

POPULATIE- BIOLOGIE



Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie
Wageningen - 1967

169298

**BIBLIOTHEKA
DER
LANDBOUWHOGESCHOOL
WAGENINGEN.**

Copyright: Pudoc, Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouw-
documentatie, Wageningen

Druk: H. Veenman en Zonen N.V., Wageningen

Inhoud

Woord vooraf

Prof. Dr. D. J. Kuenen <i>Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden</i>	7
---	---

Variaties in aantallen dieren in natuurlijke populaties

Dr. H. Wolda <i>Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Groningen</i>	11
--	----

Experimenten en modellen in de populatie-dynamiek

Prof. Dr. H. Klomp <i>Zoölogisch Laboratorium der Landbouwhogeschool te Wageningen</i>	37
--	----

Epidemieën als populatiebiologisch verschijnsel

Dr. J. C. Zadoks <i>Laboratorium voor Phytopathologie der Landbouwhogeschool te Wageningen</i>	57
--	----

Individu en populatie bij plant en dier

Dr. W. H. van Dobben <i>Instituut voor Oecologisch Onderzoek te Arnhem, voordien Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek van Landbouwgewassen te Wageningen</i>	80
--	----

Populatiegenetica

Dr. Ir. J. H. van der Veen <i>Afdeling Erfelijkheidsleer der Landbouwhogeschool te Wageningen</i>	108
---	-----

Genetische variatie en selectie in populaties

Dr. W. Scharloo <i>Genetisch Instituut der Rijksuniversiteit te Groningen</i>	126
---	-----

Natuurlijke selectie en oecologie	
Dr. K. Bakker <i>Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden</i>	147
Soort en populatie in het plantenrijk	
Dr. Ch. H. Andreas <i>Botanisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Groningen</i>	174
Populatie en soort in de diersystematiek	
Prof. Dr. K. H. Voous <i>Zoölogisch Laboratorium der Vrije Universiteit te Amsterdam</i>	190
Nabeschouwing	
Prof. Dr. D. J. Kuenen <i>Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden</i>	211
Literatuur	218
Register	232

Woord vooraf

PROF. DR. D. J. KUENEN

De fysicus doet zeer nauwkeurige waarnemingen aan onzuivere stoffen, de chemicus doet onnauwkeurige waarnemingen aan zeer zuivere stoffen, aldus een oud en misschien wat verouderd grapje.

Maar al is deze uitspraak oud, ze bevat toch een aantal elementen die het overwegen waard zijn. Er wordt over nauwkeurigheid gesproken en over de zuiverheid van stoffen, en op grond daarvan worden verschillende delen van de natuurwetenschappen en hun onderzoekers met elkaar vergeleken.

Als men de biologie in deze overwegingen betreft dan is het duidelijk, dat de vergelijking met de natuur- en scheikunde dubbel negatief uitvalt, want de bioloog doet zeer onnauwkeurige waarnemingen aan materiaal waarvan hij de samenstelling slechts kan gissen.

De situatie is overigens geenszins gelijk in de verschillende onderdelen van de biologie. Het deel dat nog het best bij de exacte wetenschappen past is de 'moleculaire biologie', waarover in 1966 een belangrijk symposium is gehouden. Het is een terrein waarop de chemicus zich kan wagen ondanks het feit dat hij met structuren werkt die wel veel complexer zijn dan voor hem gebruikelijk. Hier kan de fysico-chemicus zijn technieken en theorieën gebruiken en toetsen, hier kan de analyse deelgegevens opleveren die aan de eisen van de exacte wetenschappen voldoen en die ons inzicht in de essentiële kenmerken van de levende stof met sprongen vooruit hebben gebracht. Het resultaat is verbazingwekkend en verheugend, en ook zij, die dit terrein niet zelf betreden, bedienen zich van de daar gebruikelijke termen zonder schroom. Woorden en begrippen als DNA, boodschapper RNA, grensvlakpotentialen, ribosomen, aftasten van de genetische code, en nog veel meer zijn gemeengoed geworden, al is de vraag gewettigd of elke gebruiker zich wel voor ogen houdt wat nu precies de inhoud van de gebruikte termen is en hoe sterk hier op grond van beperkte waarnemingen wordt gegeneraliseerd.

De analyse van de cel en zijn componenten heeft veel nieuws opge-

leverd. Maar men mag niet vergeten, dat de analyse van het complex dat organisme heet zonder daarmee verbonden synthese steeds een deel van het essentiële van de hogere structuureenheid wegneemt. Moleculen vormen celstructuren, en celstructuren cellen, en cellen weefsels, en weefsels organen, en organen individuen, en individuen populaties, en populaties levensgemeenschappen, en deze levensgemeenschappen vindt men in een milieu dat bijna overal ter wereld voortdurend verandert en dat zijn variabele invloed uitoefent op populaties, individuen, weefsels, cellen en molecuulstructuren.

Wie waagt het dan nog een organisme in zijn milieu als studieobject te kiezen? Misschien is er deze of gene overmoedige die zich onvoldoende voor ogen stelt, hoe complex de levende natuur is en hoe groot de diversiteit die zich aan hem openbaart. Hij zal spoedig ontuchtigd raken en elders zijn heil moeten zoeken. Maar zeker zijn er ook tallozen die weten, dat studie op alle niveaus van integratie zinvol is mits men zich van de mogelijkheden en moeilijkheden voldoende bewust blijft.

De oecologie stelt vragen omtrent de relaties van organismen en hun omgeving, waarbij omgeving dan niet alleen het abiotische milieu aanduidt maar ook alle aanwezige planten en dieren omvat. Men kan daarbij individuen beschouwen en vragen welke de factoren zijn die de aanwezigheid van een plant of een dier mogelijk maken, en tevens hoe de omgeving de toestand van het individu beïnvloedt. Men kan nagaan onder welke omstandigheden planten zich generatief of vegetatief vermeerderen en kunnen verspreiden, hoe dieren hun milieu kiezen, wat zij eten, voor welke roofdieren zij prooi vormen, en zo voort.

Bij de studie van een aantal individuen van één soort bespeurt men spoedig de verschillen daartussen en tevens het feit dat groepen individuen van één soort van plaats tot plaats verschillende eigenschappen kunnen hebben. Die lokale groepen van individuen kan men populaties noemen.

Het woord populatie is, zoals zo veel woorden, in los verband zonder veel omslag te gebruiken. Maar naarmate een term meer gebezigd wordt en een dominerende rol in een onderdeel van de biologie gaat spelen, groeit ook meer de noodzaak er een precieze definitie van te geven.

Bij het zoeken naar definities in de biologie stuit men vaak op de moeilijkheid dat deze moeilijk zijn te formuleren omdat het leven zo veelvormig is. Dikwijls moet men zich behelpen met een goede omschrijving. In het geval van het begrip populatie zou men zich voorlopig tevreden kunnen stellen met de omschrijving dat een populatie een groep

individuen is die potentieel onderling kruisbaar zijn en die zich in een ruimte bevindt waarvan de grenzen min of meer nauwkeurig kunnen worden aangegeven; deze begrenzing maakt dat uitwisseling van genenmateriaal met naburige populaties beperkt is.

Het feit dat deze formulering al direct niet opgaat voor een parthenogenetische populatie en dat het 'min of meer' getuigt van een inherente onzekerheid behoeft niet te zeer te verontrusten: dit soort onvolmaaktheden is maar al te goed bekend.

Er zijn botanici die ook een plantendek dat uit veel soorten is samengesteld een populatie noemen. In dit symposium wordt echter met populatie steeds een groep 'soort'-genoten bedoeld, al zal het na kennismaking met de verschillende bijdragen wel duidelijk worden, dat ook de definitie van het begrip soort in de beschouwingen omtrent populaties betrokken moet worden.

Het belangrijkste van een populatie als object van studie is dat men er andere eigenschappen aan kan onderkennen dan aan individuen. Een populatie kan afwisselend groeien en afnemen, waarbij de toe- of afname de algebraïsche som is van geboorte en sterfte, van immigratie en emigratie. Verder heeft een populatie een leeftijdsopbouw, d.w.z. een verhouding tussen de grootte van de verschillende leeftijdsklassen, die van belang is voor het inzicht in geschiedenis, de toekomstverwachting en de prestatie van de populatie in het heden.

Een populatie heeft een zekere hoeveelheid genetisch materiaal beschikbaar en reageert daarom als eenheid op selectieve invloeden van de omgeving. Afhankelijk van de genenvoorraad kan daarom de ene populatie op dezelfde veranderingen van het milieu anders reageren dan de andere.

Voor het oplossen van vragen van de populatiebiologie is het experiment vaak onmisbaar. De in het laboratorium werkende zoöloog-onderzoeker heeft het daarbij in bepaalde opzichten gemakkelijk: de ruimte die hij zijn populatie laat bewonen bepaalt hij zelf, hij kan zijn uitgangsmateriaal zelf kiezen, hij kan vaak zijn individuen tellen en hij kan desgewenst de toestand van een willekeurig groot monster bepalen.

De veldzoöloog kan niet verder komen dan min of meer betrouwbare schattingen en hij voelt steeds het onbehagen dat hij niet weet hoe groot zijn populatie is, waar hij de grenzen moet trekken, hoe groot de invloed van zijn bemonsteringsmethode is op de te bestuderen populatie. Maar als hij zich door de problemen niet letterlijk uit het veld laat slaan, en als hij door gepaste toetsen de betekenis van zijn gegevens goed kan om-

schrijven, zal ook hij waardevolle gegevens verzamelen. En hij is het die moet nagaan in hoeverre de resultaten die in bloempotten of melkflesjes in de kamer met constante temperatuur, en met papier en potlood achter het bureau behaald zijn, enige relatie vertonen met wat er werkelijk in de wereld rondom hem gebeurt.

De botanicus in het veld heeft het gemakkelijker dan de zoöloog omdat planten een vaste standplaats hebben en omdat de analyse van de factoren die hun groei beïnvloeden wat eenvoudiger is dan bij dieren. Daardoor zijn kwantitatieve gegevens gemakkelijker te verkrijgen.

In de dierenoecologie heeft men verder de moeilijkheid van het veel groter aantal soorten die elk hun specifieke eigenschappen hebben, ook in hun relatie met hun omgeving.

Het verrassende bij het dierenoecologisch werk is dat men, ondanks de verschillende terreinen, dieren, omstandigheden en onderzoekmethoden, telkens weer gelijksoortige, vergelijkbare causale analyses kan maken. Er zijn geen wetten in de populatiebiologie, maar wel regels en regelmatigheden die onder uiteenlopende omstandigheden en bij zeer verschillende soorten dieren uit de gegevens te voorschijn komen.

Dit symposium dient ertoe een aantal van deze regels en regelmatigheden te presenteren, een confrontatie te geven met enkele methoden en theorieën, en een aantal problemen op te werpen die om een oplossing vragen. De auteurs zijn van verschillende aard en hun benaderingswijzen lopen in sommige gevallen sterk uiteen. Hun diversiteit is een zwakke afspiegeling van de veelheid van vraagstellingen en objecten die in de populatiebiologie aan de orde kunnen komen.

Het is niet mogelijk gebleken vraagstukken die betrekking hebben op toepassingen van de populatiebiologie in het programma uitgebreid op te nemen: binnen de tijd van twee dagen zou dat een te grote versnippering hebben gegeven, en het leek onverantwoord de bijeenkomst over een langere tijd uit te strekken. De hoop mag echter worden uitgesproken dat uit deze reeks voordrachten duidelijk zal worden wat men in de moderne populatiebiologie wil, en dat dit terrein van onderzoek, hoe ver het ook van dat van de disputerende chemicus en fysicus af ligt, een bijdrage kan leveren tot een verdieping van inzicht in de levende natuur, waar de mens in leeft, waar hij afhankelijk van is, en waarvan hij een integrerend onderdeel uitmaakt.

Variaties in aantallen dieren in natuurlijke populaties

DR. H. WOLDA

De planten- en dierenwereld zoals wij die thans kennen is het resultaat van een zeer lange evolutie. Vele eigenschappen van planten en dieren zijn pas te begrijpen als we ze bezien in het licht van de evolutie die het betrokken organisme in het verleden heeft doorgemaakt, zodat de evolutie-theorie in het denken van vele biologen een belangrijke plaats inneemt. Daarom is het onderzoek naar de processen die bij de evolutie een rol spelen van groot belang voor de biologie als geheel. Bij dit onderzoek speelt de populatiebiologie een grote rol. Eén van de aspecten van de populatiebiologie betreft het onderzoek naar de oorzaken van het aantal individuen van een soort dat men in een bepaald gebied, in een bepaalde populatie, aantreft en het is dit aspect waarmee deze bijdrage zich voornamelijk bezig zal houden.

De resultaten van dit onderzoek zijn ook van grote praktische betekenis. In het drie jaar geleden gehouden symposium 'Op Leven en Dood' werd door diverse sprekers gewezen op de noodzaak om de aantallen van allerlei voor de mens belangrijke dieren op een gewenst niveau te houden. Meestal betreft het dieren die bij massaal optreden schade opleveren aan de land- en tuinbouw of voor de volksgezondheid en wier aantallen men dus graag teruggedrongen zou willen zien tot een zodanig laag niveau, dat geen schadelijke effecten meer merkbaar zijn. Daarnaast staan de gevallen waarbij men het aantal individuen graag tot een zodanig hoog niveau zal willen opvoeren dat de opbrengst maximaal wordt, zoals haringen in de Noordzee voor de visserij, karpers in een vijver voor de sportvisser, mieren in een bos voor de bosbouwer en oesters voor de oesterkweker. Een natuurbeschermers zal zijn gebieden zodanig willen beheeren, dat de aanwezige aantallen individuen van plant- en diersoorten niet zo hoog worden dat de rest van de levensgemeenschap er schade van ondervindt en niet zo laag worden dat er soorten uitsterven. Voor het beheersen van deze aantallen op een zodanige wijze, dat met een minimum aan kosten het

gewenste effect wordt bereikt zonder ongewenste neveneffecten, is een diepgaande kennis nodig van de manier waarop in de natuur de aantallen van dieren worden bepaald.

Bij het onderzoek dat wordt verricht ter verkrijging van deze kennis neemt het zuiver wetenschappelijk speurwerk naast het meer praktisch gerichte onderzoek een belangrijke plaats in. Wanneer men vrij is in de keuze van zijn proefdier en van zijn vraagstellingen is men vaak beter in staat tot de kern van de problematiek door te dringen dan wanneer men is onderworpen aan beperkingen van economische aard. Het belang van deze eigen inbreng van het zuiver wetenschappelijk onderzoek voor het uiteindelijk oplossen van praktische problemen moet dan ook niet worden onderschat. In dit symposium gaat het echter niet om de praktische toepassing van de resultaten van het populatiebiologisch onderzoek maar om de wetenschappelijke problematiek zelf en het is daarop dat dit betoog zich zal concentreren. Het probleem dat ik aan de orde wil stellen is "wat bepaalt het aantal individuen van een diersoort in een gegeven gebied?"

Aantalsschommelingen

Eén der in populatie-biologisch opzicht best onderzochte dieren is de koolmees (*Parus major*), dank zij het werk van Kluyver (1951), Tinbergen (1960) en Lack en zijn medewerkers (Lack, 1966).

Het verloop van het aantal broedende paren op een viertal terreinen over een periode van 17 jaren is weergegeven in fig. 1. Men ziet hieruit, dat het aantal individuen op een gegeven terrein niet constant is maar tamelijk onregelmatig fluctueert van jaar tot jaar. Deze aantalsschommelingen schijnen enigszins synchroon te verlopen bij verschillende populaties over een vrij groot gebied. Als er in een gegeven jaar in Oxford vrij veel mezen zijn, dan is dat in het algemeen ook in Bristol of op de Veluwe het geval. Over het gehele gebied trad in de periode die in de figuur wordt beschreven een geleidelijke toename in de aantallen op. Blijkbaar zijn er bepaalde overeenkomsten tussen de koolmeespopulaties in de verschillende terreinen. Toch zijn er ook duidelijke verschillen, speciaal wat betreft het aantalsniveau waarop deze fluctuaties optreden. Op de Veluwe waren steeds belangrijk minder mezen per hectare dan bijv. in Oxford. Een vraag die zich direct opdringt is in hoeverre deze verschijnselen typisch zijn voor de koolmees en in hoeverre men mag generaliseren tot andere diersoorten. Daarom zal nog een aantal geval-

aantal paren per hectare

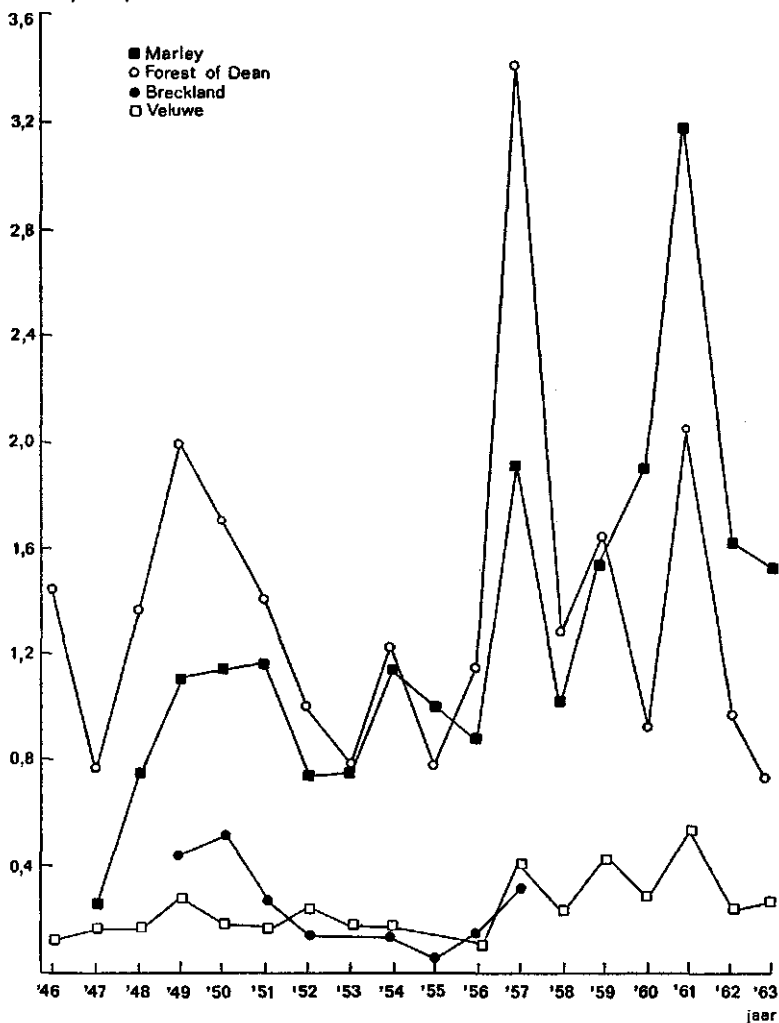


Fig. 1 Het aantal broedende paren van de koolmees op een viertal terreinen, nl. Marley Wood bij Oxford, het Forest of Dean bij Bristol, het Breckland bij Cambridge en de Veluwe (naar Lack, 1966).

len behandeld worden.

In bepaalde gedeelten van de Alpen worden van tijd tot tijd de lariksbossen sterk aangetast door de rupsen van de grijze lariksvlinder (*Zeiraphera griseana*). Baltensweiler (1964) heeft uit de literatuur voor verscheidene terreinen alle gegevens verzameld over de jaren waarin de rups zo massaal optrad, dat schade werd gerapporteerd. Hij constateerde (fig. 2) een min of meer regelmatige afwisseling van een paar opeenvolgende jaren met grote aantallen en een paar jaren waarin de aantallen zo laag waren dat geen schade optrad. Deze aantalschomme-

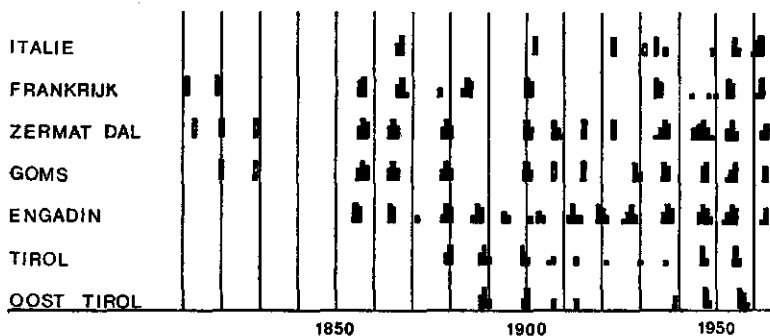


Fig. 2 Jaren waarin plagen optraden van de grijze lariksvlinder in een aantal gedeelten van de Alpen. De hoogte van de kolommen geeft de sterkte van de plaag weer. Kolommen met een witte stip betreffen jaren met onvolledige gegevens (naar Baltensweiler, 1964).

lingen zijn aardig synchroon over het gehele gebied, al lijkt het erop dat zij in sommige gebieden een jaar of twee achter lopen. In de periode van 1949 tot 1961 werden in Ober Engadin in Zwitserland nauwkeuriger gegevens verzameld (Auer, 1961) die de regelmatigheid van deze aantalsfluctuaties accentueren (fig. 3). Er zijn, naast overeenkomsten, echter duidelijke verschillen gevonden tussen de diverse terreinen. In Graubünden bijv. lag het niveau waarop de aantalsfluctuaties zich afspelen lager dan in Ober Engadin en bovendien was de vorm van de aantalskromme niet overal hetzelfde. De dieptepunten schijnen overal in hetzelfde jaar te vallen, maar de toppen vielen in Graubünden twee jaar later. Ook binnen het gebied van Ober Engadin vielen verschillen te constateren tussen bijvoorbeeld zonnige en beschaduwde hellingen; weliswaar vielen dieptepunten en toppen in hetzelfde jaar, maar op zonnige

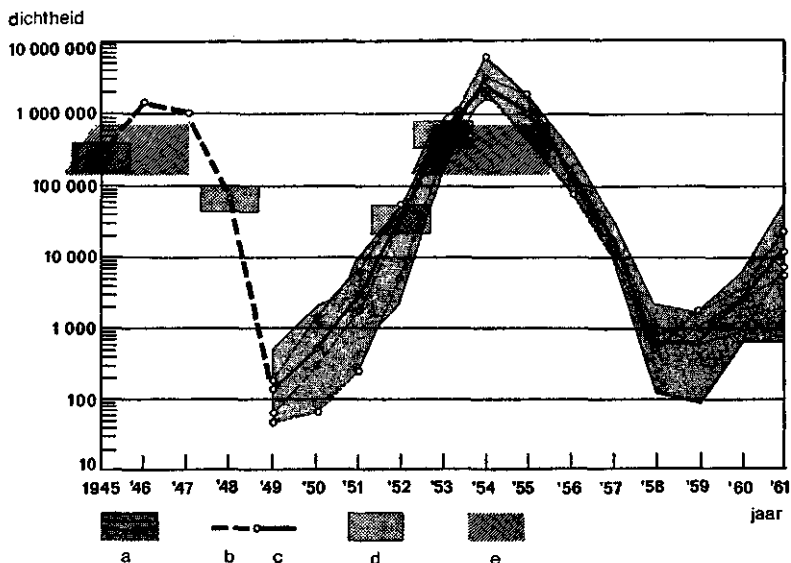


Fig. 3 Het verloop van een plaag van de grijze lariksvlinder in Ober Engadin (naar Baltensweiler, 1964). a: dichtheid in kleine gebieden binnen het Engadin; b: geschat dichtheidsverloop; c: gemiddelde dichtheid voor het gehele Engadin; d: plaatselijk duidelijke schade aan de bossen; e: duidelijke schade overal.

hellingen stegen de aantallen aanvankelijk sterker en bereikten een lagere piek dan op beschaduwde hellingen, waar vlak voor de piek een enorme aantalstoename optrad.

Er zijn duidelijke parallellen tussen de verschijnselen bij de koolmees en die bij de lariksvlinder. In beide gevallen trad een zekere mate van synchronisatie op over het beschouwde verspreidingsgebied en het aantalsniveau waarop deze schommelingen zich afspeelden varieerde van het ene terrein naar het andere. Het meest in het oog vallende verschil is de regelmatigheid van de fluctuaties bij de lariksvlinder naast de onregelmatigheid van de fluctuaties bij de koolmees. De amplitudo van de schommelingen verschilt ook zeer sterk: was in het bos bij Oxford de hoogst geregistreerde piek twaalf keer zo hoog als het laagste dal, bij de lariksvlinder bedroeg dit verschil het duizendvoudige hiervan.

Min of meer regelmatige aantalsschommelingen lijken vrij algemeen te zijn. Of hier echt van regelmaat gesproken moet worden kan buiten discussie blijven, maar als regelmatig zullen worden aangeduid die fluc-

tuaties waar er steeds een afwisseling is van een paar jaren van aantals-toename gevolgd door één of meer jaren van aantalsafname. Het aantal jaren kan variëren.

Een goed voorbeeld is de dennespanner (*Bupalus piniarius*) op de Veluwe (fig. 4), waar in een periode van 15 jaar ongeveer twee cycli werden doorlopen (Klomp, 1966). De aantalsfluctuaties speelden zich hier op een veel lager niveau af dan bijv. in Duitsland, waar bij zeer hoge dichtheden belangrijke schade aan de dennebossen werd aangericht.

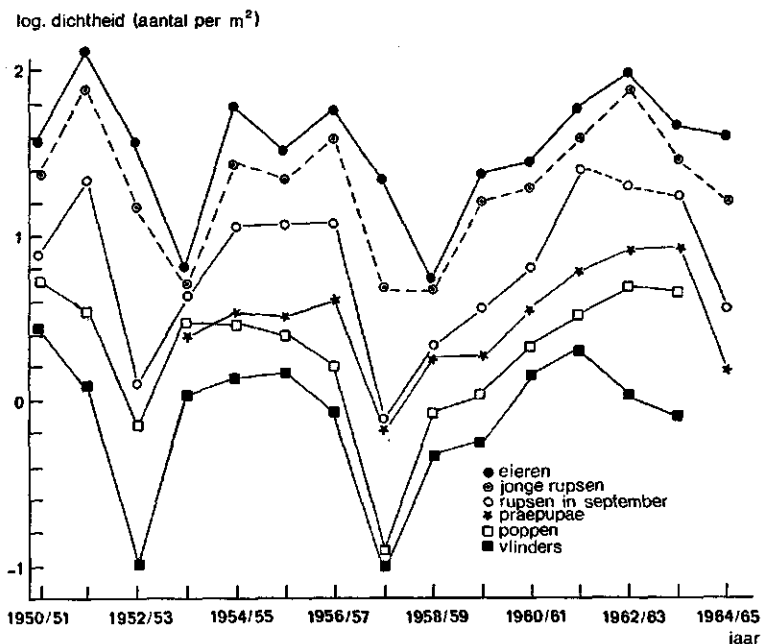


Fig. 4 Het verloop van de aantallen van diverse levensstadia van de dennespanner op de Hoge Veluwe (naar Klomp, 1966).

