, terwijl er op dat moment in het bos nog weinig voedsel is. Samen met Henk Visser & Simon Verhulst van Diergedrag en Christiaan Both & Joost Tinbergen van Dierecologie, en in samenwerking met Anvar Kerimov en zijn groep in Moscow, onderzoeken we de energetica van reproductie.

We weten dat er tijdens het produceren van de eieren hard gewerkt moet worden, zoals uit dit plaatje van Stevenson & Bryant blijkt: dieren werken in die periode tot vier keer hun basaal metabolisme, net zo hard als Tour de France wielrenners. Een van de vragen die ons bezig houdt is of het basaal metabolisme van de dieren een te optimaliseren grootte is: een hoog BMR betekent een grote moter en de mogelijkheid om hard te werken, en dus al vroeg in het seizoen genoeg voedsel te verzamelen om eieren te kunnen leggen. Maar een hoog BMR vraagt ook veel onderhoud en mogelijk zijn die onder ongunstige omstandigheden niet op te brengen.

Wel weten we dat wanneer we het mezen makkelijker maken om aan voedsel te komen, bijvoorbeeld zoals in dit experiment van Jan-Ake Nilsson waarbij

pimpelmezen werden bijgevoerd, ze eerder gaan leggen. Er is dus een directe link tussen voedselopname en legdatum.

Er zijn dus zowel aspecten uit de chronobiologie, de endocrinologie en de energetica die een rol spelen maar uiteindelijk is er natuurlijk maar één geïntegreerd mechanisme. Zo zullen we het effect van fotoperiode, van temperatuur en van voedsel in een samenhangend model moeten onderbrengen. Hoe dit nu exact causaal samenhangt is nog onduidelijk maar er zijn wel een aantal kandidaat hormonen die mogelijk een rol spelen.

Melatonine speelt een belangrijke rol bij het meten van de duur van de nacht, en heeft zo een link met de groei van de gonaden. Maar melatonine is ook betrokken bij de regulatie van het basaal metabolisme, dat zijn beurt weer samenhangt met temperatuur en de energiehuishouding. T4 en prolactine zijn ook betrokken bij het basaal metabolisme maar daarvan weten we dat ze niet direct aangrijpen op de concentraties van LH en FSH in het bloed. Mogelijk dat ze een effect hebben via de gevoeligheid van de gonaden voor deze hormonen. Hoe het geïntegreerde mechanisme in elkaar steekt zal grotendeels door endocrinologen moeten worden onderzocht maar dat onderzoek wordt wel gestimuleerd door vragen vanuit bijvoorbeeld de gedragsecologie.

Als we nu naar de *aanpassing* uit de titel overstappen dan komen we bij de kwantitative genetica. Daar hebben we binnen de werkgroep Populatiebiologie van Dieren ruime ervaring mee maar tegenwoordig werken we ook samen met Loeske Kruuk uit Edinburg. Kwantitative genetica draait om selectie op eigenschappen, zoals bijvoorbeeld selectie op seizoenstiming, om erfelijkheid van eigenschappen en om de respons op selectie: in hoeverre leidt selectie ook tot veranderingen in die eigenschappen in de populatie?

Om met de erfelijkheid te beginnen: er is, op een Europese schaal, genetische variatie in de gevoeligheid voor daglengte. Vandaag, 21 maart, is het overal op de aarde 12 uur licht / 12 uur donker. Voor vandaag was het noordelijker korter licht dan hier, vanaf vandaag is het daar nu langer licht – zoals in het linker plaatje aangegeven staat. In de drie plaatjes rechts staat de 12 uur daglengte met een lijn aangegeven. De curve is de ontwikkeling van de gonaden bij koolmezen die door Bengt Silverin onder gelijke omstandigheden in zijn laboratorium in Goteburg gehouden werden. Het is duidelijk dat dieren uit het zuiden van Europa hun gonaden eerder ontwikkelen dan dieren uit het noorden.

Maar er is ook genetische variatie in temperatuurgevoeligheid. Dit zijn weer data van de Hoge Veluwe koolmezen en er zijn verschillen in hoe families reageren op temperatuur; er is variatie in reactienorm. Sommige dieren leggen in het algemeen laat en leggen in warme en koude jaren ongeveer op hetzelfde moment. Andere dieren passen hun legdatum juist sterk aan aan die jaar-tot-jaar verschillen in temperatuur. De helling van deze reactienorm heeft een erfelijkheidsgraad van 0.30: nakomelingen lijken dus op hun ouders qua temperatuurgevoeligheid.

Maar legdatum is de uitkomst van een hele reeks processen. Al in december beginnen de gonaden langzaam te groeien, en dan zo half maart begint de snelle groei totdat de gonaden volledig rijp zijn. Vanaf dat moment kan er gelegd worden maar het is niet

duidelijk of dieren dat ook onmiddelijk doen. In dit hele proces zal bij sommige onderdelen fotoperiode-gevoeligheid een rol spelen, bij andere temperatuur-gevoeligheid. Als we over erfelijkheid van legdatum praten slaan we eigenlijk dat hele proces plat terwijl het waarschijnlijker is dat elk van de onderdelen van het proces in meer of mindere mate erfelijk is. En dat is waar het naar toe moet: het identificeren van het causale proces dat onderliggend is aan seizoenstiming, de variatie, en de mate van erfelijkheid, in de onderdelen van dat proces bepalen, en daarna de selectiedruk op die onderdelen. Dat is een project van eerder decennia dan jaren, zeker als we ook nog de kwantitatieve genetica met de moleculaire genetica – zoals bijvoorbeeld de klokgenen - willen verbinden.