Dergelijke regelmatige schommelingen vindt men bij een aantal insecten, maar ook bij zoogdieren zoals vossen, lynxen, lemmingen en sneeuwschoenhazen (Elton, 1942; Hewitt, 1954) en bij vogels als het alpensneeuwhoen (Watson, 1965). Ook hier schijnt weer een grote mate van synchronisatie van de fluctuaties op te treden over een vrij groot gebied en er zijn wederom verschillen tussen de diverse terreinen wat betreft het niveau waarop de fluctuaties zich afspelen.

Directe oorzaken

Om de in het begin gestelde vraag, hoe in de natuur de aantallen worden bepaald, te kunnen beantwoorden moeten we over meer gegevens beschikken betreffende de directe oorzaken van de waargenomen aantalsfluctuaties. Nodig is een gedetailleerde kennis van de levensgeschiedenis van de diersoort in kwestie en van de milieufactoren die het dier beïnvloeden.

De aantalsfluctuaties, zoals die in de figuren zijn weergegeven, leveren slechts een grove benadering van de werkelijkheid.

Bij de koolmees staat steeds het aantal broedende paren in een bepaald jaar aangegeven. Vlak na het uitvliegen van de jongen kan echter het aantal mezen in het bos wel drie tot zes keer zo groot zijn geworden. Vele van deze jongen sterven en speciaal in de winter treedt er ook sterfte van volwassenen op. Het aantal dieren dat tenslotte overblijft geeft het volgende punt in de grafiek. Bij de lariksruys, waar het aantal van een bepaald larvestadium is weergegeven, is het aantal eieren ongetwijfeld belangrijk hoger en het aantal vlinders lager dan de getallen in de figuur. Dit wordt goed geïllustreerd door de gegevens van Klomp (1966) over de dennespanner (fig. 4) die betrekking hebben op alle ontwikkelingsstadia. De oorzaken van aantalsveranderingen zullen gezocht moeten worden in veranderingen in sterfte en eiproduktie, gecombineerd met veranderingen in de trek van dieren van en naar het studieterrein. Indien er voldoende gegevens zijn over een redelijk groot aantal jaren, kan men nagaan welke van deze grootheden het belangrijkste is en op welk ontwikkelingsstadium deze vooral betrekking heeft. Met 'belangrijk' wordt hier bedoeld: van belang voor de aantalsfluctuaties. Als bij een bepaalde diersoort, waarvan de aantallen fluctueren, de sterfte van kleine jongen varieert van 10 tot 60% en de sterfte van grote jongen van 70 tot 80%, en als blijkt dat het percentage sterfte van de kleine jongen dat in een gegeven jaar optreedt bepalend is voor het aantal dieren dat men het volgende jaar aantreft, dan is deze sterfte 'belangrijk' en vormt de 'sleutelfactor' (Morris, 1959, 1963) voor de populatie. De nadruk valt dus niet in eerste instantie op de grootte van de sterfte, maar op zijn variatie en de mate waarin deze variatie correleert met de aantalsveranderingen, hoewel de sleutelfactor in het algemeen ook kwantitatief van betekenis zal zijn.

Bij de koolmees in Oxford bleek de sterfte van jonge dieren vlak na het uitvliegen uit het nest van doorslaggevende betekenis te zijn en bij de

zwarte mees (*Parus ater*) de emigratie in de herfst samen met de wintersterfte (Lack, 1966). Bij de sparrerups (*Choristoneura fumiferana*) is het tijdens een plaag de sterfte van grote larven (Morris, 1963), bij de dennespanner de sterfte van zeer jonge rupsen (Klomp, 1966), bij het alpensneeuwhoen (*Lagopus mutus*) de emigratie aan het begin van het voortplantingsseizoen (Watson, 1965) en bij de lemming de sterfte van jongen – en niet de vaak geciteerde migratie! – (Krebs, 1964). De sleutelfactor varieert dus sterk van soort tot soort en zelfs binnen één en dezelfde populatie is hij niet altijd dezelfde. In extreem koude winters was er een sterfte onder de volwassen koolmezen die de anders zo belangrijke jongensterfte overstemde.

Het ligt voor de hand om voor de oorzaken van variatie in geboorte, sterfte of migratie in de eerste plaats te zoeken in het milieu van de betrokken dieren. Dit milieu is een zeer complexe zaak die alle factoren omvat die op de één of andere wijze van invloed zijn op de overlevings- en voortplantingskansen van het dier in kwestie, zoals weersinvloeden, nestgelegenheid, voedsel, soortgenoten, roofvijanden, concurrenten enz. Een analyse van deze vaak elkaar onderling nog weer beïnvloedende milieueffecten is zeer ingewikkeld, zoals zal blijken voor de factor roofvijanden in de voordracht van Klomp. Toch blijkt ook hier dat soms aan één factor een doorslaggevende betekenis kan worden toegekend. Bij de koolmees in Oxford is de beschikbare hoeveelheid voedsel voor de jongen in het nest van grote betekenis voor de conditie van de uitvliegende jongen, en daarmee voor de sterfte van deze jongen kort daarna, en dus ook voor het aantalsverloop in de populatie. In andere gevallen is het weer, het optreden van natuurlijke vijanden of de invloed van soortgenoten van overwegend belang.

Men moet echter de oorzaken van variatie in sterfte e.d. niet uitsluitend zoeken in het milieu, maar ook denken aan mogelijke oorzaken in de dieren zelf, zoals uit het volgende zal blijken.

Variatie in erfelijke eigenschappen

Bij vrijwel alle diersoorten vindt men een grote variatie in eigenschappen in die zin, dat sommige individuen veel beter in staat zijn zich onder bepaalde milieuomstandigheden te handhaven dan andere. Dit betekent dat men er eigenlijk niet mee kan volstaan vast te stellen, hoeveel individuen er op een bepaald terrein leven, maar tevens dient men te weten, wat de eigenschappen van die individuen zijn. Dit is te meer zo omdat de

verschillen tussen de individuen vaak erfelijk zijn. Bij de tuinslak (*Cepaea nemoralis*) produceert de éne morf (= erfelijke variant) bij een hoge temperatuur twee keer zoveel eieren als een andere, terwijl bij lage temperatuur juist die andere morf meer eieren legt (Wolda, 1967). Bij de ringelrups (*Malacosoma neustria*) bleek de éne morf bij lage temperatuur veel sneller dood te gaan dan de andere, terwijl bij hoge temperatuur juist de andere morf een grotere sterfte vertoonde (Laux en Franz, 1962). Een uitspraak over de invloed van de temperatuur op de eiproduktie van de tuinslak of op de sterfte van de ringelrups heeft dan ook voor een bepaalde populatie des te meer zin naarmate meer bekend is over de morfen waaruit die populatie bestaat en in welke frequentie deze morfen voorkomen.

De samenstelling van populaties wat betreft allerlei erfelijke eigenschappen kan sterk variëren van plaats tot plaats, zelfs over vrij korte afstanden (vgl. de voordracht van Bakker). Dit betekent, dat de aantallen individuen in verschillende populaties niet zonder meer onderling vergeleken kunnen worden, tenzij deze populaties in samenstelling gelijk zijn. Het is niet ondenkbaar, dat verschillen in aantalschommelingen tussen verschillende populaties, of in het niveau waarop deze schommelingen optreden, mede worden bepaald door verschillen in erfelijke eigenschappen.

Maar zelfs met het éénmalig vaststellen van de samenstelling van een populatie zijn we er nog niet, omdat er steeds meer aanwijzingen komen dat deze samenstelling van één populatie geen constante hoeft te zijn gedurende de periode dat deze populatie wordt bestudeerd. Door het optreden van natuurlijke selectie kunnen veranderingen optreden in de eigenschappen van een populatie, zodat dan de aantallen individuen in zo'n populatie, op verschillende tijdstippen gemeten, strikt genomen geen vergelijkbare grootheden zijn. Speciaal interessant zijn die gevallen waar de genoemde samenstelling van een populatie mee fluctueert met de eigen dichtheid. Tijdens een hoge dichtheid zou men wel eens te maken kunnen hebben met anders gearde individuen dan wanneer men in dezelfde populatie kijkt bij een lage dichtheid. Reeds Adlerz (1902) geeft hiervan enige voorbeelden. De vuurvliinder *Heodes virgaureae* had tijdens een hoge dichtheid in 1896 een ongewoon hoog percentage dieren met een bepaalde patroonafwijking op de vleugels. Bij een volgende hoge dichtheid in 1901 was dit weer het geval, terwijl in de tussenvolgende jaren van lage dichtheid het percentage afwijkende vlinders veel geringer was. Bij de nonvliinder (*Lymantria monacha*) was het percentage

van de afwijkende vorm *eremita* vaak hoog tegen het einde van een periode met hoge dichtheid.

Dit betekent dat het niet ondenkbaar is, dat veranderingen in bijvoorbeeld de sterfte van jonge rupsen in de loop van de tijd mede worden veroorzaakt door veranderde erfelijke eigenschappen van deze dieren.

Hypothesen

De gegevens die tot nu toe zijn besproken leveren een vrij chaotisch beeld. Er is op gewezen, dat de aantallen in een populatie fluctueren, dat deze fluctuaties nu eens zeer onregelmatig dan weer enigszins regelmatig zijn, dat het niveau waarop de fluctuaties zich afspelen kan variëren van de ene populatie naar de andere, en dat deze fluctuaties vaak enigszins synchroon verlopen over een bepaald gebied. In sommige gevallen worden zulke hoge dichtheden bereikt, dat de voedselvoorraad wordt uitgeput, of dat de populatie anderszins zijn eigen milieu bederft, maar in verreweg de meeste gevallen lijkt de aantalstoename nooit zo ver te gaan dat dit hoge niveau wordt bereikt. Bij die soorten dieren waar dit wel gebeurt, lijkt dit slechts het geval over een deel van het verspreidingsgebied van de soort.

Nu eens is de sterfte van jonge dieren, dan weer die van volwassenen, dan weer de migratie van doorslaggevende betekenis voor het aantalsverloop en nu eens is de ene, dan weer de andere milieufactor hiervoor voornamelijk verantwoordelijk. Bovendien moet rekening worden gehouden met de mogelijkheid, dat veranderingen in samenstelling in erfelijke eigenschappen van een populatie een rol spelen.

Verschillende onderzoekers hebben getracht wat orde te scheppen in deze veelheid aan mogelijkheden door een hypothese op te stellen over hoe, naar hun mening, in het algemeen de aantallen worden bepaald. Zij hebben getracht de bekende feiten onder één noemer te vatten. Op enkele van deze hypothesen zal wat nader worden ingegaan om ze daarna te confronteren met de thans bekende feiten. Dit betreft in de eerste plaats de hypothese van de dichtheidsafhankelijke regulatie waaraan de naam Nicholson (1933; 1954) is verbonden. In de tweede plaats de hypothese van de beperkende factoren welke door Nicholson werd gezien als een speciaal geval binnen zijn regulatie-hypothese en die door Andrewartha en Birch (1954) daarvan werd losgemaakt. In de derde plaats de hypothese van het fluctuerende milieu, welke sterk wordt verdedigd door Andrewartha en Birch. En in de vierde plaats die van een

variërende populatie-samenstelling zoals die door Chitty (1960; 1964; 1965) is uitgewerkt.

Al deze hypothesen gaan uit van de indruk die men heeft dat het aantal individuen in een populatie maar zelden zo groot wordt dat het zijn eigen milieu bederft en niet vaak zo klein wordt dat de populatie uitsterft. Of deze indruk juist is, is moeilijk vast te stellen, omdat gegevens over bijvoorbeeld de frequentie waarin een populatie uitsterft vrijwel ontbreken. De hypothese van Nicholson en die van Chitty stellen, dat er een mechanisme moet zijn dat de grote toename van de aantallen tegengaat. Ook de hypothese van de beperkende factoren beschrijft zo'n mechanisme. De hypothese van het fluctuerend milieu daarentegen laat de populaties veeleer een speelbal van het toeval zijn.

De hypothese van de dichtheidsafhankelijke regulatie Deze komt, kort samengevat, hierop neer: Er is voor elke populatie van dieren in een gegeven milieu een evenwichtsdichtheid die door de populatie wil worden ingenomen. Omdat echter het milieu van een populatie voortdurend verandert, verandert ook de evenwichtsdichtheid steeds en de werkelijke populatiedichtheid zal dan ook steeds afwijkingen van het evenwicht vertonen. Immers, indien het evenwicht verandert van bijvoorbeeld laag naar hoog, heeft de populatie tijd nodig om voldoende jongen te kunnen produceren en een hogere dichtheid te bereiken. Is de dichtheid groter dan de evenwichtsdichtheid dan neemt de sterfte toe en/of de geboorte neemt af juist ten gevolge van de te grote dichtheid. Is de dichtheid kleiner dan de evenwichtsdichtheid, dan neemt de sterfte af en/of de geboorte toe juist ten gevolge van de te lage dichtheid. De milieufactoren die geboorte en sterfte beïnvloeden moeten, willen zij in het beschreven proces een belangrijke rol spelen, hun werking uitoefenen afhankelijk van de dichtheid van de diersoort in kwestie. Het moeten dichtheidsafhankelijke factoren zijn, willen ze de aantallen individuen kunnen reguleren, kunnen bijsturen, naar het evenwicht toe. Vandaar de naam van de hypothese nl. die van de dichtheidsafhankelijke regulatie. In de regeltechniek zou men dit een geval van negatieve terugkoppeling noemen. Factoren, zoals het weer, die zich in hun werking van de dichtheid van de diersoort niets aantrekken, kunnen niet regelend werken. Een mortaliteitsfactor, ook al neemt hij een hoog percentage van de sterfte voor zijn rekening, is voor het bijsturen van het aantal individuen van geen belang, als de variatie daarin niet gekoppeld is aan de dichtheid van de populatie. Die mortaliteitsfactoren die in hun effect wel worden beïnvloed door

de dichtheid zijn volgens de regulatiehypothese van doorslaggevende betekenis, ook al is de sterfte die er door wordt veroorzaakt vrij gering.

In het voorgaande is de hypothese zoals die door Nicholson naar voren werd gebracht sterk vereenvoudigd, in die zin, dat vele details zijn weggelaten. Daar staat echter tegenover, dat hierdoor de kern van de hypothese beter naar voren komt en deze hypothese minder in de controversiële sfeer wordt getrokken dan anders ongetwijfeld het geval zou zijn geweest.

Deze hypothese heeft zeer veel invloed gehad op het denken en doen van de oecologen in de afgelopen decennia, en ze heeft zeer vele aanhangers gevonden. Dit komt in hoofdzaak doordat ze een duidelijk, goed te begrijpen en exact te formuleren mechanisme beschrijft dat de aantalsfluctuaties aan banden legt.

De hypothese van de beperkende factoren Een ongebreidelde toename van de aantallen wordt verhinderd indien één of meer van de voor de dieren noodzakelijke hulpbronnen als voedsel en nestgelegenheid maar in beperkte mate aanwezig is of moeilijk gevonden kan worden bij de gegeven verspreidings- en zoekmogelijkheden van het betrokken dier.

Er kunnen nooit meer paren holenbroedende vogels in een bepaald gebied broeden dan er nestholten zijn. Mits er minstens zoveel paren volwassenen zijn als het aantal bruikbare nestholten, is de produktie van jongen min of meer constant. De voortplantingscapaciteit van de dieren is in het algemeen zo groot, dat de aantallen sterk zouden toenemen als er wel voldoende nestholten zijn. Met andere woorden: als het aantal volwassenen kleiner wordt dan twee per nestholte, nemen de aantallen weer toe. De aantalsfluctuaties zullen dus de neiging hebben vrij beperkt te zijn.

De hypothese van het fluctuerende milieu Aan de aantalsschommelingen worden beperkingen opgelegd omdat natuurlijke populaties nu eenmaal leven in een fluctuerend milieu. Bij gunstige omstandigheden zullen de aantallen toenemen en bij ongunstige omstandigheden nemen zij af. De aantallen nemen meestal niet zover toe dat catastrofaal hoge dichtheden worden bereikt, omdat het aantal opeenvolgende gunstige jaren in het algemeen beperkt is; en de aantallen nemen meestal niet zover af dat de populatie uitsterft, omdat het aantal opeenvolgende ongunstige jaren eveneens beperkt is. Omdat de milieus van verschillende populaties verschillend zijn in de frequentie van het aantal opeenvolgende gunstige

en ongunstige jaren en in de mate van gunstig- of ongunstigheid, varieert het niveau waarop de aantalsfluctuaties zich afspelen van de ene populatie naar de andere. Dit is de hypothese van het fluctuerend milieu.

In tegenstelling tot de hypothese van de dichtheidsafhankelijke regulatie en van die van de beperkende factoren, is die van het fluctuerend milieu bijzonder koel ontvangen door vele oecologen. Dit komt o.a. omdat er geen duidelijk, exact te omschrijven mechanisme wordt gegeven dat de aantalsfluctuaties aan banden legt. Dat de aantallen individuen in een populatie een speelbal van het 'toeval' zouden zijn lijkt een zeer onaantrekkelijke veronderstelling.

De hypothese van de variërende populatie-samenstelling Chitty ontwierp een hypothese die het aantalsverloop in een populatie koppelt aan erfelijke veranderingen in die populatie. Hij gaat er van uit, dat er in natuurlijke populaties een voortdurende selectie plaats heeft en dat onder alle omstandigheden die individuen in het voordeel zijn, die onder de gegeven omstandigheden de grootste overlevings- en voortplantingskansen hebben. Dit ligt trouwens voor de hand. Bij een hoge dichtheid is de wederzijdse invloed van de individuen van de eigen soort zo groot, dat er een sterke natuurlijke selectie optreedt ten gunste van een grotere weerstand tegen eventuele nadelige invloeden van soortgenoten. Dit gaat ten koste van andere eigenschappen met als gevolg dat, als een milieufactor waartegen de weerstand was verslapt ongunstig wordt, de aantallen teruglopen naar een laag niveau. Dan, bij een lage dichtheid, is de druk van soortgenoten minimaal en de selectie gaat weer ten gunste van een weerstand tegen andere milieu factoren, enz.

Confrontatie met de feiten

De vier genoemde hypothesen dienen nogmaals de revue te passeren om na te gaan, of zij in overeenstemming zijn met de thans bekende feiten. Het zal onvermijdelijk zijn hier ook punten van meer theoretische aard aan de orde te stellen.

Dichtheidsafhankelijke regulatie De hypothese van de dichtheidsafhankelijke regulatie is juist, indien er sterfte of voortplanting optreedt zodanig, dat afwijkingen van een evenwichtsdichtheid effectief worden tegengegaan. Een moeilijkheid hierbij vormt het begrip 'evenwicht'. Het is niet duidelijk wat men er in de natuur onder zou moeten verstaan

en hoe men zo'n evenwicht zou moeten meten. Men heeft vaak de gemiddelde dichtheid over een aantal jaren gebruikt als een schatting ervan. Zoals echter is gedemonstreerd, is het evenwicht zelf geen constante, daar het door fluctuerende milieumomstandigheden wordt beïnvloed. Met andere woorden: een gemiddelde dichtheid is zeker geen goede schatting ervoor. Hoe men in de natuur een fluctuerend evenwicht en een variërende afwijking van zo'n evenwicht uit elkaar zou moeten houden wordt nergens duidelijk. Dit maakt het toetsen van de hypothese aan de feiten een bijzonder moeilijke taak. Maar laten we veronderstellen dat hoge dichtheden in het algemeen boven het evenwicht liggen en lage dichtheden eronder, met voorbijgaan aan een mogelijk lange discussie over het al of niet redelijk zijn van een dergelijke veronderstelling. Is de hypothese juist, dan is in de eerste plaats te verwachten dat de geboorte afneemt en/of de sterfte toeneemt met toenemende dichtheid, dus dat er dichtheidsafhankelijke effecten optreden; en in de tweede plaats dienen deze effecten sterk genoeg te zijn om afwijkingen van de evenwichtstoestand tegen te gaan.

Dichtheidsafhankelijke effecten treden in de natuur inderdaad op. Bij de koolmees neemt het aantal eieren en daarmee ook het aantal vliegvlugge jongen per paar af met toenemende dichtheid (Kluyver, 1951; Lack, 1966). De groei van de rupsen van de dennespanner neemt duidelijk af met toenemende dichtheid en daarmee vermindert ook de eiproduktie van de uit deze rupsen voortkomende vlinders (Klomp, 1966). Dit effect is weergegeven in fig. 5. De sterfte van jonge rupsen van de sparrerups (*Choristoneura fumiferana*) nam enigszins toe met toenemende dichtheid en de groei van grote larven, en daarmee de eiproduktie van de daaruit komende vlinders, nam af met toenemende dichtheid (Morris, 1963).

Soms is het verband tussen sterfte en dichtheid veel gecompliceerder. Dit wordt goed geïllustreerd door het werk van Tinbergen (1960) over de sterfte van diverse rupsen in het dennebos ten gevolge van roofvijanden, in casu van mezen (fig. 6). Tinbergen berekende, op een manier waarop hier nu niet verder zal worden ingegaan, het verwachte verband tussen het percentage dat de rupsen van een soort uitmaken in het voedsel van de mezen en de dichtheid van die soort, uitgaande van de veronderstelling, dat dit percentage uitsluitend afhangt van de onderlinge verhouding van de aantallen van de diverse prooi-soorten in het bos en van een zogenaamde risicofactor. Deze factor verschilt van soort tot soort en omvat zaken als smakelijkheid, vindbaarheid en dergelijke. Deze veronderstel-

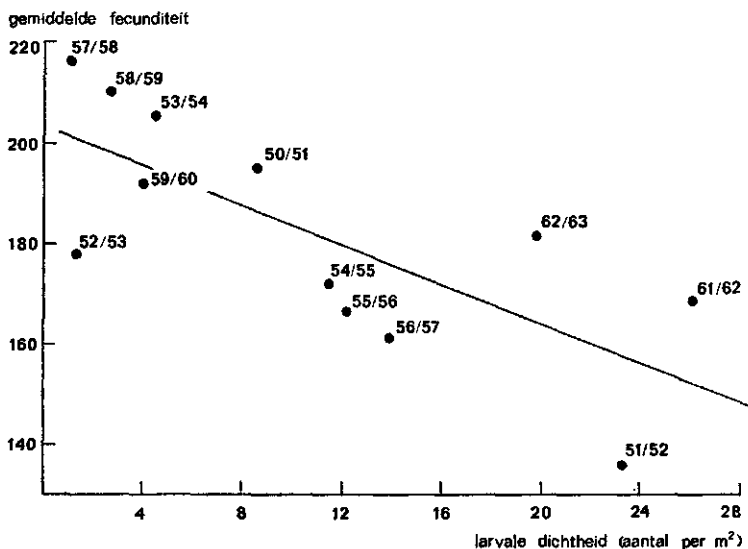


Fig. 5 De eiproduktie van de dennespanner neemt af naarmate de dieren bij een hogere dichtheid waren opgegroeid (naar Klomp, 1966).

ling houdt in, dat de risicofactor zelf niet wordt beïnvloed door de dichtheid. Het bleek echter, dat in werkelijkheid de punten in de grafiek niet op de verwachtingslijnen lagen. Bij lage dichtheden van de rupsen werden er naar verhouding te weinig gegeten, bij intermediaire dichtheden te veel en bij extreem hoge dichtheden weer te weinig. Dit is geïllustreerd in fig. 7, dat is ontleend aan ongepubliceerde gegevens van Tinbergen. De sterfte ten gevolge van de mezen was dus dichtheidsafhankelijk, en deze afhankelijkheid was vrij complex.

Wil er echter van dichtheidsafhankelijke regulatie sprake zijn, dan moeten de dichtheidsafhankelijke effecten sterk genoeg zijn om tegengestelde krachten in de populatie met succes tegen te gaan. Bij de koolmees in Engeland bleek het aantal vliegvlugge jongen, dat mede door een dichtheidsafhankelijk proces bepaald werd, van vrijwel geen betekenis te zijn voor de optredende aantalsveranderingen. Daarvoor was de sterfte van jonge uitgevlogen dieren van doorslaggevend belang en deze sterfte was niet gecorreleerd met de dichtheid (Lack, 1966). Bij de dennespanner is het aantal eieren, dat mede door een dichtheidsafhankelijk proces bepaald werd, ook van vrijwel geen belang voor de aantalsveranderingen.

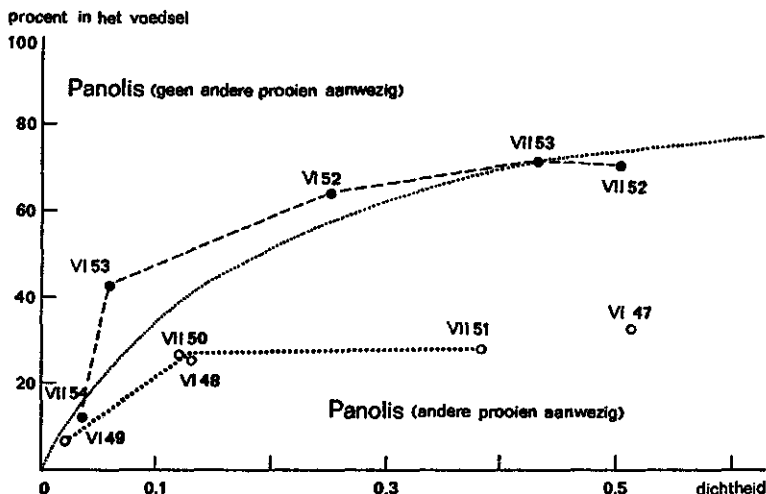


Fig. 6a Het verband tussen de dichtheid van twee insektenlarven (de dennenuil (Panolis) A, en een bladwesp (Acantholyda) B, (fig. 6b, zie pag. 27) en het percentage van het voedsel van de koolmees dat door de betrokken soorten wordt ingenomen. Voor de dennenuil maakt het verschil of het de enige aanwezige prooi-soort is of dat er ook andere prooien tegelijkertijd aanwezig zijn. Bij lage en zeer hoge dichtheden wordt er minder en bij tussenliggende dichtheden meer gegeten dan men zou verwachten (naar Tinbergen, 1960).

De sterfte van jonge rupsjes is hier van overwegende betekenis en deze is weer onafhankelijk van de dichtheid (Klomp, 1966). Bij de sparrerrups (*Choristoneura*) waar, zoals vermeld ook dichtheidsafhankelijke effecten een rol spelen, is de sterfte van grote rupsen van overwegend belang. Deze sterfte is nu wel enigszins dichtheidsafhankelijk, maar in verkeerde zin! Ze neemt namelijk af met een toenemende dichtheid en dit brengt de populatie verder van een 'evenwicht' af in plaats van er naar toe (Morris, 1963).