Maar een deel van het instrumentarium is er al. In Heteren hebben we 36 geklimatiseerde volieres waar we koolmezen tot broeden kunnen krijgen onder gecontroleerde fotoperiode en temperatuur. Ook dat is, net als het veldwerk, erg arbeidsintensief onderzoek en er zijn ook daar veel mensen betrokken bij de bouw van de volieres en de verzorging van de dieren. Momenteel houden we genetisch vroege en late dieren in deze volieres, de eerste stappen op weg naar het bepalen waar de genetische variatie in legdatum nu precies zit. Zijn dieren die vroeg leggen gevoeliger voor fotoperiode, of voor temperatuur? Of zijn ze gewoon in staat om al eerder in het jaar voldoende bouwstoffen voor hun eieren te verzamelen? Die verschillende hypothesen voorspellen verschillende uitkomsten van het experiment.

Nu naar het laatste deel van de titel, een warmere wereld. Dat ons klimaat verandert valt niet te ontkennen en ik laat hier een plaatje van de temperatuursverandering in Nederland en de wereld zien. In beide plaatjes is goed te zien dat het warmer wordt. Dit is nog zonder 2005, het warmste jaar ooit gemeten. De vraag is nu wat voor gevolgen dat gaat hebben voor de flora en fauna. Opnieuw zal ik dit illustreren aan de koolmees.

Het voedsel voor de koolmees, de rupsen in het bos, verschijnen en pieken vroeger en vroeger in het jaar. Sinds 1985 is het moment waarop er veel rupsen zijn twee weken naar voren geschoven, en dat terwijl de piek zelf maar drie weken breed is. Koolmezen zijn ook eerder gaan leggen op de Hoge Veluwe. Dit is misschien een wat verassend plaatje omdat de verschuiving pas sinds het warme jaar 2005 significant geworden is en we daarvoor nooit een significante vervroeging vonden. Echter, het blijft zo dat de verschuiving in het voedsel sterker is dan de verschuiving in legdatum. In dit plaatje laat ik de synchronisatie zien: het verschil tussen gemiddelde legdatum en de voedselpiek. De horizontale lijn is de optimale synchronisatie – dan vliegen de jongen uit op de rupsenpiek. Het is duidelijk dat de synchronisatie afneemt.

Maar waarom is dat nu? Immers, eerder in het verhaal heb ik gezegd dat koolmezen en de rupsenpiek op dezelfde manier op temperatuur reageren. Dus waarom schuiven ze dan niet beide evenveel op? De fenologie van de koolmezen en rupsen worden beide beïnvloed door de temperaturen vroeg in het voorjaar, en die temperaturen zijn niet warmer geworden – ondanks dat 2005 er wel uitspringt. De fenologie van de rupsenpiek wordt echter ook beïnvloed door temperaturen later in het voorjaar, en die zijn wel sterk toegenomen. Het probleem is dus voor de koolmezen dat het voorjaar niet in zijn geheel warmer geworden is, maar dat het met name het late voorjaar is dat warmer is. Klimaatverandering heeft tot een ont koppeling van klimaatsvariabelen geleid, en dat zorgt voor problemen.

Omdat de koolmezen de verschuiving in voedsel niet hebben bijgehouden in hun legdatum is er tegenwoordig selectie op de reactienorm voor legdatum: families die gemiddeld vroeg leggen en die sterk temperatuurgevoelig zijn krijgen tegenwoordig meer nakomelingen dan dieren die minder temperatuurgevoelig zijn, terwijl dit verschil er vroeger niet was. Hierdoor is er tegenwoordig selectie op de reactienorm. Wat we in Nederland nodig hebben is een nieuwe mees die op een andere manier op temperatuur reageert.

Als we nu de hele titel van dit verhaal bij elkaar nemen dan is het duidelijk dat als we willen voorspellen of en hoe snel de reactienorm voor legdatum zal veranderen door de selectie opgelegd door klimaatsverandering, dat we dan zullen moeten kijken naar de genetische variatie in, en de selectie op, de componenten van het mechanisme dat onderliggend is aan die reactienorm. En we zullen dan de verschillende onderzoeksgebieden die daar een rol bij spelen, de chronobiologie, de endocrinologie en de energetica, moeten integreren, binnen het framework van de evolutionaire ecologie.

In een diagram kan het onderzoek zo samengevat worden: het fysiologische mechanisme – *hoe* doen de dieren het - is de eerste schil. Daarna moeten we bepalen hoe groot de genetische variatie in, en de selectie op, het mechanisme is. Maar wel altijd vanuit het perspectief van de natuurlijke omgeving. Maar die natuurlijke omgeving is tegenwoordig wel een snel veranderende omgeving. Met dit onderzoek hoop ik mij de aankomende jaren mee bezig te houden, samen met collega's van de *Rijksuniversiteit Groningen*, het *Nederlands Instituut voor Ecologie* en de rest van de wereld.

Dank u allen voor uw aandacht. Ik heb gezegd.