Er is een aantal speciale gevallen die men kan aanvoeren ter ondersteuning van de hypothese van de dichtheidsafhankelijke regulatie. Deze kunnen echter beter behandeld worden onder de hypothese van de beperkende factoren. Afgezien van deze speciale gevallen zijn geen gegevens uit de natuur bekend die erop wijzen, dat dichtheidsafhankelijke factoren van groot belang zijn voor de bepaling van de aantalsfluctuaties. Dit zegt allerm minst, dat de dichtheidsafhankelijke regulatie niet in een aantal gevallen wel zou kunnen optreden omdat er nog maar enkele

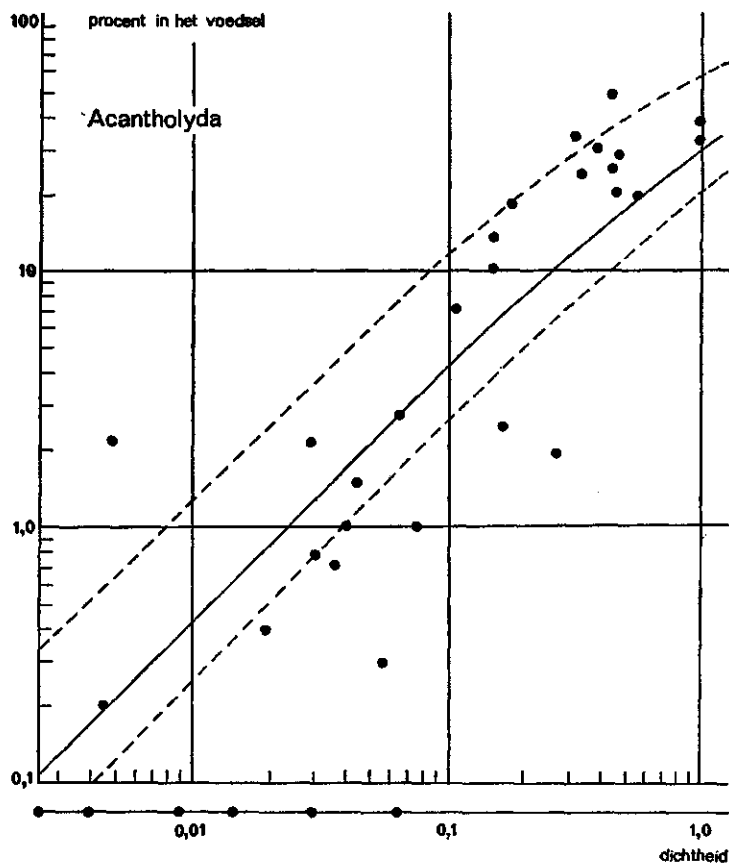


Fig. 6b Zie figuur 6a

populaties voldoende nauwkeurig over een voldoende lange termijn zijn bestudeerd om tot een enigszins gerechtvaardigde conclusie te komen. Het wijst er echter wel op, dat de hypothese geen universele geldigheid heeft zoals door aanhangers ervan wel wordt gesteld. Dit punt komt later nog nader ter sprake.

Beperkende factoren De hypothese van de beperkende factoren stelt, dat er een of meer noodzakelijke hulpbronnen in beperkte mate aanwezig of vindbaar is en dat daardoor een ongebreidelde toename van de aantallen wordt verhinderd. Een goed voorbeeld is de Australische ekster

(*Gymnorhina tibicen*); Carrick, 1963). Deze vogels planten zich alleen voort als ze een territorium bezetten. Een terrein moet aan een aantal voorwaarden voldoen wil het geschikt zijn als territorium en zulke geschikte terreinen zijn maar in beperkte mate aanwezig. Elk jaar zijn er dan ook grote troepen dieren die zonder territorium rondzwerven. Hierdoor wordt een maximum gesteld aan het aantal jongen dat geproduceerd kan worden, wat ongelimiteerde toename van de aantallen voorkomt. Er is steeds een flinke reserve aan dieren aanwezig die opengevallen territoria snel kunnen gaan bezetten, wat een te snelle afname van aantallen tegengaat. Zulke voorbeelden zijn er meer, vooral daar waar territoria een belangrijke rol spelen. Er zijn bijvoorbeeld sterke aanwijzingen dat de aantallen van de koolmees in Nederland, die in een aantal opzichten verschilt van die in Engeland, mede worden bepaald door een beperkte aanwezigheid van territoria (Kluyver, persoonlijke mededeling). Het wegtrekken van voornamelijk jonge dieren, die geen territorium hebben kunnen bemachtigen, is hier van groter belang dan de sterfte aan jongen. Andrewartha en Birch (1954) geven nog meer voor-

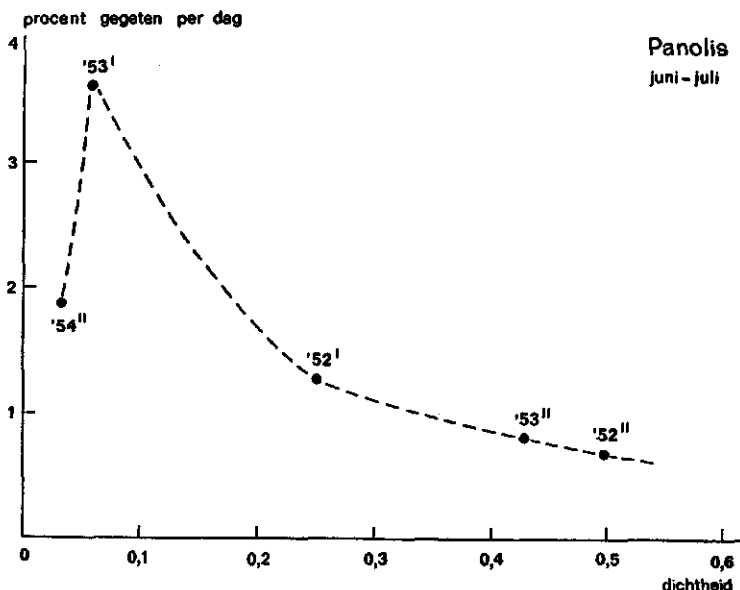
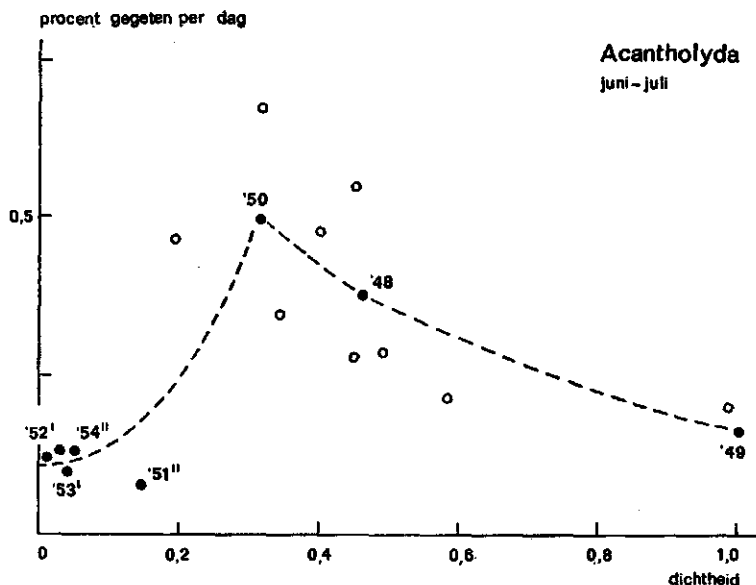


Fig. 7 Het verband tussen de dichtheid van de dennenuil (*Panolis*) en van een bladwesp (*Acantholyda*) en het percentage dat van elk van deze soorten per dag gegeten wordt door de koolmees. Dit percentage is het hoogst bij matige dichtheid (naar ongepubliceerde figuur van L. Tinbergen).

beelden. Het ziet er dus naar uit, dat deze hypothese opgaat voor een aantal natuurlijke populaties.

Men kan deze voorbeelden hanteren als speciale gevallen van de regulatie-hypothese. Immers, omdat het aantal broedende paren het aantal aanwezige nestholten niet te boven kan gaan, neemt het percentage van de volwassen dieren dat aan de voortplanting deelneemt af met een toenemend aantal vogels en daarmee het aantal geproduceerde jongen per volwassene. Zo geformuleerd is de voortplanting dus dichtheidsafhankelijk. Het is echter twijfelachtig, of een dergelijke formulering veel bijdraagt tot een beter inzicht in de situatie. Eenvoudiger, en de situatie beter weergevend, kan men stellen dat door het beperkt voorhanden zijn van nestholten het aantal aan de voortplanting deelnemende vogels en daarmee de jongenproduktie aan banden wordt gelegd en min of meer constant wordt gehouden. Hierom, en omdat men deze voorbeelden, indien men ze wenst te brengen onder de hypothese van de dichtheidsafhankelijke regulatie, daarbinnen toch een speciale categorie uitmaken, verdient het aanbeveling, hun speciale status te erkennen door ze een aparte naam te geven en ze onder de hypothese van de beperkende factoren te rangschikken. Aan welke formulering men de voorkeur geeft is van ondergeschikt belang. Het is echter duidelijk, dat voor de hypo-



these van de beperkende factoren of, zo men wil, voor dit speciale geval binnen de regulatiehypothese, steun wordt gevonden in de natuur terwijl de regulatiehypothese *sensu stricto* deze steun (nog) niet heeft.

Echte dichtheidsafhankelijke effecten kunnen hier wellicht mede een rol spelen. Men kan zich goed voorstellen dat er bij een grote overmaat aan volwassen dieren voortdurend gevechten zullen zijn om het bezit van de territoria en dat daardoor de produktie aan nakomelingschap per broedend paar minder kan zijn dan indien er weinig volwassenen waren, maar ook dan blijft het beperkte aantal nestholten van primair belang.

Het fluctuerend milieu De hypothese die Andrewartha en Birch voor veel gevallen van groot belang achten is die van het fluctuerend milieu. In gunstige jaren neemt het aantal individuen in een populatie toe, in ongunstige jaren neemt het af en de aantalsschommelingen worden in toom gehouden doordat er meestal geen lange series van opeenvolgende gunstige of ongunstige jaren zijn. In hun boek (1954) geven zij diverse voorbeelden van correlaties tussen aantalsschommelingen en milieu-factoren, speciaal het weer, zoals in het geval van de sprinkhaan *Austroicetes cruciata* in Zuid Australië.

Bij de koolmees hebben we gezien, dat in Engeland de sterfte van jonge dieren van doorslaggevend belang was. Deze hangt direct samen met de conditie van de jongen bij het uitvliegen uit het nest en die wordt op zijn beurt bepaald door de voedselsituatie in het nest. De hoeveelheid voedsel wordt maar zeer ten dele beïnvloed door de mezen. Is er in een jaar om de een of andere reden veel voedsel, dan is er weinig sterfte onder de jongen en de aantallen mezen nemen toe. Is er weinig voedsel, dan nemen de aantallen af. Dit past volledig in de hypothese van het fluctuerend milieu. Welke factoren dan weer de voedselvoorraad bepalen is een volgend probleem.

Bij de sparrerups *Choristoneura* (Morris, 1963) was tijdens een plaag de sterfte aan grote larven doorslaggevend. Plagen treden echter maar af en toe op en meestal schijnen de aantallen om een vrij laag niveau te schommelen. Morris vond dat het begin van een plaag, dus een sterk toenemende dichtheid, samen viel met een opeenvolgende serie van bijzonder warme, zonnige, droge zomers. Het einde van de plaag, dus een sterk afnemende dichtheid, viel samen met een serie ongewoon natte en koude zomers. Ook dat past in het beeld van de hypothese van het fluctuerend milieu. Het ziet er dus naar uit, dat deze hypothese zeker recht van bestaan heeft en in overeenstemming is met vele bekende feiten.

Fluctuerende populatiesamenstelling Het is moeilijk in te zien, hoe min of meer regelmatige aantalsschommelingen waarbij de aantallen eerst over een aantal jaren toenemen en dan over weer een periode van één tot enkele jaren afnemen, zouden kunnen worden veroorzaakt door een fluctuerende milieufactor. Zo'n factor zou dan ook een min of meer regelmatige cyclus moeten doormaken met een afwisseling van een aantal opeenvolgende gunstige jaren en enkele opeenvolgende ongunstige jaren. Gezien de vorm van de aantalsfluctuaties zou er in feite steeds een serie jaren moeten zijn waarin de gunstigheid van de omstandigheden afneemt van vrij goed tot vrij slecht, dan een vrij snelle overgang naar vrij goed en dan weer een geleidelijke afname van de gunstigheid. Het is nauwelijks aan te nemen dat milieufactoren bestaan met zo'n cyclus, zodat fluctuerende milieufactoren voor deze fluctuaties nauwelijks verantwoordelijk kunnen zijn. Bovendien vond Chitty (1960) dat in Wales soms vrij dicht bij elkaar levende veldmuisspopulaties niet in fase waren, d.w.z. dat hun aantalsschommelingen niet gelijktijdig verliepen. Voor zover hij kon nagaan waren de milieuvverschillen tussen deze populaties klein, zeker ten opzichte van de milieuvverschillen die optraden tussen de diverse populaties binnen het grote gebied waar de fluctuaties wel synchroon verliepen. Dit pleit ook niet voor een fluctuerende milieufactor als voornaamste oorzaak. In de natuur heeft men echter altijd te maken met een groot aantal fluctuerende milieufactoren en in een model dat hiervoor is ontwikkeld door Den Boer en Reddingius (persoonlijke mededeling) bleek dat er een neiging is tot het optreden van enigszins 'regelmatige' aantalsschommelingen als een groot aantal onafhankelijk fluctuerende milieufactoren tegelijk een rol speelt. Het is dus niet ondenkbaar, dat althans een deel van de regelmatige schommelingen in de natuur door het fluctuerende milieu wordt veroorzaakt, maar het zoeken naar andere verklaringsmogelijkheden lijkt vooralsnog gewenst.

Ook de hypothese van de beperkende factoren lijkt niet goed bruikbaar zijn als verklaringsmogelijkheid. Theoretisch zou de dichtheidsafhankelijke regulatiehypothese beter bij deze gegevens passen. De gevallen echter die goed zijn bekeken, zoals de dennespanner en de veldmuizen (Chitty) geven allerm minst steun aan deze hypothese. Er zal voor deze gevallen dus naar een andere verklaring gezocht moeten worden. Chitty stelde daarom de hypothese op van de fluctuerende genetische samenstelling van een populatie. Bij een hoge dichtheid treedt een natuurlijke selectie op ten gunste van individuen die de eigen soortgenoten beter kunnen weerstaan, maar slechter uitgerust zijn tegen andere milieu-

invloeden, en zodoende verandert de genetische samenstelling van de populatie. Zodra één van die andere milieufactoren ongunstig wordt lopen de aantallen terug. De bij lage dichtheden optredende selectie ten gunste van individuen die beter uitgerust zijn tegen deze andere invloeden doet de aantallen weer toenemen. Zo'n mechanisme werkt ook als het niet de eigen dichtheid, maar een andere milieufactor is, die bij hoge dichtheden de selectie anders doet verlopen dan bij lage.

Chitty geeft een aantal manieren aan waarop deze hypothese getoetst zou kunnen worden, maar aan het toetsen zelf is men nog nauwelijks toegekomen zodat nog nauwelijks gegevens beschikbaar zijn die voor of tegen deze hypothese pleiten. De toenemende sterfte van jonge dieren bij muizen en sneeuwschoenhazen bij een verouderende plaag (Chitty, 1964) (fig. 8) pleit er vóór.

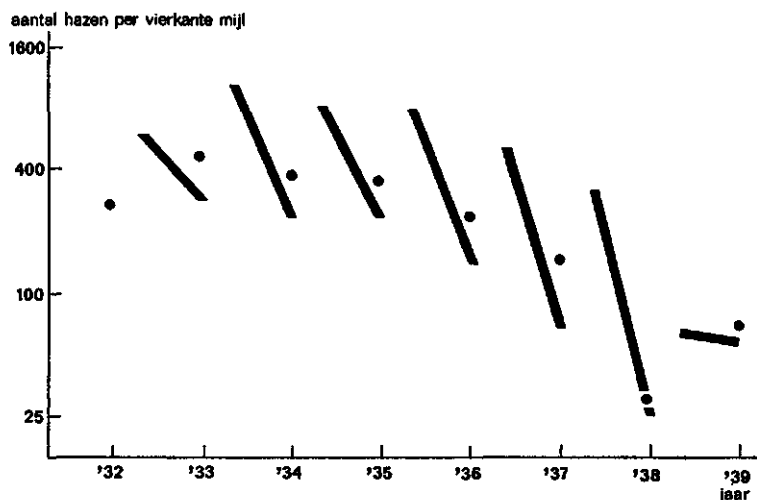


Fig. 8 De populatiedichtheid van sneeuwschoenhazen van 1932-1939. De stippen betreffen de dichtheid van volwassenen in februari, de lijnen geven de overleving van de jongen die elke zomer werden geboren (naar Chitty, 1964).

Bij de vlinder *Malacosoma pluviale* zijn de verschijnselen met de hypothese van de fluctuerende genetische samenstelling volledig in overeenstemming. De rupsen van deze vlinder leven in groepen in nesten van spinseldraden, welke zij alleen tijdelijk verlaten als ze voedsel zoeken. Er is een aantal typen te onderscheiden die verschillen in activiteit (Welling-

ton, 1960). De meest actieve rupsen verspreiden zich snel en vinden zo gemakkelijk hun voedsel, de meest trage rupsen verplaatsen zich nauwelijks en verhongeren te midden van een overvloed van voedsel. Tussenvormen kunnen zich actief verplaatsen mits er spinseldraden voorhanden zijn, gemaakt door de meer actieve dieren in de populatie. Een kolonie van uitsluitend actieve dieren valt ten prooi aan ongunstige weersinvloeden of aan roofvijanden, omdat zij zoveel rondwandelen dat er van het spinnen van een behoorlijk nest niets terecht komt. De kolonies met een redelijk percentage actieve dieren gemengd met de nodige tussenvormen hebben de grootste overlevingskansen. Dit verschil tussen de individuen is niet erfelijk in de klassieke zin, maar de eigenschap wordt wel overgedragen aan de nakomelingen en gedraagt zich in feite als een erfelijke eigenschap. De eerste eieren die door een vlinder worden gelegd bevatten namelijk meer dooier dan de latere eieren en naarmate er meer dooier in het ei is, is de jonge rups actiever. De mate van activiteit die de rups dan vertoont, behoudt hij zijn gehele leven. Ook al kweekt men de dieren op temidden van een overmaat aan voedsel, de meer trage dieren eten minder en de eieren die een traag dier als volwassene legt bevatten minder dooier, waardoor zijn nakomelingen weer een geringer percentage actieve dieren bevatten, enz. (Wellington, 1965). In een populatie die begint in aantal toe te nemen vindt men een hoog percentage actieve kolonies, d.w.z. kolonies met een voldoende groot aantal actieve individuen. Naarmate een populatie veroudert, neemt het percentage niet-actieve kolonies toe omdat de actieve vlinders wegvliegen met als gevolg een teruglopen van de aantallen in de populatie tot een zeer laag niveau of misschien wel tot nul. Van elders aanvliegende vlinders, wat steeds actieve dieren zijn, doen weer actieve kolonies ontstaan en de cyclus herhaalt zich.

Meer aanwijzingen op dit punt zijn er eigenlijk nauwelijks. Verder onderzoek zal moeten uitmaken of de hypothese van Chitty al dan niet juist is. Het zou bijvoorbeeld de moeite waard zijn om na te gaan, of de extra grote sterfte aan jongen bij de dennespanner, die de aantallen sterk doet teruglopen, misschien mede wordt veroorzaakt door natuurlijke selectie ten gunste van het weerstaan van de invloeden van soortgenoten. Daardoor zouden ze in andere opzichten zo kunnen zijn verzwakt, dat ze in het jaar waarin de aantallen teruglopen ten prooi vallen aan invloeden van het weer of anderszins, waar ze in andere jaren nauwelijks last van gehad zouden hebben. Het zou interessant zijn om na te gaan, of de ongunstige weersomstandigheden die de plaag van *Choristoneura*

beëindigden, misschien geen effect gehad zouden hebben als er niet een aantal generaties geselecteerd op het weerstaan van soortgenoten en van voedselgebrek aan waren voorafgegaan. Van belang is hierbij de waarneming van Watt (in Morris, 1963, p. 62), dat de sterfte van grote rupsen van *Choristoneura* duidelijk verminderd was in het jaar nadat de omstandigheden in het een of ander opzicht ongunstig waren geweest, wat zou kunnen wijzen op optredende natuurlijke selectie. Interessant zou ook zijn om na te gaan of in meer onregelmatig fluctuerende populaties, zoals die van de koolmees, genetische effecten mede een rol spelen.

Samenvatting en commentaar

De conclusies van de vorige paragraaf kort samenvattend kan gesteld worden, dat men er rekening mee dient te houden dat genetische veranderingen in een populatie van invloed kunnen zijn op de aantalschommelingen, dat in vele gevallen fluctuerende milieufactoren een belangrijke rol spelen en dat soms aan de aantalsschommelingen beperkingen worden opgelegd doordat de een of andere milieufactor beperkend gaat werken. Dichtheidsafhankelijke effecten treden in de natuur op, maar niets wijst er nog op dat zij van groot belang zijn voor de aantalsschommelingen.

De laatste conclusie vooral geeft aanleiding tot enige opmerkingen.

Er doet zich de op het eerste gezicht wat vreemde situatie voor, dat juist die hypothese waarvoor nog vrijwel geen bewijzen bestaan, namelijk die van de dichtheidsafhankelijke regulatie, zoveel overtuigende aanhangers had en heeft. Het is echter niet zo vreemd als het op het eerste gezicht lijkt, dat ook onderzoekers wier eigen resultaten niet ten gunste van deze hypothese pleiten (Lack, 1966) toch van de juistheid ervan overtuigd blijven.

Deze overtuiging berust namelijk in de eerste plaats op het feit, dat de regulatiehypothese een goed te begrijpen mechanisme omschrijft dat vele verschijnselen theoretisch gemakkelijk kan verklaren. Tot deze verschijnselen behoort in de eerste plaats het feit, dat vele natuurlijke populaties door de mens geëxploiteerd kunnen worden zonder dat de populatie uitsterft, zolang die exploitatie tenminste verstandig geschiedt. Verder dat verschillende populaties van dezelfde soort verschillende dichtheidsniveaus kunnen hebben (fig. 1). En tenslotte de waarneming, dat ook twee nauw verwante soorten in hetzelfde milieu verschillende dichtheidsniveaus kunnen vertonen. Omdat er echter tot nu toe geen

overtuigende gegevens zijn dat de regulatiehypothese in de natuur inderdaad werkt, ziet het er naar uit, dat deze theoretische verklaringen die berusten op deze hypothese ook zeer sceptisch dienen te worden bekeken en dat naar andere verklaringen moet worden uitgezien. De ruimte hier laat niet toe, verder op zulke andere verklaringsmogelijkheden in te gaan en er moet dus volstaan worden met op te merken, dat die wel degelijk zijn te vinden.

In de tweede plaats berust de overtuiging dat de regulatiehypothese juist is op de stelling dat populaties, waarvan de aantallen niet worden gereguleerd door dichtheidsafhankelijke factoren, maar een speelbal zouden zijn van het toeval, dat wil zeggen van fluctuerende milieufactoren die in hun effect niet gecorreleerd zijn met de dichtheid, met wiskundige zekerheid gedoemd zijn op den duur uit te sterven (vgl. Klomp, 1962).

Deze stelling is juist. Het aantal dieren in zo'n populatie zal inderdaad met zekerheid vroeg of laat 'toevallig' een zodanig lage waarde bereiken dat geslachtspartners elkaar niet goed meer kunnen vinden en de populatie uitsterft. Maar, dank zij het werk van Reddingius (persoonlijke mededeling) is het bekend, dat het niet zonder meer geoorloofd is hieruit de conclusie te trekken dat 'dus' dichtheidsafhankelijke regulatie in de nu bestaande populaties altijd moet optreden, omdat alle populaties waar dit niet het geval is allang zullen zijn uitgestorven. In de eerste plaats kan het vele generaties duren, voordat een door het toeval in aantal schommelende populatie in feite uitsterft. In de tweede plaats moet men de stelling in dit verband wat algemener formuleren. Het is namelijk zo, dat alle populaties waarin toevalsfactoren een rol spelen, en dat zijn alle natuurlijke populaties, met wiskundige zekerheid gedoemd zijn op den duur uit te sterven, of er van dichtheidsafhankelijke regulatie sprake is of niet. De verwachte levensduur van een populatie zal toenemen naarmate er meer onafhankelijke toevallig fluctuerende milieufactoren een rol spelen (Den Boer, persoonlijke mededeling) en naarmate er meer van dichtheidsafhankelijke effecten sprake is. Maar de uitsterfkans wordt nooit nul! We beschikken niet over gegevens betreffende de levensduur van populaties in de natuur die ons in staat stellen de hypothese te toetsen, dat populaties in het algemeen minder snel uitsterven dan men zou verwachten als ze een speelbal van het toeval waren. Bovendien is het geen eenvoudige zaak, een dergelijke verwachting voor de uitsterfkans op te stellen. Migratie van individuen tussen populaties compliceert de zaak aanzienlijk. Het is dus op dit moment onmogelijk hierover een uitspraak

te doen en het is dan ook niet gerechtigd te concluderen, dat dichtheidsafhankelijke factoren wel een rol, of geen rol spelen.

Als er één zaak duidelijk is geworden dan is dat wel, dat er een groot gebrek aan gegevens bestaat. Meer, veel meer onderzoek zal nodig zijn wil de vraag 'hoe worden de aantallen individuen van natuurlijke populaties bepaald' definitief te beantwoorden zijn. Elke poging tot een conclusie hierover kan op dit moment niet anders dan zeer voorlopig en speculatief zijn. Het ziet er echter naar uit, dat de nu bekende gegevens als volgt kunnen worden samengevat:

De aantallen individuen in natuurlijke populaties van dieren fluctueren ten gevolge van variatie in het milieu. Onder gunstige omstandigheden nemen de aantallen toe, onder ongunstige omstandigheden nemen ze af. De grootte van deze aantalsfluctuaties hangt in de eerste plaats af van de voortplantingscapaciteit van de betrokken diersoort. Afgezien daarvan echter zijn de fluctuaties des te kleiner naarmate er meer onderling onafhankelijke milieufactoren op de populatie inwerken en naarmate er sterkere dichtheidsafhankelijke effecten zijn. Bepaalde genetische veranderingen in de populatie die samenhangen met de dichtheid kunnen de fluctuaties sterk beïnvloeden en beperkende factoren in het milieu kunnen de aantalsschommelingen verkleinen. Of, en zo ja in welke mate, de aantalsfluctuaties van een bepaalde populatie aan banden worden gelegd, en op welke wijze dit gebeurt, hangt af van de aard van de betrokken dieren en van de aard en de mate van variatie van het milieu waarin de populatie leeft.

Er is dus alle reden om de verschillende hypothesen over aantalsbepaling bij dieren te zien als slechts verschillende aspecten van eenzelfde zaak. Het is hoog tijd, een eind te maken aan de vaak felle debatten over het voor en tegen van deze of gene hypothese.

Experimenten en modellen in de populatie-dynamiek

PROF. DR. H. KLOMP

Het zal na de bijdrage van Wolda tot dit symposium duidelijk zijn, dat de analyse van de processen, welke de aantallen dieren in veldpopulaties bepalen, een even moeilijke als moeizame arbeid is. Moeilijk, door de veelheid en gevarieerdheid van de factoren die op natuurlijke populaties inwerken en door de gecompliceerdheid van de interacties tussen deze factoren onderling. Moeizaam, omdat het noodzakelijk is het effect van de factoren op voortplanting en sterfte te meten bij verschillende dichtheden van het studieobject. Het tijdrovende oecologisch routine-onderzoek dient derhalve over een groot aantal generaties of jaren te worden voortgezet.

Deze omstandigheden hebben er toe geleid, dat reeds ruim veertig jaren geleden is getracht inzicht te krijgen in deze processen door experimentele populaties onder minder variabele omstandigheden te bestuderen. Andere onderzoekers abstraheerden de problemen nog meer door het formuleren van mathematische modellen, die de bevolkingsbewegingen zo goed mogelijk beschrijven of de interacties imiteren.

De groei van populaties

Het principe van de hierboven geschetste werkwijze kan worden uiteengezet aan de hand van eenvoudige proeven over de groei van een populatie die optreedt wanneer enkele exemplaren van een organisme in een gunstig medium worden geënt. Zo bestudeerde Gause (1934) de toename in volume van een populatie van gistcellen in een oplossing van saccharose in kleine erlenmeiers bij een constante temperatuur van 28°C. Hij vond in het begin een snelle, bijna geometrische toename van het aantal gistcellen. Bij de hogere celdichtheden werd deze toename echter geleidelijk minder en tenslotte schommelde de celdichtheid met het voortschrijden van de tijd om een bepaald niveau (fig. 1A). Overeenkomstige resultaten verkreeg hij in een cultuur van het microscopisch kleine or-

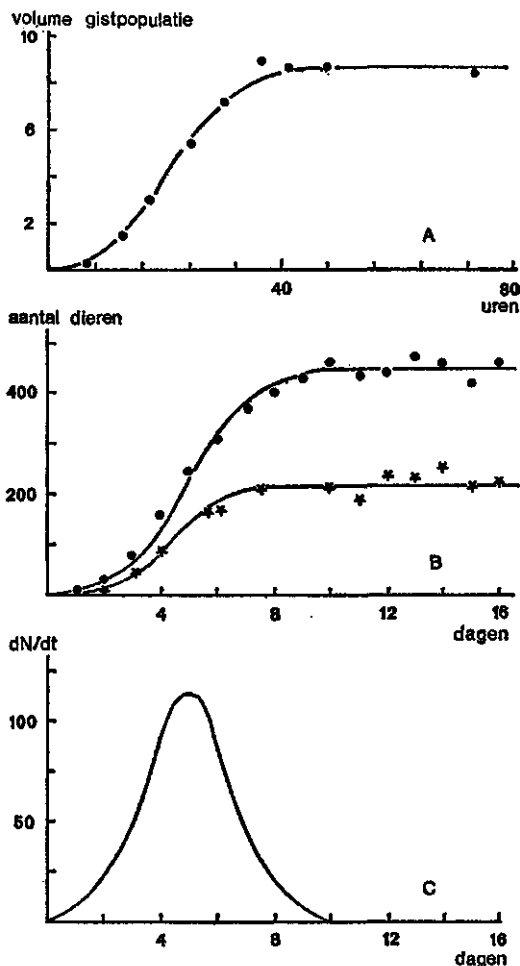


Fig. 1 A: De volume-vermeerdering van een populatie van gistcellen na enting van enkele cellen in een voedingsmedium. B: De aantalsvermeerdering van pantofoeldiertjes in bacterie-culturen met verschillende, door regelmatig herhaalde entingen op 'constant' niveau gehouden hoeveelheden voedsel (bacteriën) C: De groeisnelheid van de populatie afgebeeld door de bovenste lijn in B. De functies van de logistische curven in A en B zijn berekend naar de experimenteel verkregen gegevens. A naar Gause (1934) en B naar Andrewartha en Birch (1954).

ganisme *Paramecium aurelia*, het pantoffeldiertje. Hij toonde voorts aan dat het niveau, waar de populatie heen groeit, afhankelijk is van de concentratie van het voedsel, in dit geval een dagelijks toegediende constante hoeveelheid van een bepaalde bacteriesoort (fig. 1B).

Onder zulke vereenvoudigde proefomstandigheden verloopt de groei van een populatie blijkbaar volgens een S-vormig gebogen lijn. Dit betekent, dat de groeisnelheid eerst geleidelijk toeneemt, bij intermediaire dichtheid een maximum bereikt en daarna geleidelijk afneemt tot nul (fig. 1c). Dit verloop van de groeisnelheid is door Pearl (1925, 1927) in een mathematische formule weergegeven als een differentiaalquotiënt:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{\beta N(K-N)^*}{K}$$

waarin β een evenredigheidsconstante voorstelt, N de grootte van de populatie en K het maximum aantal dieren in de cultuur, d.i. het aantal op het niveau waar de populatie naar toe groeit.

Dat deze formule inderdaad aan de boven beschreven voorwaarden voor de groeisnelheid voldoet, blijkt als volgt. Het deel $dN/dt = \beta N$ zegt namelijk, dat de snelheid waarmee de populatie groeit rechtevenredig is met het aantal organismen (N) dat al aanwezig is. Dit zou tot een geometrische toename van het aantal leiden. In de cultuur is dit echter niet het geval: daarin treedt een remming op, die groter is naarmate N toeneemt. Deze remming is in de formule ingevoerd door de factor $(K - N)/K$, die aangeeft de fractie van het maximale aantal plaatsen K dat nog niet door organismen is ingenomen. Deze fractie wordt geleidelijk kleiner met de toename van N en is gelijk nul wanneer N het maximum K heeft bereikt. Op dat moment is de groeisnelheid dN/dt dus ook nul geworden.

De bovenstaande formule voor de groeisnelheid is een differentiaalquotiënt, waaruit door integratie de zogenaamde logistische groeikromme kan worden afgeleid. De vergelijking daarvoor luidt:

$$N_t = \frac{K}{1 + e^{\alpha - \beta t}}$$

waarin α een integratie-constante en t de tijd en N_t het aantal individuen op het tijdstip t voorstellen. Het is gemakkelijk in te zien, dat bij toename

* Deze formule is, afgezien van de gebruikte symbolen, identiek met die vermeld door Zadoks in de appendix van zijn bijdrage onder [5.1].

van t het aantal dieren (N) tot K nadert. Om het mathematisch model te vinden, dat het best bij de experimenteel verkregen gegevens past, moeten α , β en K uit deze gegevens worden afgeleid. Dit is een mathematische procedure, die hier niet nader zal worden besproken.

Pearl en Gause (1934) hebben aangetoond, dat het model niet alleen de groei van snel delende gistcellen en protozoën goed beschrijft, maar dat het eveneens de populatiegroei van dieren met een gecompliceerde levenscyclus, zoals bananevliegen en meeltorren zeer bevredigend weer geeft. Het is juist dit laatste, wat ernstige bezwaren tegen het model heeft doen rijzen. Zo houdt de mathematische formulering onder meer in, dat de remming van de groei bij toevoeging van een individu aan de populatie zonder uitstel optreedt. Dit is bij eencellige organismen misschien bij benadering het geval, maar bij hogere dieren zal het enige tijd duren voordat de invloed van de hogere dichtheid tot uiting komt in een daling van de groeisnelheid.

Het blijkt derhalve, dat het model een bevredigende beschrijving geeft van het waargenomen verschijnsel, hoewel de grondleggende causale mechanismen er niet in opgenomen zijn. Met andere woorden, het model is niet verklarend en kan ons dus ook niet verder brengen met de causale analyse van de bevolkingsgroei van de hogere dieren. De goede beschrijving, die het model geeft, kan zelfs in hoge mate misleidend zijn.

De fluctuatie en regulatie van populaties

Het boven beschreven bezwaar tegen de bruikbaarheid van het model geldt in nog sterkere mate bij de studie van de dynamiek van veldpopulaties. Deze verkeren immers slechts bij uitzondering in de groeifase, en ze fluctueren in langzaam veranderende milieus om een vrijwel constante gemiddelde waarde. Met andere woorden, zulke populaties schommelen om de waarde K uit het logistische groeimodel. Bij het onderzoek van deze fluctuaties gaat het vooral om hun aard en om de regulatie van de aantallen op en om het maximum niveau; de logistische formulering kan hierbij geen hulp bieden.

Reeds in het begin van deze eeuw heeft men gedacht aan de mogelijkheid, dat bij de bevolkingsbewegingen om zo'n niveau roofvijanden, en in het bijzonder bij insecten de parasieten, een belangrijke rol zouden kunnen spelen. Deze opvatting vond onder meer steun in enkele gevallen van plagen in de fruitteelt waarbij een biologische bestrijding met succes werd toegepast. Zo slaagde men er in om een schildluis, die

schadelijk optrad in de citruscultuur van Californië, door introductie van een lieveheersbeestje tot een laag niveau te reduceren.

Toch bleek het moeilijk om in veldpopulaties de rol van zulke vijanden, zgn. predatoren, kwantitatief vast te leggen. Dit heeft er toe geleid, dat de theoretische beschouwingen over de invloed van vijanden op de prooi-populaties het veldwerk ver vooruit zijn.

De wisselwerking tussen roofdieren en hun prooi

Een van de eersten, die trachtte een kwantitatief inzicht te verkrijgen in de wisselwerking tussen prooi en predator, was Volterra (1931). Deze wiskundige formuleerde, daartoe gestimuleerd door de bioloog d'Ancona, een model waarmee zo'n oecologisch systeem werd nagebootst. In het volgende is getracht ook de principes van dit model kort weer te geven. Het is uiteraard gecompliceerder dan het logistische model, omdat het uitgaat van de aanwezigheid van twee populaties, namelijk de prooi en de roofvijand, waarvan de aantallen worden aangeduid met N_p en N_r . Volterra veronderstelde nu, dat de groeisnelheid van de prooibevolking, wederom weergegeven als een differentiaalquotiënt, rechtevenredig is met het aantal:

$$dN_p/dt = \alpha N_p$$

d.w.z. dat de prooi zonder vijanden geometrisch in aantal toeneemt. De rem op deze groei, die in het logistische model werd ingevoerd door de tijdens de groei afnemende faktor $(K - N)/K$, wordt nu gevormd door de roofvijanden, die bij voortgaande vermeerdering van de prooi hiervan een toenemend deel wegvangen, waardoor de groeisnelheid afneemt. Deze afname stelde Volterra rechtevenredig met het aantal predatoren N_r , zodat de groeisnelheid bij aanwezigheid van roofvijanden wordt:

$$dN_p/dt = (\alpha - \gamma N_r) N_p \quad (1)$$

Voorts ging Volterra er terecht van uit, dat het aantal vijandelijke individuen bij afwezigheid van de prooi zou afnemen, zodat hij stelde:

$$dN_r/dt = -\beta N_r$$

Zijn er in het systeem echter prooidieren aanwezig, dan zal deze afname worden geremd. Wederom stelde Volterra, dat dit zou gebeuren in een mate rechtevenredig met het aantal prooidieren. Zodoende kan de groeisnelheid van de predator worden weergegeven als :

$$dN_r/dt = (-\beta + \delta N_p) N_r \quad (2)$$

Om nu verder in te zien waartoe deze formuleringen leiden, kan de volgende redenering gevolgd worden. Het systeem verkeert in evenwicht,

wanneer beide groeisnelheden gelijk zijn aan nul. Uit de formules (1) en (2) is eenvoudig af te leiden, dat dit het geval is wanneer $\alpha - \gamma N_r = 0$ en $-\beta + \delta N_p = 0$, of wanneer

$$N_r = \alpha/\gamma \text{ en } N_p = \beta/\delta \quad (3)$$

Dit is af te beelden in een grafiek, waarin op de assen de aantallen van

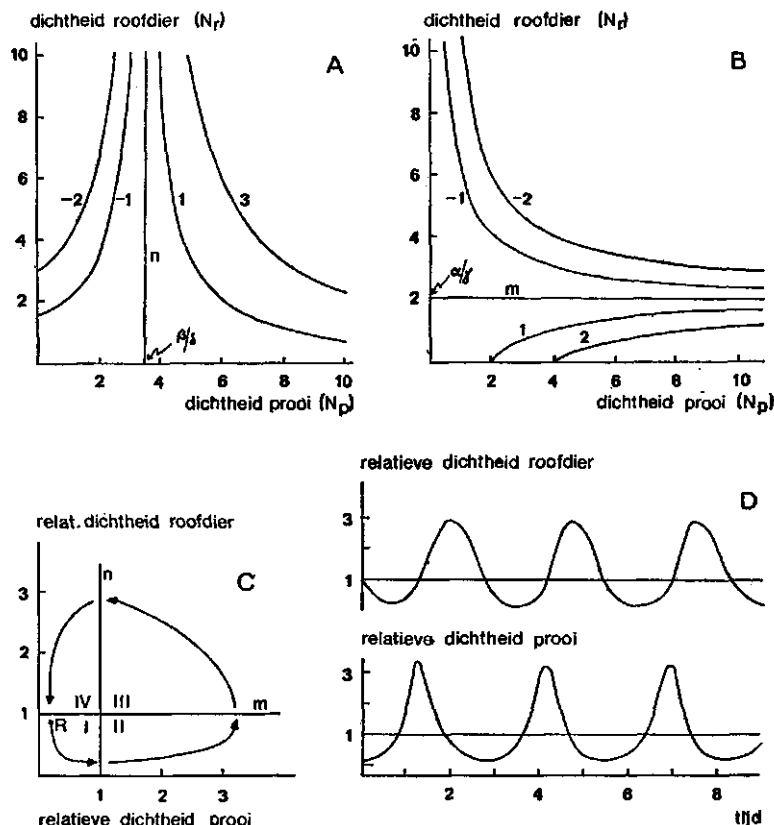


Fig. 2 Het prooi-roofdier model van Volterra. A: De groeisnelheid van het roofdier. B: de groeisnelheid van de prooi, voor verschillende aantalsverhoudingen van de prooi en het roofdier. De getallen bij de curven geven de groeisnelheid weer. C: Veranderingen in de dichtheid (ten opzichte van de evenwichtsdichtheid) van prooi en roofdier bij verschillende aantalsverhoudingen der dieren. D: Veranderingen in de relatieve dichtheid van prooi en roofdier in de loop van de tijd. Zie de tekst. $\alpha = 0,5$, $\beta = 0,7$, $\gamma = 0,25$ en $\delta = 0,20$.

beide diersoorten zijn uitgezet (fig. 2). Let men daarbij voorlopig alleen op de aantalsveranderingen van de roofvijand bij verschillende waarden van de prooidichtheid (fig. 2A) en is de laatste (N_p) gelijk aan β/δ , dan is $dN_r/dt = (-\beta + \delta N_p)N_r = 0$. Bij alle aantalsverhoudingen van prooi en vijand gelegen op lijn n verandert de dichtheid van de vijand dus niet.

Bij andere aantalsverhoudingen van de twee diersoorten verandert de dichtheid van de predator wel. Het zal na het bovenstaande duidelijk zijn, dat de predator in aantal toeneemt, wanneer de dichtheid van de prooi groter is dan β/δ en afneemt voor dichtheidswaarden van de prooi kleiner dan β/δ . Immers, dan is dN_r/dt respectievelijk groter en kleiner dan nul.

Hoe verloopt nu de lijn, die de aantalsverhoudingen weergeeft waarvoor bijvoorbeeld $dN_r/dt = p$? Om deze vraag te beantwoorden kan men stellen dat (zie formule 2):

$$dN_r/dt = (-\beta + \delta N_p) N_r = p$$

of $N_r = p/(-\beta + \delta N_p)$

waarin N_r als functie van N_p gegeven is. De afbeelding van deze functie is een hyperbool. In fig. 2A zijn hiervan enkele voorbeelden gegeven voor waarden van $p > 0$ en $p < 0$.

Wordt de aantalsverhouding van beide soorten op een bepaald moment weergegeven door het punt P, dan zal de predator in aantal toenemen. Tegelijkertijd verandert ook het aantal van de prooi. Het blijkt in fig. 2A niet, of dit een toename of een afname zal zijn. Om dit nader vast te stellen moet men letten op de aantalsveranderingen van de prooi bij verschillende waarden van de predatorichtheid (fig. 2B). Deredenering is analoog. Is de predatorichtheid gelijk aan α/γ , dan verandert de prooidichtheid niet (lijn m). Voor waarden groter dan α/γ neemt de prooidichtheid af en bij dichtheden kleiner dan α/γ neemt de prooi in aantal toe.

Het is nu eenvoudig in te zien, dat combinatie van deze twee figuren aanleiding geeft tot het volgende (zie fig. 2C). Bij een dichtheidsverhouding van beide soorten gelegen op het snijpunt van n en m is het systeem in evenwicht en treden geen aantalswijzigingen op. Immers, dan is voldaan aan het gestelde in de formules (3). Gaat men echter uit van een willekeurige dichtheidsverhouding R in vak I, dan is de groeisnelheid van de predator negatief, die van de prooi positief. Hun aantallen veranderen volgens pijl 1 tot lijn n gesneden wordt. In vak II immers wordt ook de groeisnelheid van de predator positief en nemen beide

soorten in aantal toe, tot lijn m gesneden wordt. Daarna (in vak III) gaat de prooi in aantal afnemen, terwijl de predator zich blijft vermeerderen, om tenslotte in vak IV weer in dichtheid te dalen en terug te keren naar R. De gehele geschiedenis zal zich dan herhalen.

Zet men de dichtheid van beide soorten uit tegen de tijd, dan ontstaat het beeld van de klassieke prooi-predator oscillaties (fig. 2D).

Dit model geeft een beeld van een wederkerige regulatie: de predator houdt de aantallen van de prooi binnen de perken en de aantalssterkte van de prooi is, op zijn beurt, bepalend voor de aantallen van de rover. De regulatie komt tot stand doordat bij toenemende dichtheid van de prooi door een rover meer prooidieren worden bemachtigd. Dit is de zogenaamde functionele responsie van de predator op de toenemende prooidichtheid. Ze impliceert een daling van de intensiteit van de voedselconcurrentie tussen de roofdieren onderling, wat een hogere reproductiesnelheid en dus een vermeerdering van het aantal predatoren in de hand werkt. Dit laatste is dan de zogenaamde numerieke responsie van de predator op de toenemende prooidichtheid (Solomon, 1949).

De stijging van het aantal rovers geeft een geleidelijke toename van het percentage prooidieren dat uit de populatie wordt weggevangen. Dit gaat door totdat, als gevolg daarvan, de sterfte van de prooi zo hoog wordt, dat het aantal gaat afnemen. Dit laatste leidt weer tot een verhoging van de intensiteit van de concurrentie om voedsel tussen de roofdieren.

Het blijkt dus, dat de aantallen van de predator in feite bepaald worden door een fluctuerende intensiteit van de voedselconcurrentie. De dichtheid van de prooipopulatie wordt daarentegen beperkt door de fluctuatie van het aantal rovers en de daaraan gekoppelde fluctuatie van het predatie-percentage. Tussen de prooidieren treedt dus geen concurrentie op; het model veronderstelt, dat voedsel en ruimte voor de prooi in overmaat aanwezig zijn.

Bezwaren tegen het model van Volterra

In het model is uitgegaan van eenvoudige veronderstellingen omtrent een aantal eigenschappen van de prooi en zijn roofvijand. Deze zijn door Volterra niet op hun juistheid getoetst. Het behoeft dan ook geen verwondering te wekken, dat hiertegen allerlei bezwaren zijn geopperd. De lezer kan deze vinden bij Watt (1962). Hier zullen er slechts twee besproken worden.

Het eerste bezwaar is gelijkloidend aan dat wat tegen het logistische model werd geopperd, namelijk het ontbreken van een uitstel in de reacties van de organismen op de dichtheid. Uit de formuleringen van Volterra volgt, dat een verandering in de dichtheid van de prooi direct aanleiding geeft tot een aantalsverandering van de predator. In een natuurlijke populatie is dat niet mogelijk. Immers, om in aantal toe te nemen moet de predator eerst meer nakomelingen voortbrengen en deze doen hun invloed op de populatie pas later gelden.

Dit vertragingseffect is door Nicholson (1933) in een prooi-predator-model ingevoerd. Het blijkt eveneens aanleiding te geven tot oscillaties van de dichtheid van de betrokken soorten, maar hierbij neemt de grootte van de amplitudo van beide geleidelijk toe (fig. 3). Dit resulteert tenslotte in een zo hoge dichtheid van de rover, dat hij zijn prooi in grote delen van het woongebied uitroeit. Nicholson veronderstelt nu dat restanten van de prooipopulatie, door het ontbreken van predatoren, lokaal sterk in aantal kunnen toenemen, totdat zulke concentraties door de rovers worden gevonden en in de loop van enkele generaties weer ge-

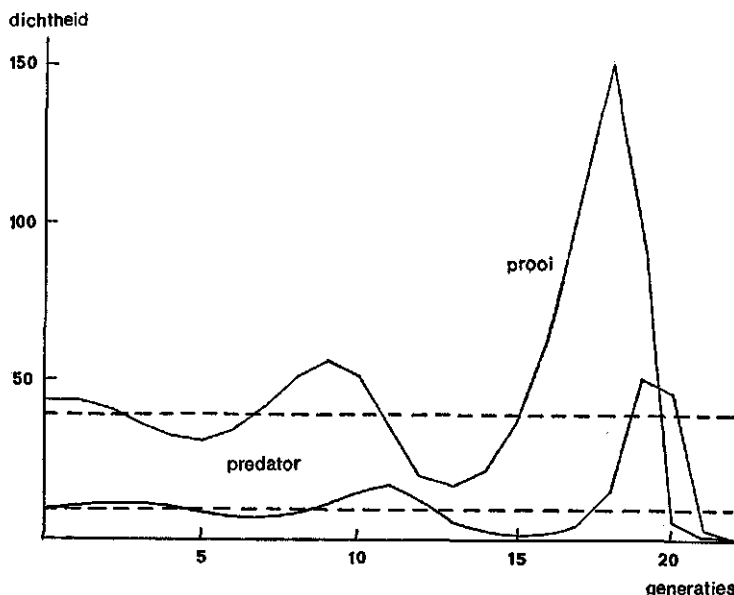


Fig. 3 Schommelingen in dichtheid van prooi en predator volgens het model van Nicholson. De toenemende amplitudo wordt veroorzaakt door een vertraging in de numerieke reactie van de predator. Zie de tekst.

heel worden uitgeroeid. Vanuit een aantal van zulke kolonies heeft echter bijtijds emigratie plaats, zodat enkele individuen elders nieuwe kolonies kunnen vestigen.

Deze op grond van theoretische beschouwingen afgeleide situatie lijkt vooral mogelijk, wanneer de prooi zich sneller kan verspreiden dan de rover. De eerste heeft dan gelegenheid om elders populaties op te bouwen voordat deze, vroeg of laat, door roofdieren worden ontdekt.

Het tweede bezwaar dat tegen het Volterra-model en tegen andere, zogenaamde deterministische modellen, naar voren is gebracht heeft betrekking op het feit, dat constante waarden worden ingevoerd voor een aantal eigenschappen van de betrokken diersoorten, die onder veldomstandigheden variabel zijn. Zo veronderstelde Nicholson in zijn hiervoor genoemde model, dat de voortplanting van de prooi in alle generaties gelijk was, terwijl het veldonderzoek de grote variabiliteit hiervan telkens weer aantoonde.

Op grond van deze overwegingen zijn door enkele theoretici zogenaamde stochastische modellen geformuleerd, waarin zulke eigenschappen variabel zijn en waarden kunnen aannemen overeenkomstig van te voren opgestelde waarschijnlijkheidsverdelingen. Zo is door Bartlett (1957) een stochastische formulering gegeven van het prooi-predator model van Volterra. De afloop van de interacties tussen de dieren ligt in zo'n model dus niet van te voren vast, maar wordt mede bepaald door de toevallige waarden die de parameters kunnen aannemen. Uitgaande van dezelfde dichtheden van prooi en rover kan de afloop dus zeer verschillend zijn.

Een voorbeeld is gegeven in fig. 4. Hierin is te zien, dat zich aanvankelijk drie oscillaties ontwikkelen waarin het 'Volterra-effect' nog duidelijk naar voren komt. Hun grilligheid en de ongelijkheid van hun vorm laat echter de invloed van het toeval zien. Na de derde oscillatie wordt het Volterra-effect echter zo sterk verstoord, dat de prooi geen duidelijke piekdichtheid meer kan bereiken. Tenslotte volgt voor de predator een reeks van dusdanig ongunstige 'omstandigheden', dat deze in enkele generaties nagenoeg uitsterft. Eerst dan kan de prooi zich weer sterk vermeerderen. In andere gevallen kan eerst de prooi – en dus daarna de predator – na een of meer oscillaties geheel of nagenoeg geheel verdwijnen.

Uit het voorgaande blijkt, dat aanpassing van het model aan meer natuurlijke omstandigheden leidt tot een beeld waarin de predator, of de prooi en de predator, regelmatig uitsterven in kleine of grote delen van het areaal. Dit verschijnsel treedt zeker niet algemeen op in veld-

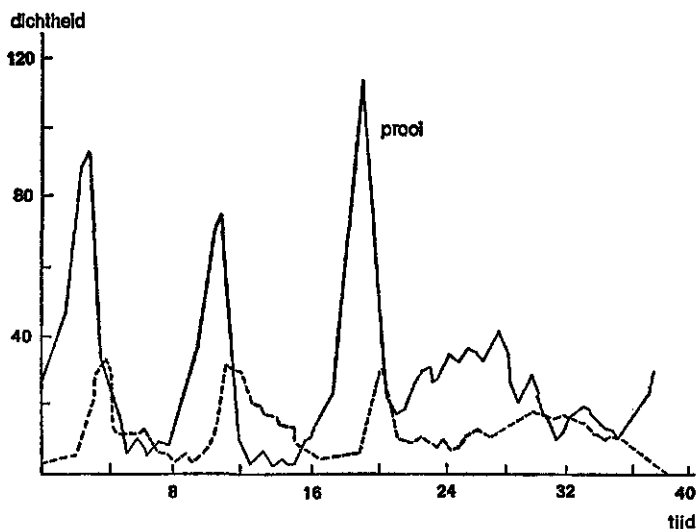


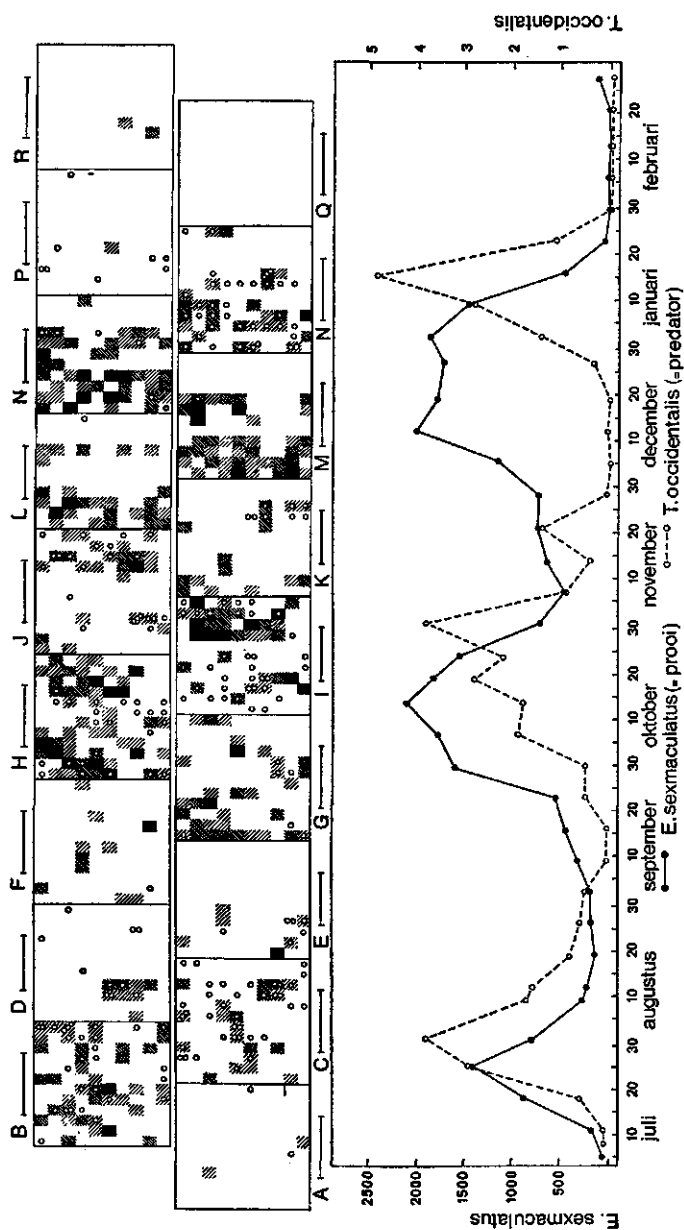
Fig. 4 Schommelingen in aantal van een prooidier en zijn predator volgens een stochastisch geformuleerd Volterra-model. Zie de tekst. Naar Bartlett 1957.

populaties. Het is daarom van belang na te gaan, wat de experimenten hierover hebben te zeggen.

Het effect van roofdieren in experimentele populaties

De eerste experimenten opgezet om het model van Volterra te toetsen werden uitgevoerd door Gause (1934). Hoewel hij werkte met zich snel delende infusoriën die, zoals eerder werd uiteengezet, zich goed lenen voor het toetsen van modellen zonder vertragingseffect, verkreeg hij geen aantalsfluctuaties zoals die door het model worden voorgeschreven: de prooi werd steeds na een aanvankelijke toename door de predator uitgeroeid. Dit kon echter gemakkelijk worden verklaard uit het feit, dat de predator een merkwaardige eigenschap bezat, die niet in het model geïncorporeerd was. Bij dalende prooidichtheid reageerde de predator namelijk niet met een afname van de delingssnelheid, maar met een sterke reductie van de celgrootte en dit laatste had geen effect op de efficiëntie waarmee de prooi werd aangevallen. De objecten bleken dus ongeschikt om het model te toetsen.

Een aantal jaren later heeft Huffaker (1958) proeven gedaan met mijten.



De prooi was een mijtesoort, die de cellen aan de oppervlakte van sinaas-appels aanprikt en van het celvocht leeft. Deze mijt werd gegeten door een roofmijt. Huffaker hield gemengde populaties van deze soorten bij constante temperatuur en vochtigheid in metalen bakken waaruit de mijten niet konden ontsnappen en waarin zich een bepaald aantal sinaas-appels bevond. De roofmijten werden toegevoegd enkele dagen na de enting van de prooi. De ontwikkeling van beide populaties werd nauwkeurig gevolgd door periodieke tellingen. Steeds bleek, dat de predator een duidelijke positieve numerieke responsie vertoonde op de vermeerdering van de prooi die in het begin van elk experiment optrad. Deze reactie was echter steeds zo fel, dat de prooi in korte tijd door het grote aantal roofdieren werd uitgeroeid. Huffaker slaagde er dus niet in om met deze eenvoudige proefopzet de zgn. Volterra-oscillaties te verkrijgen. Hij nam waar, dat de rovers zich zo snel door de proefruimte konden verspreiden, dat nieuwe en nog kleine kolonies van de prooi, op andere sinaas-appels dan waarop de dieren waren geënt, vroegtijdig werden gevonden en uitgeroeid. Hij zocht daarom aansluiting bij het model van Nicholson (p. 45) en wijzigde de proefopzet zodanig, dat de prooi zich snel kon verspreiden en de predator in zijn uitbreiding werd geremd. Het eerste werd gerealiseerd door in de proefruimte enkele paaltjes te plaatsen, van waaruit de prooien zich aan door hen gevormde draden, door een met een ventilator veroorzaakte, zwakke luchtstroom, konden verspreiden. Dit gedrag treedt ook onder natuurlijke omstandigheden op. Bij de roofmijten komt het niet voor; deze kunnen zich alleen lopend verplaatsen. Bovendien werden hun bewegingen van het ene deel van de proefruimte naar het andere geremd door het plaatsen van enkele smalle barrières, van vaseline, zodat de rovers als het ware moesten omlopen

Fig. 5 Aantalsfluctuaties als gevolg van interacties tussen een prooi, de mijt Eotetranychus sexmaculatus, en een predator, de roofmijt Typhlodromus occidentalis, in experimentele populaties bij constante temperatuur. De grafiek geeft het gemiddelde aantal dieren per sinaasappel, berekend over het gehele systeem van 120 vruchten. De vierkanten A t/m R geven de plattegrond van de proefruimte weer, waarin de 10 x 12 vruchten met rechthoekjes zijn aangeduid. Witte rechthoekjes (begrenzingslijnen niet ingetekend) = geen of zeer weinig prooidieren; licht gearceerde, zwaar gearceerde en zwarte rechthoekjes = weinig, matig en veel prooidieren per vrucht. De dichtheid van de predator is globaal aangegeven met een, twee of drie cirkels per vrucht. Elk vierkant is een gemiddelde van twee tellingen en heeft betrekking op de door de lijnstukjes A t/m R overdekte delen van de grafiek. Naar Huffaker 1958.

om andere delen van de ruimte te bereiken.

De resultaten van deze proef zijn weergegeven in fig.5. Het blijkt dat er drie oscillaties optreden zonder dat de prooi wordt uitgeroeid. Na de derde 'crash' is hij echter zo schaars (vierkant Q), dat de predator door voedselgebrek uit het systeem verdwijnt. Bij beschouwing van het bevolkingsverloop in de kleinere eenheden van het systeem, zoals een sinaasappel of een klein groepje van deze vruchten binnen een barrière, blijkt, dat hierin de prooi steeds tijdelijk wordt uitgeroeid en later door invasie van elders weer bevolkt raakt.

De resultaten van de proeven van Huffaker sluiten dus nauw aan bij het beeld dat Nicholson op grond van zijn model had gevormd. Op basis van theorie en experiment zou men dus voorlopig kunnen concluderen, dat systemen met een monofage predator slechts bestaanbaar zijn, wanneer prooi en predator aan bepaalde eisen ten aanzien van verspreidings- en voortplantingssnelheid voldoen. In dat geval zullen beide sterk discontinu verspreid in het woongebied voorkomen en nu eens hier, dan weer daar talrijk optreden.

Deze situatie is inderdaad een enkele maal in het veld aangetroffen. Zo vermeldde Cockerell (1934), dat in Nieuw Mexico een bepaalde schildluissoort slechts geïsoleerde plekken bewoonde in uitgestrekte terreinen met geschikte voedselplanten. Hij toonde aan, dat zulke concentraties vroeg of laat door roofvijanden worden gevonden en daarna snel worden uitgeroeid, maar soms pas nadat een aantal jonge larven van de luis door de wind was verspreid, die dan elders nieuwe kolonies stichtten.

Zo'n sterk discontinue verspreiding is echter eerder uitzondering dan regel. Veel diersoorten hebben in een homogeen terrein een regelmatig verspreidingspatroon. Waarschijnlijk wordt de dichtheid van zulke soorten dus niet bepaald door een eenvoudige interactie met een monofage roofvijand, maar is de wisselwerking met het milieu van een andere, meer gecompliceerde aard.

De betekenis van polyfage predatoren

Onderzoek naar de mortaliteitsoorzaken bij dieren in het veld heeft aangetoond, dat veel prooi-soorten door twee of drie, en dikwijls aanzienlijk meer soorten roofvijanden worden aangevallen. Bovendien bleek, dat monofagie bij predatoren zeldzaam is. Van veel soorten zijn zelfs vrij lange lijsten van prooi-soorten bekend. Dit hangt ten dele samen met het

feit, dat zij vaak over een veel groter deel van het jaar actief zijn dan hun prooidieren. Zo is hun menu aan het begin van het jaar anders samengesteld dan later in het seizoen. De voedselsamenstelling van de koolmees in dennenbos wijzigt zich zelfs wekelijks (Tinbergen, 1960).

Voor zulke gecompliceerde interacties geven de modellen van Volterra en Nicholson geen adequaat beeld. Dit wordt nog versterkt, wanneer de numerieke responsie van de roofdieren op dichtheidsveranderingen van de prooi in het geding wordt gebracht. Om even bij de koolmees te blijven: deze plant zich voort in mei-juni; wanneer een belangrijke prooi-soort, die in augustus-september in de prooifauna voorkomt, zoals de dennespanner, aanzienlijk talrijker is dan het jaar tevoren, kan de predator geen numerieke responsie op deze toename vertonen, althans niet in de zin van de genoemde modellen.

In deze gevallen heeft men dus niet te maken met een wederkerige regulatie van aantallen, waarvan in de voorgaande modellen sprake was (p. 44). De aantalssterkte van de prooi is hier niet direct bepalend voor de aantallen van de predator. De resultaten van onderzoeken bij mezen (Kluyver, 1951) en spitsmuizen (Croin Michielsen, 1966) wijzen er sterk op, dat de grootte van het territorium dat door de bezitters tegen soortgenoten wordt verdedigd, van veel betekenis is voor hun getalssterkte. De dichtheid van de predatoren wordt in deze gevallen bepaald door hun onderlinge interacties. Men spreekt van zelf-regulatie.

Kluyver (1966) slaagde er in om zijn eerder verkregen zienswijze een betere basis te geven door een ingreep in een koolmezen-populatie op het eiland Vlieland, waar de aantallen weinig worden beïnvloed door immigratie van elders. Hij verlaagde in enkele opeenvolgende jaren het aantal uitvliegende jongen met 60% door het wegnemen van eieren. Voorts telde hij het aantal paren dat ieder jaar in het bos tot broeden kwam en dit leidde tot het verrassende resultaat, dat de dichtheid van de broedvogelbevolking, vergeleken met de aantallen uit een viertal jaren voor de proef, niet afnam.

Daar bijna alle vogels waren geringd kon hij vaststellen, dat dit effect vooral tot stand kwam, doordat een aanmerkelijk groter percentage van de broedvogels een jaar later weer tot broeden kwam dan onder normale omstandigheden het geval was. De gemiddelde leeftijd van de broedvogelbevolking nam dan ook duidelijk toe.

Nu slapen de mezen tijdens de wintermaanden in de nestkasten. Door nachtelijke controles stelden Kluyver en zijn medewerkers vast, dat de verschuiving in de leeftijdsverhouding reeds in december zijn beslag had

gekregen. Bovendien konden zij vaststellen, dat de wintermortaliteit tijdens de proefjaren gelijk was aan die uit de jaren voor de proef. Hieruit concluderen zij, dat de regulatie van de aantallen dus optrad voor de winter, dat is voor de tijd van de grootste voedselschaarste. Dit leidde tot de opvatting, dat de regulatie hoogstwaarschijnlijk tot stand zou komen door sociale interacties tussen de dieren in de herfst en deze zienswijze werd gesteund door waarnemingen over agressief territoriaal gedrag in die periode.

Dit alles wijst er dus op, dat in zulke gecompliceerde systemen de aantalssterkte van de prooi niet direct bepalend is voor de aantallen van de predator. Wat is nu echter de invloed van de rovers op de dichtheid van de prooidieren? Holling (1959, 1965) heeft in proeven aangetoond, dat dit afhankelijk is van de functionele responsie van de predator op de prooidichtheid (p. 44). De functionele responsie in de modellen van Volterra en Nicholson wordt uitgedrukt in het aantal gevangen prooidieren per hoofd van de roverbevolking in afhankelijkheid van de dichtheid van de prooi. Volgens formule (1) van Volterra (p. 41) is het aantal door de predator-populatie gevangen prooidieren

$$y = \gamma N_r N_p$$

en dus per hoofd van de predatoren-bevolking

$$\frac{y}{N_r} = \gamma N_p$$

waaruit volgt, dat de functionele responsie wordt weergegeven door een rechte lijn. Het aantal gevangen prooidieren neemt recht evenredig met de prooidichtheid toe (fig. 6A).

Holling bestudeerde deze reactie op prooidichtheid bij een polyfage muizesoort, *Peromyscus*. In het bos eten deze muizen onder andere cocons van een bladwesp, *Neodiprion sertifer*. De muis werd in een kooi gehouden waarin deze cocons werden aangeboden in verschillende dichtheden naast overmaat hondebrood. De cocons werden begraven volgens een ruitjespatroon onder een zandlaag van 4,5 cm dikte. Na een donkere periode van 8 uur werd vervolgens vastgesteld hoeveel cocons de muis had opgegraven en opgegeten, en hoeveel hondebrood er gegeten was. De proef werd bij elke dichtheid vijfmaal herhaald en de verschillende dichtheden werden in aselechte volgorde aangeboden. Het resultaat is afgebeeld in fig. 6B. Het blijkt, dat de functionele responsie wordt weergegeven door een S-vormig gebogen lijn. Deze wijkt dus sterk af van de overeenkomstige responsie in de modellen van Volterra en Nicholson.

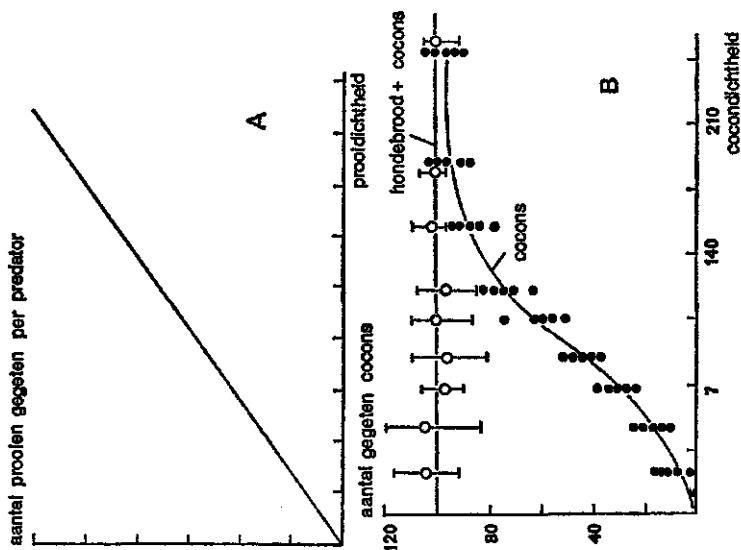


Fig. 6 A: De functionele responsie van de predator op de prooidichtheid volgens de modellen van Volterra en Nicholson. B: De functionele responsie van muizen op de cocondichtheid van een bladwesp. De totale hoeveelheid voedsel (hondebrood + cocons), uitgedrukt in cocon-eenheden, is constant. De cirkeltjes geven de gemiddelde hoeveelheid voedsel opgenomen in vijf proeven; de bijbehorende lijnstukjes geven de variatiebreedte aan. De aantallen gegeten cocons zijn met stippen weergegeven. C: Het aantal gegeten bladwespcocons op twaalf achtereenvolgende dagen. Gemiddelde van zes muizen. Zie tekst. B en C naar Holling, 1965.

In de eerste plaats is er bij de muis een afbuiging naar een maximale consumptie. Dit schrijft Holling toe aan de verzadiging van het dier. Daar zo'n verzadigingsniveau bij bijna alle predatoren zal optreden, is het ontbreken ervan in de modellen kennelijk een tekortkoming. Het is echter mogelijk, dat bij bepaalde typen van predatoren het verzadigingsniveau pas bij zeer hoge prooidichtheid wordt bereikt. In dat geval hebben de modellen dus geldigheid voor een breed traject van prooidichtheden. Dit zou in het bijzonder kunnen gelden voor parasieten van insecten, een type van predatoren, dat Nicholson vooral in zijn model betreft. Bij deze dieren wordt de functionele responsie uitgedrukt in het aantal geparasiteerde gastheren dat later door de parasitaire larven wordt gedood. Zulke parasieten hebben vaak een grote eivoorraad en het is in theorie mogelijk, dat alleen bij zeer hoge gastheerdichtheid zoveel slachtoffers door de zoekende wijfjes worden gevonden, dat de gehele eiproduktie kan worden afgezet.

In de tweede plaats dient nagegaan te worden, waardoor in het eerste deel van de curve een buiging naar boven optreedt. Blijkbaar wordt de muis in dit lage traject bij toenemende cocondichtheid gestimuleerd om er intensiever naar te zoeken. Holling meent, dat dit effect tot stand komt door een leerproces. Bij zeer lage prooidichtheid wordt de geur van de cocon zo zelden waargenomen, dat er geen associatie tot stand komt met de betekenis van de cocon als voedsel; of beter gezegd: deze associatie komt wel tot stand, maar is reeds vervaagd, voordat de muis wederom de geur waarneemt. Bij hogere prooidichtheid neemt de kans dat dit het geval is af en zo zal de predator leren om bij het waarnemen van de geur in het zand te graven, waar de beloning gereed ligt.

Het optreden van dit leerproces werd door Holling in een experiment getoetst. Hij plaatste daartoe een zestal in het laboratorium gekweekte muizen apart in kooien. Tot aan de proef werden ze uitsluitend met hondebrood gevoed. Tijdens de proefperiode van 12 opeenvolgende dagen kregen zij, naast overmaat hondebrood, een hoge dichtheid van cocons aangeboden op de reeds beschreven wijze. Dagelijks werd het aantal opgegraven prooidieren geteld. Het resultaat is weergegeven in fig. 6C. Hieruit blijkt, dat de muis reeds de eerste dag reageert op de aanwezigheid van de nieuwe prooi. Daarna neemt het aantal gevonden prooien snel toe en bereikt reeds op de vierde dag een maximum. Het leerproces verloopt bij de aangeboden prooidichtheid kennelijk snel.

Tinbergen (1960), die in het dennenbos werkte over de predatie en de voedselkeuze van koolmezen, vond bij deze dieren een overeenkomstige

functionele responsie. Hij stelde namelijk vast, dat in jaren waarin een bepaalde prooi-soort, bijvoorbeeld de rups van de dennenuil, vrij talrijk in het bos voorkomt, deze in het voedsel van de mees in een hoger aantal voorkomt dan te verwachten was op grond van de bij lage rupsedichtheid verkregen cijfers. Dit is dus een mooie bevestiging uit het veld van de in de experimenten verkregen resultaten.

Wij moeten ons nu echter gaan bezig houden met de betekenis van de S-vormige curve voor de regulatie van de prooidichtheid. Bij het lineaire verband neemt het aantal gevangen prooidieren rechtevenredig toe met de prooidichtheid. Dit betekent, dat bij een bepaalde predatordichtheid het percentage dat van de prooi-bevolking wordt weggevangen, onafhankelijk is van de dichtheid van de laatste. In het Volterra model kwam de regulatie dan ook tot stand door de numerieke responsie van de predator. Het predatie-percentage neemt dan toe door een toenemende dichtheid van de rovers.

Hierboven zagen we al, dat bij polyfage roofdieren, als vogels en muizen, de numerieke responsie in de zin der modellen ontbreekt. Hun aantal, nemen we voorlopig aan, wordt door territoriumvorming bepaald (p. 51). De S-vormige functionele responsie betekent echter, dat ook zonder aantalsvermeerdering van de predator, over het lage dichtheidstraject van de prooi, regulatie optreedt. Immers, in een jaar waarin een bepaalde prooi-soort een intermediaire dichtheid heeft, wordt van de bevolking een hoger percentage weggevangen dan in een jaar waarin de dichtheid laag is. In het eerstgenoemde jaar legt de predator zich namelijk toe op de vangst van die prooi onder invloed van het boven besproken leerproces.

Het gecombineerde effect van predatoren en parasieten

Tinbergen (1960) stelde bij zijn veldonderzoek vast, dat vele prooi-soorten van mezen ook door parasieten worden aangevallen. Dit zijn, zoals we reeds kort vermeldde, bijzondere predatoren, die hun eieren in hun gastheren (prooien) afzetten. Ze zijn in de regel sterk aan een gastheer gebonden en dus op te vatten als monofage predatoren.

Hun invloed op de aantallen van hun gastheren werd door Nicholson (1933) in een model weergegeven. Wij zagen, dat dit leidde tot schommelingen met een toenemende amplitudo (fig. 3).

Tinbergen (zie Tinbergen en Klomp, 1960) heeft nu een model geconstrueerd, waarin het effect van beide typen predatoren, de vogel en de

parasiet, geïncorporeerd is. Dit leidt in bepaalde gevallen tot een verrassend resultaat. Door het dichtheidsafhankelijke effect van de vogel ontstaan oscillaties met afnemende amplitudo. De schommelingen worden dus gedempt. Dit wordt veroorzaakt door het feit, dat de vogel bij toenemende dichtheid van de gastheer (prooi) zijn greep op de bevolking geleidelijk verhoogt. Hierdoor neemt de gastheer, bij lage dichtheid aan parasieten, minder snel in aantal toe en bereikt een minder hoge culminatie-dichtheid dan zonder vogels het geval zou zijn. Als gevolg hiervan is de numerieke reactie van de parasiet minder fel en zal zij de gastheer, enige generaties later, ook minder diep wegdrukken. Bovendien wordt dit laatste nog tegengegaan door een daling van de predatiedruk van de vogel bij afnemende dichtheid van de prooi. Wanneer de dichtheidsafhankelijkheid van de vogel-predatie voldoende sterk is, leidt dit begrijpelijkerwijs tot een demping van de schommelingen.

Dit alles is theorie! Er zal nog veel analytisch veldwerk nodig zijn om te zien wat er van houdbaar is. Mocht in de toekomst blijken, dat de in het model gesimuleerde interacties inderdaad werkzaam zijn, dan zou daarmee het regelmatige verspreidingspatroon van vele prooidieren, waarvan hierboven sprake was, verklaard kunnen worden.

Epidemieën als populatiebiologisch verschijnsel

DR. J. C. ZADOKS

Inleiding

Epidemie, epidemiologie Een epidemie is het optreden van een ziekte in een waardpopulatie als gevolg van de toename van een pathogeenpopulatie. De waard kan zijn: mens, dier, plant, schimmel of bacterie. De ziekteverwekker, in het vervolg pathogeen genoemd, kan zijn: protozo, nematode, schimmel, bacterie of virus. Epidemiologie is de studie van ziekte in populaties (van der Plank, 1963: 2). Ernstige epidemieën spreken tot de verbeelding van het publiek door de schade, het ongemak of zelfs het leed, dat zij veroorzaken.

Voorzover alleen de populatie van zieke waardindividuen wordt beschouwd is de epidemie een medisch, veterinaire of planteziektenkundig fenomeen. De epidemie als gevolg van onbalans tussen een aantal onderling zeer verschillende populaties is – in ruimer verband bezien – een populatiebiologisch verschijnsel.

Waard en pathogeen; vector en reservoir Een epidemie is de resultante van de interactie tussen twee of meer populaties, behorende tot verschillende categorieën. De categorieën waard en pathogeen zijn reeds ten tonele gevoerd. Soms wordt het pathogeen door een levend wezen overgebracht van het zieke waard-individu naar het gezonde, dat op zijn beurt ziek wordt. Deze overbrenger van het pathogeen is de vector: de derde categorie. Het pathogeen kan ergens permanent aanwezig zijn in min of meer latente vorm. Dit 'ergens' kan zijn een populatie van de vierde categorie: het reservoir.

Een voorbeeld is de vlektyfus, een ziekte die zich sterk kan uitbreiden in tijden van depressie, hongersnood of oorlog. De waard is een zoogdier, de mens, het pathogeen is een virus (*Rickettsia prowazeki*), de vector is een insect (o.a. de luis *Pediculus humanus*), het reservoir is weer een zoogdier, de rat (*Rattus norvegicus*) en andere knaagdieren (Zinsser, 1935).

De populaties, behorende tot de vier genoemde categorieën, kunnen elkaar wederzijds beïnvloeden.

De epidemie als studie-object De epidemie als studie-object wordt gezien als een concrete eenheid met opgang, hoogtepunt en neergang (Gäumann, 1945: 166). Door de epidemie in maat en getal uit te drukken, samenstelling en levensomstandigheden van de betrokken populaties te onderzoeken en milieufactoren – waaronder met name het weer – te analyseren, tracht de epidemioloog wetmatigheden op te sporen.

Het einddoel van de epidemioloog is niet het populatiebiologisch inzicht als zodanig, maar het bestrijden of – beter nog – voorkomen van een epidemie.

Theoretische epidemiologie

Het epidemiologisch model De groei van een epidemie wordt waargenomen als de toename in het aantal zieke waardindividuen. Dit aantal geldt tevens als maat voor de pathogeenpopulatie; deze meting is indirect. Slechts zelden is het pathogeen zelf zichtbaar en dus meetbaar.

Tegenover de waarneming aan de natuurlijke of kunstmatig opgewekte epidemie staat de theoretische beschouwing, die deels beschrijvend en deels verklarend is. De theoreticus tracht een epidemiologisch model op te stellen, waarin een aantal biologisch gefundeerde grootheden met elkaar in verband gebracht worden. Deze grootheden moeten meetbaar zijn. De kunst van de modellenbouwer is om met een zo klein mogelijk aantal grootheden een verklarende beschrijving te geven van het epidemisch proces.

Botanische epidemiologie De epidemiologie kent twee richtingen, de medische en de botanische, die onderling meer verwant zijn dan velen vermoeden. De botanische epidemiologie richt zich in hoofdzaak op de cultuurgewassen. Het is in de botanische epidemiologie gangbaar bij numerieke beschouwingen enkele benaderingen toe te passen.

Als eerste benadering wordt gesteld dat de waardpopulatie gedurende de groei van de epidemie constant is. De waardpopulatie dient als reken-eenheid met de numerieke waarde 1.

Het pathogeen is niet te tellen. Tellend schatten is alleen bij nematoden uitvoerbaar. Het tellen van virusdeeltjes is, gezien de grote aantallen, slechts een theoretische mogelijkheid. Bij schimmels – alleen deze groep

van pathogenen wordt in het volgende behandeld – zijn geen discrete individuen te onderscheiden, tellen is onmogelijk. De ontelbaarheid van de pathogeenpopulatie is een schijnbaar nadeel, dat echter door een kunstgreep in een voordeel wordt omgezet: de pathogeenpopulatie wordt gemeten als de zieke fractie van de waardpopulatie met een numerieke waarde variërend van 0 tot 1. Dit is de tweede benadering.

Het logaritmisch model Het eenvoudigste model voor de groei van een populatie is dat van de groei van een kapitaal uitgezet tegen voortdurende samengestelde interest. Ieder oneindig kleine hoeveelheid rente wordt onmiddellijk gereïnvesteerd in renteverdienend kapitaal; dit groeit logaritmisch (fig. 1) [4.1]*. Dit model is simpel maar weinig realistisch.

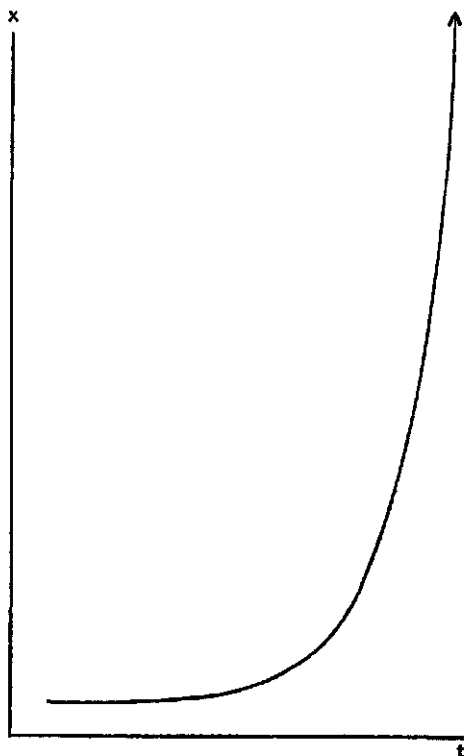


Fig. 1 Logaritmische groei: x is de hoeveelheid pathogeen op tijd t .

* De nummers tussen vierkante haken hebben betrekking op de formules in de appendix op blz. 76.

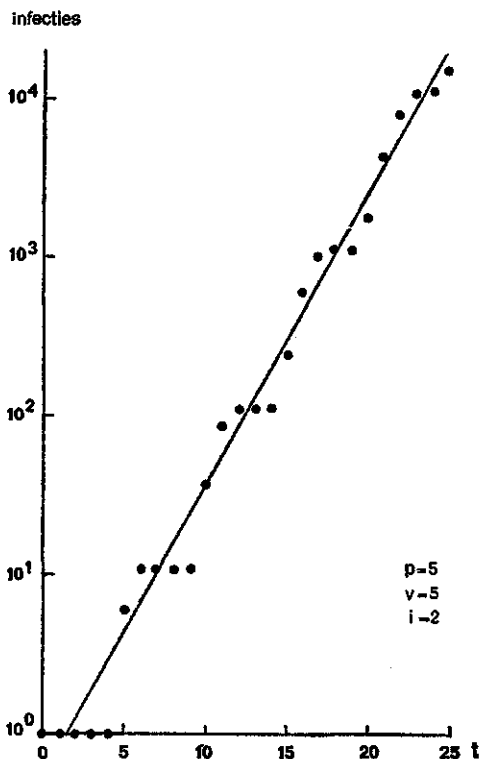


Fig. 2 Pseudo-logaritmische groei volgens het Oort-Corstenmodel. In dit model zijn de epidemiologische grootheden latente periode p , infectieuze periode i en vermenigvuldigingsfactor v verwerkt. Bij toenemende waarde van de tijd t nadert het verband tussen aantal infecties en t (stippen) tot het logaritmisch model (getrokken lijn). Naar Oort (ongepubliceerd) en Corsten, 1964.

Een beter model gebruikt enkele epidemiologische grootheden: de latente periode p , de infectieuze periode i en de vermenigvuldigingsfactor v . De latente periode is de tijdsduur, te rekenen vanaf de infectie, waarin het pathogeen in de waard aanwezig is zonder dat deze infectieus is. De vermenigvuldigingsfactor is het aantal geslaagde dochterinfecties per moederinfectie per tijdseenheid.

Men kan zich de epidemie als volgt denken: een infectieuze eenheid komt terecht in een gezonde waardpopulatie en brengt een infectie tot stand. Na een latente periode van p dagen veroorzaakt de infectieuze eenheid gedurende een infectieuze periode van i dagen v nieuwe infec-

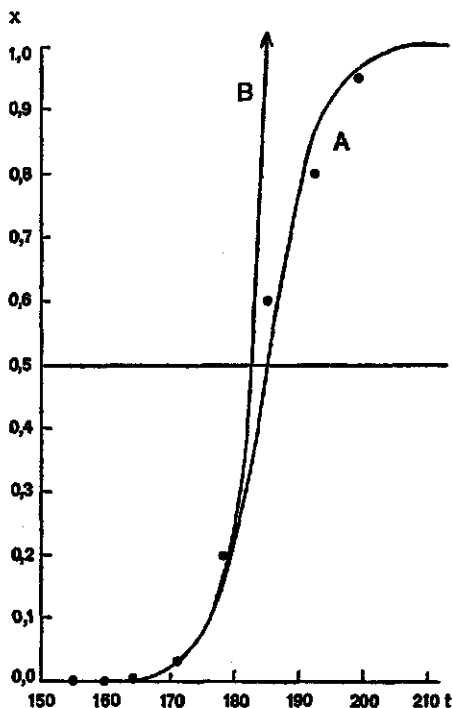


Fig. 3 Groei van een kunstmatig opgewekte epidemie van 'gele roest' op de zomergerst cv. Topper, veroorzaakt door de schimmel *Puccinia striiformis*. Hierin is x de zieke fractie van de waardpopulatie, t de tijd in dagen vanaf 1 januari. De stippen zijn de waargenomen waarden van x . A is de logistische, B de logaritmische curve. Aan het begin van de epidemie vallen A en B samen, tegen het einde van de epidemie voegt de logistische curve zich het best naar de waarnemingen.

ties per dag, die ieder weer na een latente periode van p dagen, enz. enz. In een grafiek wordt het aantal infectieuze eenheden cumulatief uitgezet tegen de tijd (fig. 2). De aldus geconstrueerde groeicurve nadert snel tot een logarithmische kromme (Corsten, 1964). Hierbij is de groeisnelheid van de pathogeenpopulatie dx/dt op ieder moment evenredig met het getal der populatie zelf, met de waarde x , $dx/dt = rx$ [4.1]. De evenredigheidsconstante r dient als maat voor de groeisnelheid van de epidemie [4.3].

Het gedemonstreerde model impliceert een overlapping van de opeenvolgende generaties. Op dit punt verschilt de beschouwingwijze van de epidemiologen belangrijk van die van de zoölogen. Bij dierlijke popu-

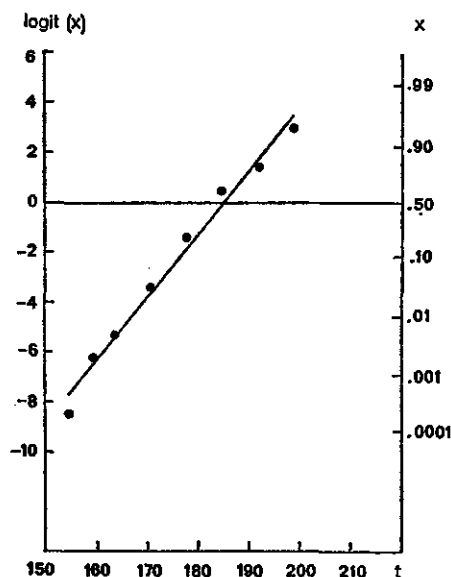


Fig. 4 Logistische groei van een epidemie van gele roest in zomergerst (zie fig. 3). Het verband tussen de zieke fractie van de waard na logistische transformatie (stippen) en de tijd t wordt beschreven door een rechte lijn, de zgn. 'logit-lijn'.

laties heeft de gang der seizoenen een sterk synchroniserende invloed op de generaties, in extremo bij univoltine insekten. Bij botanische epidemieën, waar een repeterende infectiecyclus zich vele malen herhaalt binnen één groeiseizoen, is geen sprake van synchronisatie der generaties. In experimenten volgt de toename van het drooggewicht bij individuele komkommerplanten (*Cucumis sativus*) in de kas de logaritmische curve (Bolas and Henderson, 1928). Evenzo de groei van het aantal blaadjes bij het kleine kroos (*Lemna minor*) onder constante en vrijwel optimale omstandigheden. Een dergelijke ongebreidelde groei, die in zijn uiterste consequentie leidt tot Malthusiaanse vernietigingsvisioenen (Malthus, 1798; Yule, 1925), komt in de vrije natuur zelden voor. Alleen bij epidemieën van planteziekten is logaritmische groei geen uitzondering, althans zolang het zieke deel der waardpopulatie slechts een kleine fractie van de totale waardpopulatie omvat en wel maximaal 0,05. Boven deze grens treden afwijkingen op, die ertoe nopen een realistischer model te construeren (fig. 3).

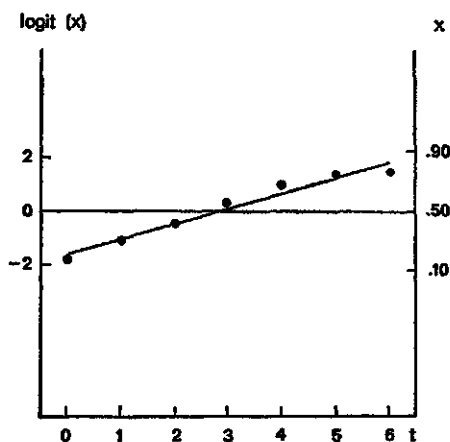


Fig. 5 Logit-lijn van een epidemie van 'swollen shoot' in cacao, een ziekte veroorzaakt door een virus (naar van der Plank, 1965). Hierin is x de fractie zieke of dode bomen en t de tijd in jaren.

Het logistisch model De ervaring leert, dat de groeisnelheid van cel, orgaan, individu en populatie toeneemt tot een maximum en dan weer afneemt. Aan het begin van de epidemie is het aanbod van het pathogeen de beperkende factor voor de groeisnelheid; in een later stadium echter wordt het aanbod van de gezonde, niet-geïnfecteerde waard limiterend. De geleidelijk in betekenis toenemende limiterende factor wordt wiskundig op de eenvoudigste wijze geformuleerd door te stellen, dat de relatieve groeisnelheid van de populatie recht evenredig afneemt met het toenemend getal van de populatie. De relatieve groeisnelheid is dan maximaal aan het begin van de bevolkingsexplosie en zij is nul wanneer het plafon van de populatie is bereikt. Voor verdere bijzonderheden kan verwezen worden naar de bijdrage van Klomp in dit boek.

Het hier geschetste model wordt het logistisch model genoemd [5.1]. Nadrukkelijk zij gesteld, dat dit logistisch model berust op een willekeurige aanname, die als enige verdienste zijn eenvoud heeft. Het is echter verrassend, hoe goed het uiteenlopende groeiverschijnselen beschrijft: de groei van het celvolume (Brown and Broadbent, 1950), de groei van het oppervlak van een blad (Gregory, 1921), van een gistpopulatie in een bouillon, van menselijke populaties binnen bepaalde grenzen van ruimte en tijd (Yule, 1925), en niet in de laatste plaats de groei van populaties van plantepathogenen (van der Plank, 1963; Zadoks, 1961; fig. 4, 5, 6 en 7).

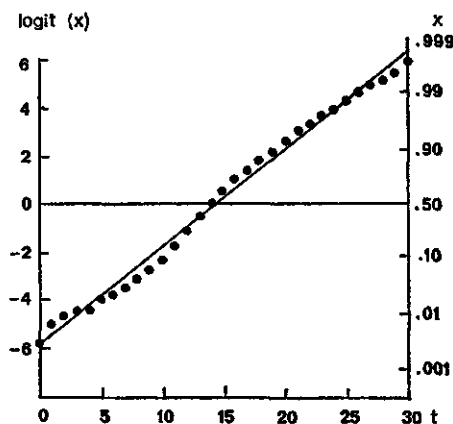


Fig. 6 Logit-lijn van het verloop van een pest-epidemie in de voorstad Cripplegate, London, 1665 (Gegevens uit Gale, 1959). Het aantal sterfgevallen x is uitgedrukt als fractie van het totaal, de tijd t in weken.

Goede overeenstemming tussen waarneming en model wordt alleen bereikt indien de milieu-omstandigheden gedurende de periode van logistische groei min of meer constant zijn. Deze voorwaarde is in de botanische epidemiologie zelden gerealiseerd.

Dat bij de goede overeenstemming tussen waarneming en theorie het gelukkig toeval een even welkome als misleidende metgezel is, wordt te weinig ingezien.

Latente periode, infectieuze periode en uitval Het enthousiasme voor het logistisch model doet ons bijna de epidemiologische grondbegrippen vergeten, die al genoemd zijn bij de ontwikkeling van het logaritmisch model. Zo ontbreekt de latente periode p in de logistische formule [5.1]. Voordat een geïnfecteerd plantedeel tot de groei van de pathogeenpopulatie kan bijdragen moet een latente periode verstrijken [6.1].

De latente periode verklaart een merkwaardig epidemiologisch verschijnsel, het zgn. 'geheugen-effect'. Iedere wijziging in de uitwendige omstandigheden die de groeisnelheid van een epidemie tijdelijk beïnvloedt blijft in het latere verloop van de epidemie kenbaar. De latente periode overbrugt de tijdsspanne tussen oorzaak en gevolg (van der Plank, 1960). Doordat dit gevolg zelf weer oorzaak is, kan iedere epidemie – dank zij de latente periode – een eigen gezicht krijgen.

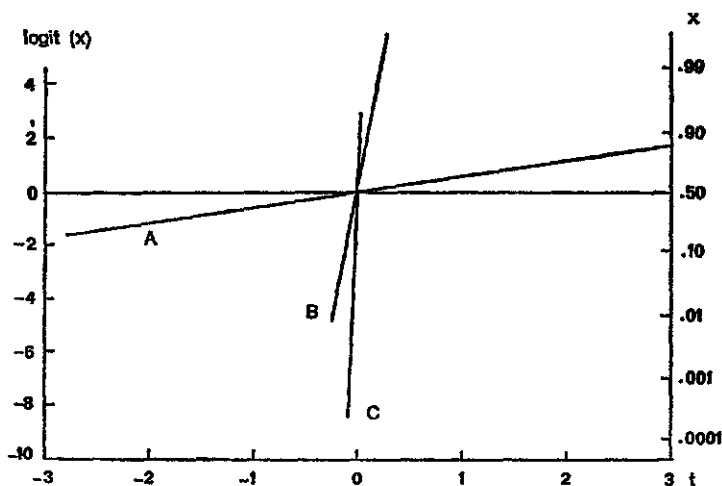


Fig. 7 *Vergelijking van drie epidemieën, weergegeven als logitlijnen; x is de fractie zieke waardpopulatie, t de tijd in jaren.*

A: 'swollen shoot' in cacao, een virusziekte in een meerjarig gewas (zie fig. 5); B: pest, een bacterieziekte bij de mens (zie fig. 6); C: gele roest bij zomergerst, een schimmelziekte van een eenjarig gewas (zie fig. 4).

Een andere consequentie van de latente periode is minder eenvoudig te doorgronden. Berekening leert, dat de groeisnelheid van een epidemie een bovenste grens heeft. Deze bovenste grens wordt bepaald door een dimensieloos getal, dat het produkt is van de latente periode p en de infectiesnelheid r . De hoogst gevonden waarde van pr is 4, het theoretisch maximum bedraagt 6. Waar voor de meeste pathogenen de minimumwaarde van de latente periode bekend is, laat zich de maximumsnelheid van de epidemie gemakkelijk berekenen.

In het voorgaande is een tweede grondbegrip van de epidemiologie ingevoerd: de infectieuze periode. Deze zij hier slechts vermeld als overgang tot een derde grondbegrip: de uitval (Engels: 'removal'). Als de infectieuze periode voorbij is, speelt de waard geen rol meer in het epidemisch proces, hij valt uit. In de medische epidemiologie kent men uitval door de dood naast uitval door immunisatie na herstel van de patiënt-waard. In de botanische epidemiologie wordt de uitval steeds veroorzaakt door de dood van waard-individue of waardgedeelte. Uitval als bepalende factor in het verloop van een epidemie wordt tegen het einde van de epidemie in toenemende mate belangrijk.

Het gebruik van de grootheden latente periode en infectieuze periode, het onderscheiden van de ziektevrrije periode voor de infectie en van de post-infectieuze periode na uitval, leiden tot gecompliceerde wiskundige vergelijkingen, waarin de logistische formule – het uitgangspunt – niet meer te herkennen is [6.2], [7.1].

De grenzen van het inzicht De fraaiheid van de ontwikkelde theorieën doet weinig af aan onze hulpeloosheid tegenover de grootste variabele in het epidemisch proces, het weer. Het weer als variabele is nadrukkelijk buiten spel geplaatst tijdens de modellenbouw. Ongaarne wordt erkend, dat in de praktijk de epidemiologische voorspellingen berusten op weersvoorspellingen en niet op de bovengeschetste modellen. Voorlopig kan de theorie niet verder gaan dan de meting van de invloed van weertypen op de infectiesnelheid.

Wordt het populatiebiologisch inzicht in het epidemisch gebeuren enerzijds begrensd door de problematiek van de weersinvloeden, anderzijds wordt het begrensd door de problematiek van de interacties van waard, pathogeen, vector en reservoir. De rol van de vector en, in sterkere mate nog, de rol van het reservoir onttrekken zich vooralsnog aan kwantitatieve beschouwingen.

De variabele waardpopulatie De waardpopulatie is tot nu toe beschouwd als een gegeven grootheid, een invariabele. Dit is een bruikbare benadering voor epidemieën bij veeljarige gewassen en soms zelfs bij eenjarige gewassen, indien de epidemie zich in korte tijd voltrekt. De formules voor de groei van de pathogeenpopulatie kunnen gecorrigeerd worden met een empirische factor voor de groei van de waard (van der Plank, 1963) [8.1 t/m 8.5]; empirisch, aangezien de groei van een gewas zich vooralsnog onttrekt aan wiskundige abstracties van algemene geldigheid. In deze gedachtengang wordt echter de groei van de waardpopulatie als een hinderlijke bijkomstigheid weggecijferd.

Deze gemakzucht kan leiden tot de misvatting, dat de grootte van de waardpopulatie van weinig invloed is op de pathogeenpopulatie. Het tegendeel is waar, zoals blijkt bij eenjarige gewassen met een seizoensdepressie, waarin de waardpopulatie op zijn kleinst is. De seizoensdepressie van tarwe bijv. ligt tussen de oogst van het voorgaande en de opkomst van het volgende gewas. In deze periode van ca. drie maanden zijn groene tarweplanten in geringe, maar sterk fluctuerende hoeveelheid aanwezig in de vorm van opslagtarwe (fig. 8).

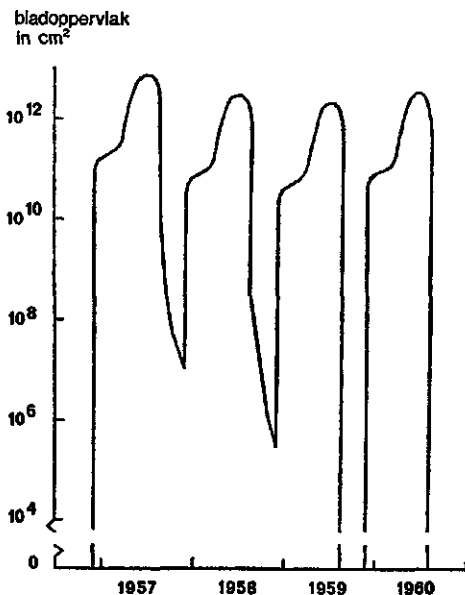


Fig. 8 De variabele waardpopulatie; wintertarwe als waard voor de gele roest, *Puccinia striiformis*. Op de verticale as is uitgezet de totale hoeveelheid winter-tarwe cv. Heine's VII in Nederland, uitgedrukt in cm^2 bladoppervlak. De verschillen tussen de hoeveelheden wintertarwe in voorzomer en najaar belopen soms een miljoenvoud (naar Zadoks, 1961).

Voor pathogenen die uitsluitend kunnen leven op levende plantedelen, de zg. 'biotrofe' pathogenen, is de omvang van de waardpopulatie tijdens de seizoensdepressie van doorslaggevende betekenis. Een voorbeeld is de biotrofe schimmel op tarwe met de kleurrijke naam 'gele roest', *Puccinia striiformis*. De tarwepopulatie tijdens de seizoensdepressie kan in het ene jaar het miljoenvoud zijn van die in het andere jaar, zulks als gevolg van de weersgesteldheid. Hierdoor kan ook de pathoogeenpopulatie van jaar tot jaar met een miljoenvoud verschillen. Dergelijke variaties in de hoeveelheid pathoogeen bij de opkomst van het volgende gewas zijn uiteraard van grote invloed op de epidemie die zich op dat gewas zal gaan ontwikkelen (Zadoks, 1961).

Het einde van de epidemie Reeds eerder is gesteld, dat tegen het einde van de epidemie de hoeveelheid niet-geïnfecteerde waard een beperkende

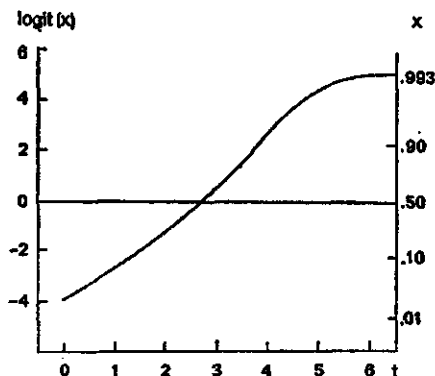


Fig. 9 Schematisch beeld van een epidemie met drie duidelijk onderscheidbare fasen. In de beginfase groeit de epidemie logistisch (logit-lijn), in de middenfase treedt een versnelling op, in de eindfase ontstaat vertraging mede ten gevolge van uitval (naar van der Plank, 1965). Dit model is aanmerkelijk gecompliceerder dan het logistische model. De epidemie is onvolledig, 70% overleeft de epidemie. Een dergelijk model zou van toepassing kunnen zijn op de epidemie van de Amerikaanse kastanje, veroorzaakt door de schimmel *Endothia parasitica*. Coördinaten: x is de fractie ziek of dood, t is de tijd in willekeurige eenheden.

factor voor de groei van de epidemie is. De snel toenemende uitval van de zieke waardindividuen kan de aanwas zelfs inhalen voordat de hele waardpopulatie te gronde is gegaan. De epidemie is dan onvolledig (Bailey, 1957; fig. 9). Waarschijnlijk dank zij dit mechanisme zijn thans in de Verenigde Staten nog enkele verspreide bomen van de Amerikaanse kastanje (*Castanea dentata*) in leven, nu de in 1904 begonnen epidemie van een schimmelziekte (*Endothia parasitica*) is uitgewoed. Miljoenen bomen werden gedood en grote gebieden werden ontbost (Peace, 1962; van der Plank, 1965).

Restpopulaties van de waard na het uitrazen van een epidemie kunnen echter ook ontstaan indien de waardpopulatie oorspronkelijk bestond uit een mengsel van meer en minder vatbare individuen: een aantal van de minder vatbare individuen blijft over en deze individuen kunnen het uitgangsmateriaal zijn van een natuurlijke of kunstmatige herkolonisatie door de waard.

De aanvang van een epidemie

Het verschijnen van een nieuw pathogeen Het moge vreemd lijken dat

het einde van de epidemie vóór het begin wordt behandeld. Dit vindt zijn reden in de overweging, dat bij het begin van een epidemie andere mechanismen optreden dan de tot nu toe besprokenen.

Veelvuldig ontstaat een epidemie daar waar door toedoen van de mens een pathogeen wordt ingevoerd in een waardpopulatie die nimmer tevoren met dit pathogeen in aanraking is geweest. Hier heeft de waard nooit de selectiedruk van het pathogeen ondervonden en hij heeft dan ook geen weerstand ontwikkeld. De epidemie verloopt volgens het bekende patroon.

Interessanter zijn de gevallen waarbij waard en pathogeen een gezamenlijke evolutie hebben doorgemaakt (Oliveira, 1964; Wahl e.a., 1960). Deze situatie kan bestudeerd worden bij wilde planten, waaronder de wilde voorouders van onze cultuurplanten. Epidemieën zijn daarbij geen uitzondering, doch ze werken zelden destructief; blijkbaar leeft de wilde plant in een zeker evenwicht met zijn pathogenen. Een regulatiemechanisme, dat tot zulk een evenwicht leidt, wordt later besproken.

Eenvormigheid en dichtheid van de waardpopulatie Landbouw is, populatiebiologisch bezien, het bijeen brengen van een groot aantal genetisch vrijwel identieke individuen in een begrensde ruimte, met uitsluiting van anderssoortigen. De landbouw ontregelt de natuur door de schepping van waardpopulaties gekenmerkt door eenvormigheid, dichtheid en grote uitgestrektheid.

Genetische eenvormigheid is een van de onuitgesproken grondvoorwaarden voor de geldigheid van de reeds besproken epidemiologische modellen. Iedere afwijking van de eenvormigheid leidt tot vertraging van het groeitempo van een epidemie.

De dichtheid van een waardpopulatie is een belangrijke epidemiologische factor. Immers, het pathogeen moet van de zieke naar de gezonde waard gaan. Hoe dichter de waardindividuen bijeen staan, hoe gemakkelijker. Naarmate de waardindividuen verder uiteen staan, zijn de transportkansen geringer. Beneden een zekere dichtheidsdrempel van de waardpopulatie is geen epidemie mogelijk, zoals berekening en praktijkervaring aantoonden (Zadoks, 1959, 1963). Naar analogie zou men hier kunnen spreken van 'onderpopulatie' (Klomp e.a., 1964), maar dan onderpopulatie van de waard.

De mobiliteit van de waard In de medische epidemiologie is de mobiliteit van de waard een belangrijke factor naast de dichtheid. De snelheid

van de epidemie wordt mede bepaald door de contactfrequenties tussen waardindividuen en deelpopulaties, zoals gezinnen, arbeidsgemeenschappen en woongemeenschappen.

Ondanks het feit dat de plant stevig in de bodem geworteld staat, is ook bij de botanische epidemiologie de mobiliteit van de waard van betekenis. Pathogenen van cultuurgewassen worden over de hele wereld heen en weer vervoerd met zaaizaad en plantgoed (Zadoks, 1967). Dit is vooral van belang voor het introduceren van nieuwe ziekten. De kwantitatieve aspecten van de mobiliteit van de waard zijn bij planteziekten nog niet bestudeerd.

De mobiliteit van het pathogeen Complementair aan de dichtheid van de waardpopulatie is de mobiliteit van de pathogeenpopulatie. Geringe dichtheid van de waard werkt als een rem op de infectiesnelheid, die gecompenseerd kan worden door grote mobiliteit van het pathogeen. Waar in de medische epidemiologie de waard bijdraagt tot de versnelling van de epidemie door zijn eigen mobiliteit, moet in de botanische epidemiologie met zijn vastgewortelde waard de mobiliteit komen van het pathogeen. Het is dan ook geen toeval dat bij de mens zeer weinig en bij de plant zeer veel ziekten verspreid worden door regen en wind.

De mobiliteit van een pathogeen kan vergroot worden door een vector, in de regel een insect, soms een nematode. De vector is de derde van de in de inleiding genoemde categorieën van populaties. Voor zover de vector een insect is, gelden de populatiebiologische beschouwingen van de vorige opstellen. De kwantitatieve interactie van waard, pathogeen en vector is in de botanische epidemiologie een vrijwel onontgonnen gebied. In de medische epidemiologie zijn reeds vorderingen gemaakt (Baily, 1957).

Regulatie van het waard-parasiet evenwicht

Dichtheidsafhankelijke regulatie De simpele waarneming, dat de natuurlijke en kunstmatige vegetaties niet telkenmale weggevaagd worden door epidemieën, impliceert dat een zekere mate van regulatie aanwezig is. Deze regulatie is een werking waardoor een evenwichtstoestand tussen waard en parasiet bewaard of hersteld wordt.

In de entomologie is dichtheidsafhankelijke regulatie door middel van voedsel-, prooi-predator- of migratie-mechanismen belangrijk. Ook pathogene schimmels kennen 'predatoren' in de vorm van schimmel-

etende diertjes en hyperparasitaire schimmels of bacteriën. Een belangrijke rol spelen deze predatoren niet. Het migratiemechanisme is op populaties van plantepathogenen niet van toepassing. Het voedselmechanisme werkt ook bij plantepathogenen, althans in zoverre, dat de netto reproductie afneemt als de beschikbare hoeveelheid ongeïnfecteerde waard opdraakt.

Desondanks kan bij plantepathogenen niet gesproken worden van dichtheidsafhankelijke regulatie zoals die uit de zoölogie bekend is. Dichtheidsafhankelijke regulatie vooronderstelt een evenwichtsniveau van de populatie, maar dit evenwichtsniveau bestaat meestal niet bij populaties van pathogenen, althans voorzover het pathogenen van cultuurgewassen betreft. Dichtheidsafhankelijke regulatie is in de botanische epidemiologie kennelijk van geringe betekenis.

Landbouwkundige regulatie De meest opvallende regulatie is de landbouwkundige regulatie. De mens tracht de epidemiologische factoren, te weten de latente periode, de infectieuze periode, de vermenigvuldigingsfactor, de dichtheid van de waard en de mobiliteit van het pathogeen op vele wijzen te beïnvloeden. De belangrijkste methoden zijn onder te brengen onder de genetische, chemische en landbouwtechnische technieken.

De latente periode wordt verlengd door inkruising van resistentie. De infectieuze periode wordt verkort door resistentieveredeling of door toepassing van chemische middelen. De effectieve waarde van de vermenigvuldigingsfactor wordt sterk gereduceerd door chemische bestrijdingsmiddelen. De potentiële waarde van de vermenigvuldigingsfactor is genetisch te beïnvloeden. Genetische en chemische technieken hebben epidemiologisch vaak hetzelfde effect, nl. vertraging van de epidemie (fig. 10 en 11).

Genetische regulatie Ook in de niet door de mens beïnvloede plantewereld komen besmettelijke ziekten voor. Tenzij het een nieuw pathogeen geldt, zijn de epidemieën bij wilde planten weinig intens en lokaal beperkt; kennelijk is hier een vorm van regulatie aanwezig. De landbouwwetenschap laat zien hoe deze regulatie ongeveer werkt.

De mate waarin een waard weerstand biedt aan het pathogeen is een variabele grootheid. Deze wordt bepaald door erfactoren die ongelijkmatig over de waardpopulatie verdeeld zijn. De groeiende pathogeenpopulatie oefent een selectiedruk uit, waardoor die genen in fre-

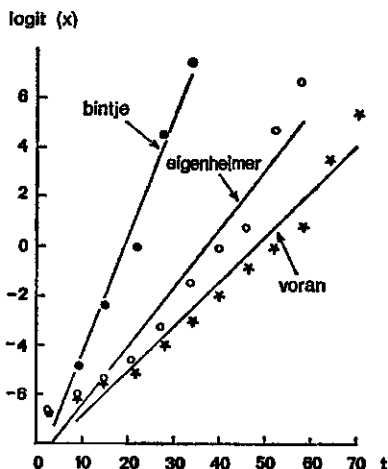


Fig. 10 Landbouwkundige regulatie met genetische middelen: het effect van genetisch bepaalde resistentie bij drie aardappelrassen op het verloop van epidemieën van de aardappelziekte in Nederland, 1953 (naar van der Plank, 1963). De aardappelziekte wordt veroorzaakt door de schimmel *Phytophthora infestans*. Hoe groter de resistentie, hoe meer vertraging van de epidemie, zoals tot uitdrukking komt in de hellingshoek van de logit lijnen, waarbij logit (x) is uitgezet tegen de tijd t (in dagen).

quentie toenemen, die een verhoogde weerstand en daarmee verhoogde overlevingskansen waarborgen.

Het ziekmakend vermogen van het pathogeen is eveneens erfelijk vastgelegd. Sprongsgewijze veranderingen in de pathogeniteit, die regelmatig voorkomen, geven het pathogeen de mogelijkheid zich aan de gewijzigde genetische samenstelling van de waardpopulatie aan te passen. Aldus kunnen waard- en pathogeenpopulaties elkaar wederkerig beïnvloeden in een dynamisch evenwicht (Person, 1966). Zo wordt een gemeenschappelijke evolutie van waard en parasiet mogelijk. Het genetische regulatiemechanisme treedt op zowel in de vrije natuur als in de door de mens – met voorsnorg onvaste hand – gestuurde natuur.

Pseudo-epidemieën

De botanische epidemiologie beperkt zich tot de besmettelijke ziekten veroorzaakt door een infectieus agens. De medische wetenschap bezigt een ruimer woordgebruik: een epidemie bij de mens heeft als oor-

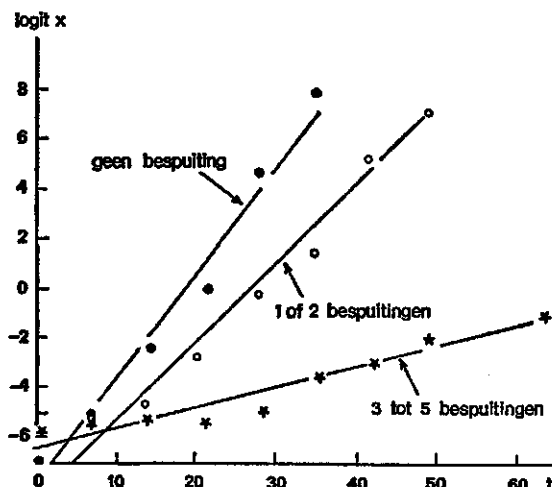


Fig. 11 Landbouwkundige regulatie met chemische middelen: het effect van chemische bestrijding op het verloop van een epidemie van de aardappelziekte (*Phytophthora infestans*) bij het ras Bintje. De logit-lijnen voor de verschillende behandelingen tonen het verband tussen logit (x) en de tijd t gerekend in dagen. Met toenemend aantal bespuitingen wordt de epidemie in toenemende mate vertraagd (naar van der Plank, 1963).

zaak een stoffelijk agens, al dan niet infectieus, of een aanstekelijke geestestoestand. Het laatste type van epidemie (beter ware het te spreken van pseudo-epidemie) is het onderwerp van recente wiskundig-epidemiologische studies.

Historisch zijn epidemieën van hysterie in vrouwenkloosters, met als moderne pendant epidemieën van hysterie in meisjesscholen (Anonymus, 1966; Moss and McEvedy, 1966; McEvedy e.a., 1966). Het zijn plotselinge uitbarstingen; de patiënten tonen soms ernstige ziekteverschijnselen. Een stoffelijk agens ontbreekt; de afwijkende geestestoestand wordt aanstekelijk binnen een scherp begrensde populatie met eigen voorgeschiedenis: klooster of school. Epidemische hysterie is een populatiebiologisch verschijnsel met als bijzondere karakteristiek een extreem dichtheidseffect. Een eerste model voor dit type epidemie is reeds geformuleerd.

De afwijkende, aanstekelijke geestestoestand is niet noodzakelijkerwijs van pathologische aard, zij kan ook van culturele aard zijn. Voorbeelden zijn aanstekelijke verschijnselen als 'rock and roll', 'twist' en

'beat', die over de wereld trokken met een snelheid vergelijkbaar met die van de A-griep. Het onderzoek van deze verschijnselen met populatiebiologische methoden zou alleszins de moeite waard zijn maar is nog niet ter hand genomen. Daarentegen heeft de uitbreiding van de wetenschappelijke idee, een aanstekelijk geestesprodukt bij uitstek, wel de nodige aandacht gekregen (Goffman and Newill, 1964).

De populatie der wetenschapsbeoefenaren kan ingedeeld worden in drie deelpopulaties: vatbaren, infectieusen en uitgevallenen. Infectieus zijn de onderzoekers die in een bepaald jaar over een gegeven specialisme publiceren. Zij vallen uit een jaar na het verschijnen van hun laatste publikatie over dit specialisme. Een epidemiologisch model, bestaande uit een stelsel van differentiaalvergelijkingen, maakt het mogelijk het toekomstig verloop van de epidemie – dit is het toekomstig aantal infectieusen – te voorspellen. Zo werd berekend, dat de epidemische ontwikkeling van het medisch specialisme 'mestcelonderzoek' een hoogtepunt zal bereiken in 1978 (fig. 12; Goffman, 1966).

Voor het wetenschapsbeleid kunnen deze beschouwingen belangrijk zijn. In hoeverre zij thans reeds reëel zijn, blijve een open vraag. Bij toepassing van het logaritmisch model op de groei van het aantal wiskundige publikaties (fig. 13; May, 1966) blijkt, dat het cumulatief gewicht daarvan naar schatting in het jaar 3600 gelijk zou zijn aan de massa van de aarde. Volgens het logistisch model echter zal de epidemie der wiskunde op een berekenbaar tijdstip ten einde geraken. Na dit tijdstip zal geen wiskundige publikatie meer geschreven worden. Dit soort extrapolaties is natuurlijk onzin. Het toepassen van epidemiologische modellen op pseudo-epidemieën dient dus met de grootste voorzichtigheid te geschieden.

Slotbeschouwing

De epidemie – beschouwd als de ziekte van een populatie – is een populatiebiologisch verschijnsel: de onbalans tussen twee populaties, waard en pathogeen. In een aantal gevallen komen ook de populaties van vector en reservoir in het geding. De epidemie als studie-object wordt gekenmerkt door een fenomenale groei van de pathogeenpopulatie, die in extreme gevallen een honderdmiljoenvoud binnen enkele maanden kan bedragen.

De botanische epidemiologie heeft, evenals haar zustervak de medische epidemiologie, haar plaats in het geheel der populatiebiolo-

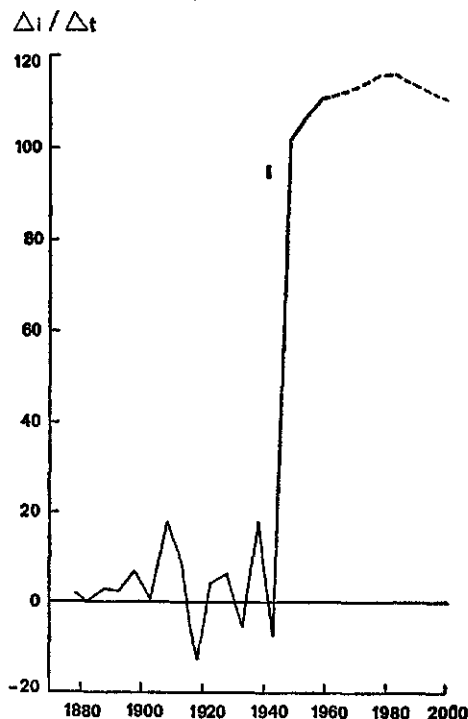


Fig. 12 Een pseudo-epidemie van een medisch specialisme. Veranderingen per tijdseenheid $\Delta i / \Delta t$ (Δt is 5 jaar) in het aantal onderzoekers (i) op het gebied van de mestcel in de periode 1878 tot 1998 (naar Goffman, 1966).

gische wetenschap nog maar nauwelijks herkend. Dit betoog is dan ook een poging tot een nadere plaatsbepaling. Zij is onvolledig, lacunair, maar het herkennen van lacunes leidt tot verdere ontwikkeling.

Hoewel ook in de onverstoorde natuur epidemieën voorkomen, zijn de meeste epidemieën te wijten aan een door de mens veroorzaakte onbalans tussen epidemiologische grootheden. Dit behoeft men niet te betreuren: onze voedselvoorziening maakt het noodzakelijk. Het is de taak van de botanische epidemioloog, als op de produktie gericht populatiebioloog, de weg aan te wijzen waarlangs onbalans in balans gekeerd kan worden.

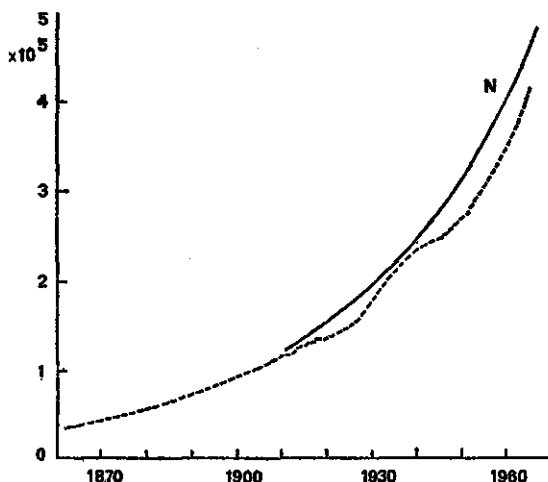


Fig. 13 De pseudo-epidemie van een wetenschap. Het verloop van het cumulatieve totaal N aan mathematische publikaties (stippen) uitgaande van een geschat aantal à 41.000, verschenen tot en met 1867. De getrokken lijn berust op de vergelijking $N = 56.000 \cdot e^{0,025(t-1880)}$ (naar May, 1966).

Appendix: wiskundige modellen in de epidemiologie

Deterministische en stochastische modellen De deterministische modellen gaan uit van de veronderstelling, dat het volgende door het voorafgegaane volledig bepaald is. De stochastische modellen werken met kansverdelingen; zij laten ruimte voor het toeval. Stochastische modellen worden gebruikt in de medische epidemiologie. De botanische epidemiologie beperkt zich tot deterministische modellen. Voor details zij verwezen naar de handboeken (Bailey, 1957; Van der Plank, 1963).

Symbolen Stel de waardpopulatie is constant met de getalswaarde 1. Noem verder

i de duur van de infectieuze periode

$\ln$ de natuurlijke logaritme (met grondtal e)

p de duur van de latente periode

r een evenredigheidsfactor die door de opeenvolgende formules met toenemende ingewikkeldheid telkens anders wordt gedefinieerd

x de pathogeenpopulatie; $0 \leq x \leq 1$

x_t de waarde van x op tijdstip t ,

dan is de groeisnelheid van de pathogeenpopulatie gegeven door het differentiaalquotient dx_t/dt .

Lineaire groei

$$dx_t/dt = r \quad [3.1]$$

$$\text{of} \quad x_t = x_0 (1 + rt) \quad [3.2]$$

$$\text{en} \quad \dots \quad 1 \quad \dots \quad \dots$$

ERRATA

pagina 76

Het bijschrift van figuur 13 dient te luiden:

Fig. 13 De pseudo-epidemie van een wetenschap. Het verloop van het cumulatieve totaal N aan mathematische publikaties (stippen) uitgaande van een geschat aantal à 41.000, verschenen tot en met 1867. De getrokken lijn berust op de vergelijking

$$N = 56.000 \cdot \exp \{0,025 (t - 1880)\}$$

(naar May, 1966).

pagina 77

Formule [5.3] dient te luiden:

$$r = \frac{1}{t_2 - t_1} \cdot \left(\ln \frac{x_2}{1 - x_2} - \ln \frac{x_1}{1 - x_1} \right) \quad [5.3]$$

$$\text{en} \quad r = \frac{1}{t_2 - t_1} \cdot \left(\ln \frac{x_2}{1 - x_2} - \ln \frac{x_1}{1 - x_1} \right) \quad [5.3]$$

r is hier de 'schijnbare infectiesnelheid' ('apparent infection rate').

De waarde $\ln x/(1 - x)$ wordt ook genoemd logit (x). Deze kan worden

* Deze formule is, afgezien van de gebruikte symbolen, identiek met de eerste door Klomp vermelde vergelijking in zijn bijdrage.

opgezocht in tabellen (zie o.a. van der Plank, 1963). Het verband tussen $\logit(x_t)$ en de tijd t wordt gegeven door een rechte lijn, de zgn. 'logit-lijn' (Zadoks, 1961). Hierbij is r de tangens van de hellingshoek van de logit-lijn.

Latente periode p Een correctie voor de latente periode wordt aangebracht als volgt:

$$dx_t/dt = r \cdot x_{t-p} \cdot (1 - x_t) \quad [6.1]$$

zodat
$$x_t = 1 - (1 - x_0) \exp \left[- \int_0^t p \cdot r \cdot x(t-p) dt \right] \quad [6.2]$$

waarin r is de 'basale infectiesnelheid' ('basic infection rate'), ook wel aangeduid met R .

Correctie voor de infectieuze periode i Het begin van de infectieuze periode i ligt bij tijd $t - p - i$, het einde bij tijd $t - p$. Alleen het infectieuze deel van de pathoogeenpopulatie bij tijd t draagt bij tot de groei:

$$dx_t/dt = r \cdot (x_{t-p-i} - x_{t-p-i-p}) \cdot (1 - x_t) \quad [7.1]$$

r is de 'gecorrigeerde basale infectiesnelheid' ('corrected basic infection rate'), ook wel aangeduid met R_c .

Correctie voor de groei van de waardpopulatie De invoering van een correctie voor de groei van de waardpopulatie geschiedt als volgt. De relatieve groeisnelheid van het pathoogeen tijdens de logaritmische groei is:

$$\frac{1}{x} \cdot \frac{dx}{dt} = \frac{d}{dt} \ln x \quad [8.1]$$

Stelt men dat de waardpopulatie y ook logaritmisch groeit, zodat dan zijn relatieve groeisnelheid is:

$$\frac{1}{y} \cdot \frac{dy}{dt} = \frac{d}{dt} \ln y \quad [8.2]$$

dan is de relatieve logaritmische groeisnelheid van het pathoogeen op een logaritmisch groeiende waard:

$$\frac{d}{dt} \ln x + \frac{d}{dt} \ln y \quad [8.3]$$

en
$$r = \frac{1}{t_2 - t_1} \ln \frac{x_2}{x_1} \cdot \frac{y_2}{y_1} \quad [8.4]$$

waarin r is de voor de waardgroei gecorrigeerde logaritmische infectiesnelheid, ook wel aangeduid met ρ_i .

De schijnbare infectiesnelheid r van een logistisch groeiend pathogeen op een logaritmisch groeiende waard, ook wel aangeduid met ρ , is:

$$r = \frac{1}{t_2 - t_1} \cdot \ln \frac{x_2(1 - x_1)}{x_1(1 - x_2)} \cdot \frac{y_2}{y_1} \quad [8.5]$$

Individu en populatie bij plant en dier

DR. W. H. VAN DOBBEN

Populatie-dynamica bij plant en dier

De positie van het individu binnen de populatie heeft zowel populatie-dynamische als genetische aspecten, maar deze laatste worden in het volgende buiten beschouwing gelaten.

De populatie-dynamica is tot nu toe hoofdzakelijk ontwikkeld in de richting van de dierkunde. De vraag dringt zich op, waarom op het gebied van de plantkunde zo weinig onderzoek is verricht over fluctuaties, regulatie van aantallen en aanverwante problemen. De redenen moeten gezocht worden in enkele essentiële verschillen tussen hogere planten en dieren waarvan in de volgende vergelijking een aantal wordt genoemd.

Dieren Dieren bewegen zich vrij en vullen de beschikbare ruimte niet op, noch fysiek, noch in oecologisch opzicht. Soorten met verschillende levenswijze (verschillende oecologische nis) beconcurreren elkaar niet. De interspecifieke concurrentie vormt dus zelden een beletsel voor toename van een soort.

Het individu heeft een standaardformaat en stelt standardeisen. Het aantal moet zich aanpassen bij hetgeen het milieu heeft te bieden.

De intraspecifieke concurrentie is sterk. Het aantal individuen is kenmerkend voor de status van de soort.

Sterke fluctuaties in aantal zijn mogelijk en kunnen in kort tijdsbestek optreden. Daarom zijn de factoren, die uitschieters bevorderen en weer doen verdwijnen goed voor onderzoek toegankelijk.

Regulatie van het aantal door intraspecifieke concurrentie, ziekten of predatoren is in enkele gevallen aannemelijk gemaakt.

Planten Planten vullen in een gesloten vegetatie de beschikbare ruimte op, letterlijk en grotendeels ook in oecologische zin. Naast hun speciale eisen behoeven alle soorten licht, vocht en mineralen, zodat soorten uit

dezelfde 'laag' in interspecifieke concurrentie treden. Naarmate een soort ten aanzien van de abiotische factoren een bredere oecologische amplitude heeft, wordt zijn positie sterker door deze concurrentie bepaald.

De plant is zeer plastisch wat de afmetingen betreft. Daarom is niet het aantal individuen, maar het geoccupeerd oppervlak en het plantgewicht per eenheid van oppervlak kenmerkend voor de status van de soort. Intraspecifieke concurrentie doet veel kiemplanten en spruiten afsterven, maar dit heeft bij een gesloten gewas geen invloed op het geoccupeerd oppervlak en alleen in extreme gevallen op de produktie.

Fluctuaties worden in een gesloten vegetatie afgedempt door de interspecifieke concurrentie, die sterk regulerend werkt. Verschuivingen voltrekken zich doorgaans langzaam en zijn meestal definitief.

Er zijn aanwijzingen dat ziekten een evenwichtsniveau tussen soorten kunnen beïnvloeden.

Men mag aannemen, dat predatie, in casu door herbivoren, regulerend kan werken door selectief grazen. Gelijkmatic afgrazen werkt ook selectief, omdat hierdoor meer hoog opgroeiende soorten dan lage soorten worden getroffen.

Intraspecifieke concurrentie

Bij dieren komt bij een tekort aan voedsel of ruimte de aanpassing tot stand via het aantal en niet via de afmetingen van het individu, die binnen vrij enge grenzen liggen. De betekenis van dit laatste is duidelijk: vooral de locomotie vereist een harmonie tussen lichaamsgewicht, spierkracht, eventueel vleugeloppervlak en voortbewegingstechniek.

Bij groepen waar de locomotie hoge eisen stelt, zoals bij vogels, vliegende insecten en landzoogdieren is de uniformiteit van het volwassen dier dan ook opvallend. Het jeugd stadium is kort of heeft een heel andere levenswijze (insecten). Bij waterdieren, die in hun milieu gewichtloos zijn, stelt de locomotie lagere eisen en hier zien wij bij vissen bijv. grote verschillen in afmetingen tussen de jaargangen terwijl ook het milieu sterk modifierend kan werken op de uiteindelijke afmetingen. Het laatste geldt ook voor andere groepen waterdieren: in overbevolkte cultures van *Daphnia* kan het gewicht per individu dalen tot 30% van het normale.

Afgezien van dergelijke gevallen beperken de individuele modificaties zich bij het dier voornamelijk tot het gedrag en dit kan bij de regulatie een grote betekenis hebben: bij overbevolking kan territoriumgedrag mede tot aanpassing voeren. Dit gedrag leidt, samen met de voedsel-

keuze, tot intraspecifieke concurrentie, die sterfte of vertrek naar ander terrein bevordert.

Planten zijn sterk modificeerbaar en reageren onmiddellijk op tekorten aan voedsel of ruimte in hun afmetingen, waarvan de specifieke maxima en minima veel verder uiteen liggen dan bij het dier. Niet het aantal individuen, maar het geoccupeerd oppervlak bepaalt de status van een soort, waarbij het er – binnen wijde grenzen – voor de zaadproductie niet toe doet of deze afkomstig is van een groot aantal kleine of een klein aantal grote planten. De intraspecifieke concurrentie – en in het algemeen: de regeling van het aantal – heeft daarom voor de soort alleen betekenis wanneer de stand zo dicht is, dat de planten niet meer normaal kunnen fructificeren. Op schaars begroeid terrein kan zich deze situatie voordoen als kiemplanten in dichte stand naast elkaar opgroeien. Als regel treedt er dan echter een regulatie door dichtheids-afhankelijke sterfte op (fig. 8).

Dit proces is al dikwijls beschreven, meestal aan de hand van veldwaarnemingen. De sterfte begint, wanneer bepaalde individuen door eerdere opkomst of een toevallig iets betere voeding een voorsprong krijgen. Door een cumulatief effect, waarbij zowel bovengrondse als ondergrondse concurrentie kan optreden, kan een kleine voorsprong uitgroeien tot een belangrijk verschil, waarbij achterblijvende individuen tenslotte verdwijnen. De grote specifieke verschillen die hierbij optreden zullen later worden besproken. Een bosbeheer kan erop gericht zijn, de eliminatie van achterblijvers door dunning te versnellen.

De intraspecifieke concurrentie uit zich – bij de plant in tegenstelling tot die bij dieren, het sterkst bij krachtige voeding. Het dier kan op voedselgebrek reageren met versterkte activiteit, de plant alleen met vergroting van het wortelstelsel en deze mogelijkheid is nog zeer beperkt (Brouwer, 1966); dit gaat bovendien steeds ten koste van de bovengrondse delen.

De plant kan alleen grote afmetingen bereiken en vele soortgenoten overvleugelen wanneer er binnen zijn bereik voldoende mineralen aanwezig zijn. Op een rijke standplaats overleeft een klein aantal grote individuen, terwijl bij gebrek – mits dit niet extreem is – een groter aantal maar kleinere planten zich handhaaft (tabel 1).

Deze regel geldt ook voor houtgewassen*.

* Mededeling van Ir. C. P. van Goor. Alle ervaring op dit punt stamt van toevallige waarnemingen als weergegeven in tabel 1. Proeven over de interactie tussen kiemplantsterfte en vruchtbaarheidstoestand schijnen te ontbreken.

Tabel 1 Aantal en totaal gewicht van planten van het groen streepzaad (*Crepis capillaris*) die 's zomers in grote dichtheid waren gekiemd op een stortplaats van grond.

	Standplaats 1 grof zand	Standplaats 2 grof zand met een laagje compost
Aantal planten	215	11
Gemiddelde bladlengte in mm	25	100
Totaal droog gewicht in mg	1800	3300
Stikstofgehalte in %	2,3	2,4
Totaal opgenomen stikstof in mg	41	78

De bepaling geschiedde in december, toen de planten de grond geheel bedekten. De twee monsters werden genomen van een oppervlak van 160 cm², op een onderlinge afstand van 2 m.

Volgens de landbouwplantenteelt wordt bij karige minerale voeding de hoogste opbrengst per eenheid van oppervlak bereikt bij een relatief hoog plantgetal, ook al is hierbij de individuele plantgrootte gering (fig. 1).

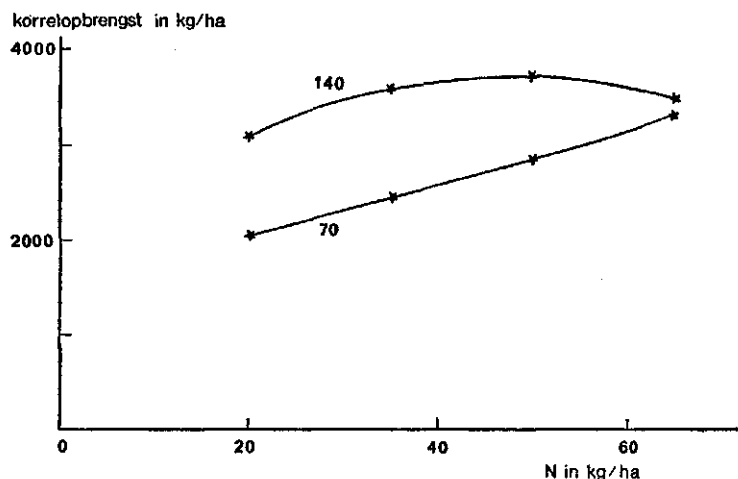


Fig. 1 Samenhang tussen zaadopbrengst van haver en stikstofbemesting bij twee plantdichtheden, 70 en 140 kg zaai zaad per ha (proefveld U 191 van de rijkslandbouwconsulent te Utrecht).

Stikstofgebrek kan, tot op zekere hoogte, worden gecompenseerd door verhoging van het plantgetal.

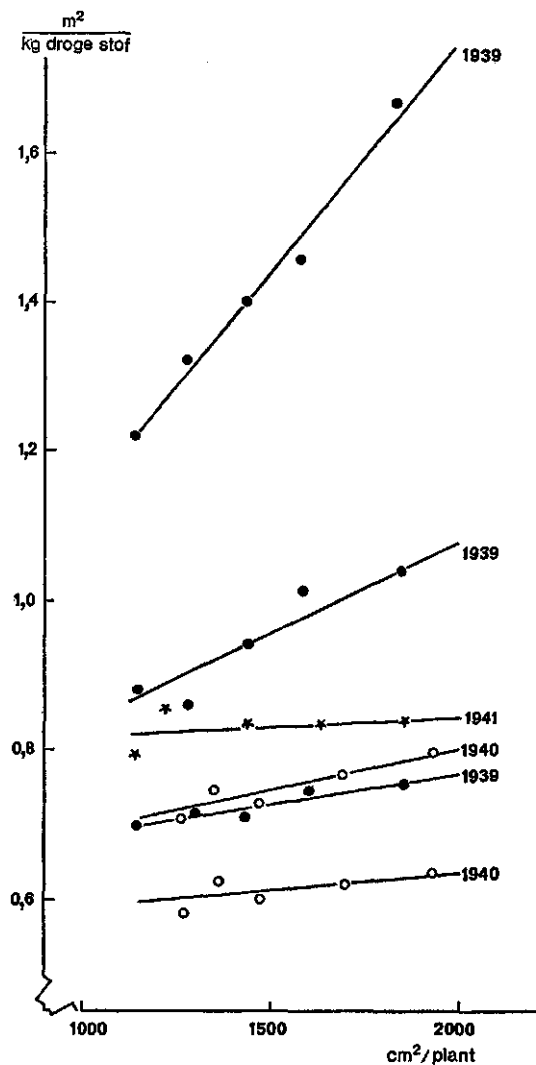


Fig. 2 Samenhang tussen de reciproke waarden van plantgewicht en aantal planten per m² bij voederbieten op proefvelden van verschillende vruchtbaarheid. Het blijkt, dat bij laag opbrengstniveau (dus boven in de figuur) de opbrengst het sterkst afhangt van het plantgetal. Naar de Wit, 1960

De samenhang tussen plantgetal en opbrengst per ha is wiskundig beschreven door De Wit (1960). Bij grafisch weergeven van proefresultaten volgens de door hem afgeleide formule blijkt inderdaad, dat het relatief effect van de plantdichtheid op de oogst per hectare hoog is bij laag opbrengstsniveau en wel in die zin, dat de oogst dan snel stijgt met verhoging van het plantgetal (fig. 2).

Dit verschijnsel is als volgt te verklaren (fig. 3).

Een gesloten gewas, dat de lichtenergie zo volledig mogelijk opvangt, is bevordelijk voor de productie. Het vermogen van een plant om ruimte in beslag te nemen, neemt met verbeterde voeding toe volgens een verzadigingskromme. Hieruit volgt, dat het bij een beperkte minerale voeding eerder mogelijk is, boven een bepaald grondoppervlak een aaneengesloten gewasdek te verkrijgen met een groot aantal kleine planten dan met een klein aantal grote.

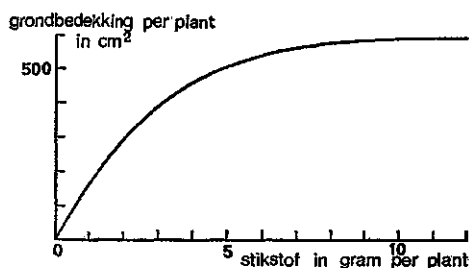


Fig. 3 Schema voor de samenhang tussen stikstofaanbod en grondbedekking van een vrijstaande plant (verzadigingskromme). Hier geeft 4 g N een grondbedekking van van 450 cm², 2 g N een van 300 cm². Verdeeld over twee planten geeft 4 g N dus een grondbedekking van 600 cm².

Een slechte minerale voeding schaadt vóór alles het vermogen van de plant om ruimte in beslag te nemen en slechts in mindere mate de fotosynthesefunctie. De kleine planten, die door de dichte stand bij suboptimale voeding worden verkregen, zien kans om door verplaatsing van mineralen van oude naar jonge organen van dezelfde spruit de assimilatie op gang te houden, waarbij tenslotte toch relatief veel produkt, zij het met een laag mineraal gehalte wordt geoogst (fig. 4). De plasticiteit van de plant strekt zich namelijk ook uit tot de chemische samenstelling. Ook het gevormde zaad is dan arm aan mineralen, maar overigens volwaardig.

De verminderde sterfte van kiemplanten, die men in natuurlijke

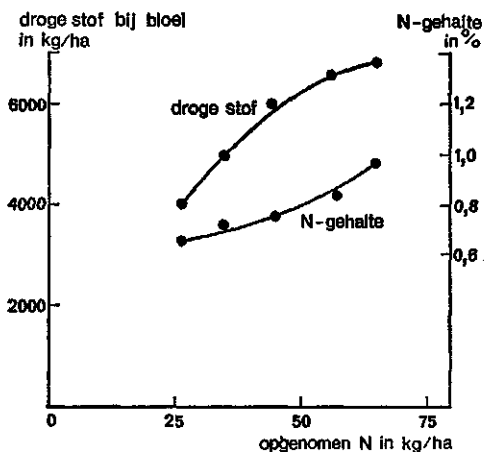


Fig. 4 Plantgewicht en stikstofgehalte van winterrogge tijdens de bloei op een bemestingsproefveld (IBS 139). Bij een stikstofopneming van bijv. 60 kg/ha is het plantgewicht per ha ongeveer 6700 kg; bij 30 kg/ha ongeveer 4500 kg, dus aanmerkelijk meer dan de helft. Het stikstofgehalte van de planten is in dit geval uiteraard lager.

vegetaties bij armoede aan mineralen ziet optreden levert dus ook hier de hoogste produktie die onder deze omstandigheden mogelijk is. Voor water geldt dit niet. Water gaat door verdamping verloren en wanneer totale uitputting dreigt, levert juist een gering plantgetal per oppervlak en een onvoldedige onderschepping van straling het beste eindresultaat.

Behoudens dit speciale geval levert vergelijking van plant en dier dus de merkwaardige tegenstelling op, dat onder omstandigheden van voedselgebrek bij de plant het voor de soort meest gunstig resultaat wordt bereikt door een verhoging van het aantal individuen per oppervlak en bij dieren door een verlaging. De aanpassing wordt bij de planten bereikt door een afnemning van de intraspecifieke concurrentie door vermindering van groeikracht terwijl bij de dieren juist een toeneming (via versterkte activiteit) een belangrijke bijdrage kan leveren.

Interspecifieke concurrentie

In het algemeen kan men stellen, dat bij dieren de interspecifieke concurrentie in een uitgebalanceerde biocoenose van beperkte betekenis is (Bakker, 1965). Men schrijft dit toe aan specialisatie, waarbij iedere soort

zijn oecologische nis bezet en min of meer langs de anderen heen leeft. Het territoriumgedrag is dan ook vóór alles gericht tegen de soortgenoot. Er zijn hierop wel uitzonderingen: de grote lijster (*Turdus viscivorus*) vertoont in de winter territoriumgedrag tegenover andere bessenetende vogelsoorten. Voor zeer nauw verwante soorten is interspecifieke territoriumgedrag in het broedterrein bekend. Wynne-Edwards (1962) noemt o.a. de combinatie fitis-tijftjaf en tuinfluiter-zwartkopgrasmus. Een duidelijke interspecifieke concurrentie om nestholten komt bij hollenbroeders voor (de pimpelmees legt het hierbij af tegen de koolmees, de middelste bonte specht tegen de spreeuw).

Een meer passieve interspecifieke concurrentie door het uitputten van voedselvoorraden komt ongetwijfeld voor, maar over de portee hiervan is weinig bekend. De duidelijkste gevallen hebben betrekking op introductie van vreemde soorten in een milieu, waar hun oecologische nis zwak is bezet. Het Amerikaanse schelpdier *Crepidula* schaadt in Europa de oester door voedselconcurrentie. Introductie van een hond (dingo) in Australië in voorhistorische tijd lijkt de buidelwolf (*Thylacynus cynocephalus*) van het vasteland van Australië te hebben verdrongen. Volgens Shorten (1946) verdwijnt de Engelse eekhoorn binnen 15 jaar, als de door de mens geïntroduceerde Amerikaanse grijze eekhoorn zich plaatselijk vestigt.

Bij planten treedt de interspecifieke concurrentie veel sterker op de voorgrond. In gesloten vegetaties is het licht, en de ruimte om het op te vangen, steeds een limiterende factor voor de groei. Schaduwplanten weten zich tot op zekere hoogte te onttrekken aan deze algemene interspecifieke concurrentie-situatie door aanpassing aan zwak licht. In zulk een geval spreekt men van 'subordinatie'.

Kan men bij de dieren de stelling wagen, dat de soortgenoot de ergste concurrent is, omdat hij dezelfde eisen stelt, bij de planten gaat dit zeker niet op. Hier is de ergste concurrent een andere soort met verwante eisen. Ook in een uitgebalanceerde plantengemeenschap, waarvan men van concurrentie op het eerste gezicht niet veel merkt, houden de samenlevende soorten elkaar voortdurend onder druk en dit draagt zelfs bij tot de stabiliteit. In zulk een gezelschap kan een soort zich niet tot een 'plaag' ontwikkelen: daarvan kan alleen sprake zijn bij introductie van vreemde elementen in een schaars begroeid milieu, zoals de schijfcactus (*Opuntia*) in Australië, de waterhyacint (*Eichhornia*) in Afrika.

Bij dieren echter kunnen ook autochthone elementen zich tot een plaag ontwikkelen, omdat de druk van de interspecifieke concurrentie

niet sterk is. Zij missen de druk van het algemeen tekort aan licht dat alle voor plantengroei gunstige standplaatsen kenmerkt.

Het massa-effect

Onder massa-effect verstaat men het verschijnsel, dat de onderlinge samenwerking van soortgenoten de positie van de soort als geheel relatief versterkt (mutualiteit).

Dieren Als we de statenvormende insecten als bijzonder geval terzijde laten, blijven over de vele min of meer sociale soorten, waarbij binnen de groep het individu een zelfstandige eenheid is en een zekere mate van intraspecifieke concurrentie blijft gehandhaafd.

Over de 'survival value' van sociale verschijnselen bij dieren is veel geschreven. De volgende aspecten worden daarbij genoemd:

1 Gezamenlijke afweer van – en waarschuwing voor – predatoren (bijv. alarmsignalen, gezamenlijke aanval van meeuwen en sterns op roofdieren die een broedkolonie binnendringen).

2 Het indiceren van voor de soort geschikte broed-, slaap-, of overwinteringsplaatsen.

3 Het elkaar vinden van de geslachten. Als voorbeeld: sociale balts- en paaiplaatsen. Bij vele vleermuizen heeft de copulatie plaats in de herfst, bij de traditionele overwinteringsplaatsen.

4 Het vormen van groeps-gezinnen. De bekendste voorbeelden vindt men bij de pinguïns (Wilson, 1907; Levick, 1915), waar een groepje gezamenlijk de zorg voor de jongen op zich neemt. De jongen zijn lang afhankelijk en de kans op wegvallen van de ouders in die tijd is groot. Ook de aansluiting die wijfjes met jongen van de eidereend bij elkaar zoeken is onder deze noemer te brengen. Duidelijke gevallen zijn in bij andere diergroepen schaars; bij de vogels zijn nog te noemen de Californische eikelspecht *Melanerpes* (Ritter, 1938) en de Zuidamerikaanse koekoek *Crotophagus* (Euler, cit. Stresemann, 1927-34). Deze soorten vormen gezinnen van 4 à 10 individuen, die bij de specht ook een gezamenlijke wintervoorraad eikels aanleggen. Deze worden vastgeklemd in (soms duizenden) gaatjes uitgehakt in de bast van één boom.

5 Sociaal jagen (bijv. pelikaanachtigen, leeuwinen).

6 Overdracht van ervaring van oude op jonge individuen bijv. het leiderschap van een oude hinde bij een roedel edelherten (Eygenraam, 1963), traditionele trekroutes en pleisterplaatsen bij ganzen, kraanvogels en

waarschijnlijk vele andere sociaal trekkende soorten.

De betekenis van tradities in het leven van dieren wordt waarschijnlijk sterk onderschat. Wynne-Edwards (1962) schrijft het uitsterven of zeldzaam worden van bepaalde soorten toe aan de vernietiging van tradities door intensieve vervolging. Hij noemt in dit verband de Amerikaanse trekduif (*Ectopistes migratorius*), de Groenlandse walvis en de Noordkaper (*Balaena glacialis* en *B. mysticetus*).

7 Het gemeenschappelijk scheppen van een gunstig milieu. Hier kan men denken aan de waterbouwkundige werken van bevers, de sociale nestbouw van enige Afrikaanse wevers en enkele andere vogels (Stresemann, 1927-34). Er zijn voorts vele gevallen van lagere dieren die gezamenlijk bepaalde structuren opbouwen zoals de worm *Tubifex* in zoet water, *Filograna* in zee. Voorts: Bryozoa, koralen en sponzen. Bij vastzittende dieren kunnen kolonievormende individuen elkaars groei beperken en dus verschijnselen vertonen, die aan de planten herinneren. Voor deze soorten gelden dan ook niet de bezwaren, die te grote modificatie voor mobiele vormen meebrengt (Knight-Jones and Moyse, 1961).

De voordelen, die men aan sociale verschijnselen bij dieren toeschrijft, hebben met interspecifieke concurrentie doorgaans geen direct verband. Gemeenschappelijke afweer van voedselconcurrenten, zoals de mens die toepast, is blijkbaar zeldzaam. Mather (1961) noemt een geval waarbij *Drosophila*-larven alleen bij voldoende dichtheid hun substraat kunnen vrijhouden van bacteriën en schimmels.

Wynne-Edwards (1962) merkt op, dat vele van de veronderstelde voordelen van groepsvorming bij dieren nooit voldoende zijn aangetoond en nooit volledig geaccepteerd. Dit is juist; immers groepsvorming trekt ook predatoren aan en het is moeilijk te bewijzen, dat dit de voordelen van gemeenschappelijke afweer niet volledig compenseert. Echter ook het alternatief dat Wynne-Edwards stelt, namelijk van een soort wapenschouw die regulerend werkt op het aantal, is onbewezen. Deze aspecten van de oecologie der hogere dieren lenen zich weinig of niet voor het experiment. De betekenis van sociaal contact bij walvissen of zelfs maar spreeuwen voor het voortbestaan van de soort kan men niet onder laboratoriumcondities onderzoeken. Men blijft hier aangewezen op interpretatie van veldwaarnemingen met de aan deze methode inherente onzekerheden.

Wanneer men nu vraagt naar de aanpassingen van het individu binnen de groep, dan liggen deze, zoals reeds opgemerkt, bij de mobiele diersoorten speciaal in het gedrag.

Het kan gaan van een simpele 'pik-volgorde' tot een gedifferentieerd patroon van leiderschap en subordinitie. Een suggestief voorbeeld hiervan is gegeven door Lorenz (1931) in zijn beschrijving van de sociale verhoudingen binnen een kauwenkolonie.

Planten Ook bij planten is de intraspecifieke groepsvorming een zoveel voorkomend verschijnsel, dat het voor de hand ligt de implicaties grondig te onderzoeken. De plant leent zich veel beter voor experimenten dan de hogere dieren door de vaste standplaats en de zo veel eenvoudiger betrekkingen tot het milieu, waarbij psychische factoren alvast ontbreken. Van deze mogelijkheid is nog maar weinig gebruik gemaakt.

Groepsvorming bij planten van één soort staat in de descriptieve vegetatiekunde bekend als sociabiliteit, waarvoor, op voorstel van Braun-Blanquet (1964), cijfers van 1-5 kunnen worden gegeven.

De mate van sociabiliteit hangt enerzijds af van de groeiwijze van de soort, bijv. bij het afsplitsen van zelfstandige zijspruiten, maar anderzijds van het milieu. Voor ervaren vegetatiekenners geeft de mate van gezelligheid waarin een soort voorkomt belangrijke aanwijzingen over de stabiliteit van een plantendek. In het algemeen wijst een fijn-diffuse verdeling van soorten binnen een vegetatie op stabiliteit, op een eindstadium van een ontwikkeling, terwijl groepsvorming typerend is voor pioniervegetaties en voor snelle veranderingen zoals die na grove storing kunnen voorkomen. (van Leeuwen, 1966)

Dit is plausibel, omdat kaal terrein gunstige mogelijkheden biedt voor uitbreiding van de soorten die het eerst de kans weten uit te buiten, terwijl na een lange ontwikkeling meer soorten zijn gearriveerd en verwezen naar de plaatsen in het inmiddels gedifferentieerde milieu waar ze zich het best kunnen handhaven.

Meestal wordt de sociabiliteit in de descriptieve sfeer gehouden, maar voor het voortbestaan van een soort heeft de groepsvorming in vele gevallen een even grote betekenis als bij het dier, zij het op andere wijze. De in het voorgaande genoemde punten 1-6 komen hier niet in aanmerking.

Van het aspect genoemd onder (7) zijn vele duidelijke voorbeelden gesignaleerd. Voorbeelden die men in de literatuur veel tegenkomt hebben betrekking op mossen: een dichte pol ('aggregatie') van individuen biedt een gezamenlijke bescherming tegen uitdrogen. Een individuele spruit van veenmos (*Sphagnum*) kan alleen groeien in een zuur milieu, maar grote pollen van bepaalde soorten kunnen zich zelfs in brak water hand-

haven doordat ze gezamenlijk een betrekkelijk klein aanrakingsvlak hebben met het ongunstig milieu en binnen de pol een optimale zuurgraad kunnen handhaven. Mattenbies (*Scirpus lacustris*) en zeebies (*Scirpus maritimus*) kunnen zich als gesloten veld of pol handhaven op plaatsen, waar de individuele plant door de golfslag teveel zou worden geschaad (Westhoff 1965).

De grootste betekenis van het massa-effect bij planten ligt echter waarschijnlijk in het aspect dat bij de dieren zeldzaam is en dat bij de mens waarschijnlijk slechts dank zij zijn intelligentie tot ontwikkeling is gekomen: de afweer van concurrerende soorten. Aljochin (1926) schijnt de eerste te zijn geweest die hierop heeft gewezen.

Het is plausibel te veronderstellen, dat het een plantesoort gemakkelijker valt om de concurrentie van een sterkere soort te weerstaan, naarmate het beter gelukt een ruimtelijke scheiding te handhaven. Dit kan gebeuren door een liefst ronde plek zo dicht mogelijk bezet te houden met soortgenoten, zodat het binnendringen van vreemde soorten wordt belet. Ook wanneer zaad van een potentieel sterkere soort kans ziet op zulk een plek te kiemen, kan de groei van deze vreemde kiemplant in vele gevallen sterker worden belemmerd, naarmate de zwakke soort een dichter stand vertoont.

Het experimenteel onderzoek over interspecifieke concurrentie heeft een goede basis gekregen door het werk van De Wit (1960, 1965, 1966).

De lotgevallen van twee soorten in een mengsel kunnen worden beschreven met behulp van de relatieve vermenigvuldiging (De Wit, 1960), d.i. de verhouding waarin de soorten zich vermenigvuldigen. Deze waarde is te vergelijken met het de in de populatiegenetica gehanteerde begrippen 'relative fitness', 'survival value' of 'adaptive value' (Li, 1955).

De Wit heeft gesteld, dat deze relatieve vermenigvuldiging bij twee soorten in mengcultuur onafhankelijk is van de mengverhouding zowel als van de dichtheid van stand. Dit betekent, dat de ondergang van de zwakste soort op den duur vaststaat, zodra maar enige menging optreedt. Hij vermeldt echter tevens de voorwaarden, waaronder dit geldt:

- 1 De soorten moeten elkaar uitsluiten. Dit betekent dat het profijt van de één kwantitatief wordt gecompenseerd door het verlies van de ander, zodat de som der verhoudingen (opbrengst in mengcultuur: opbrengst in monocultuur) 1 bedraagt. Dit hoeft niet zo te zijn, twee soorten kunnen hun maximale ontplooiing hebben in een ander seizoen, of ze kunnen stoffen afscheiden waarmee ze elkaar schaden of stimuleren (een voorbeeld geven De Wit, Tow en Ennik, 1966).

- 2 De soorten moeten gelijkvormige groeikrommen hebben, d.w.z. deze moeten gelijk zijn behoudens een multiplicatiefactor voor de opbrengst.
- 3 De soorten moeten ongeveer even hoog worden.

Is aan een van deze voorwaarden niet voldaan, dan is een dichte stand, waarin de concurrentie zo vroeg mogelijk begint na ontkieming, altijd voordelig voor de zwakste soort.

In de landbouw is 'dik zaaien' de primitiefste methode ter bestrijding van onkruid en dit klemde te meer in een tijd, toen men niet over goede methoden beschikte om het zaaizaad te schonen (vrij te maken van onkruidzaad). Men zaaide dan een mengsel van gewas en onkruid, met het gevaar, dat het gewas in de loop der jaren geheel verdween. Er is zelfs een hypothese die zegt dat de rogge zijn carrière als cultuurgewas is begonnen als onkruid in de veel oudere tarwe.

In het algemeen hebben landbouwgewassen (granen, erwten) grof zaad en een krachtige groei van de kiemplant. Hun positie tegenover onkruiden, die hen later potentieel de baas zijn door een veel hogere groei, maar die kleine kiemplanten hebben, wordt versterkt door dicht zaaien. Zo wordt het dicht zaaien van erwten een goed middel geacht om de wilde haver (*Avena fatua*) de baas te blijven. Deze plant groeit, wanneer hij als kiemplant niet tijdig wordt onderdrukt, ver boven de erwten uit.

De waarnemingen van Granström (1962), weergegeven in tabel 2, over het lot van de witte ganzervoet in een gewas erwten, kunnen ook zo wor-

Tabel 2 Vers plantgewicht in grammen van witte ganzervoet (Chenopodium album) in een veldgewas erwten van verschillende plantdichtheid 55 dagen na opkomst.

<i>Aantal erwteplanten per m²</i>	<i>Gewicht per plant bij de erwt</i>	<i>Gewicht per plant bij het onkruid</i>
0	—	9,0
70	22,4	2,3
120	15,0	1,4
190	12,1	0,5

Naar Granström, 1962.

den geïnterpreteerd. Zowel de afmetingen als de overlevingskansen van dit onkruid verminderen bij dichter zaai van erwten veel sterker dan die van het cultuurgewas.

Het duidelijkste voorbeeld van potentieel sterke soorten, die als kiem-

plant concurrentie slecht verdragen, zijn de houtige gewassen. In tabel 3 zijn enkele gegevens opgenomen betreffende kiemplanten van hulst (*Ilex aquifolium*) van ongeveer 6 maanden oud in vergelijking met rozetten van paardebloem (*Taraxacum*) en vingerhoedskruid (*Digitalis*) van ongeveer dezelfde leeftijd. Ondanks het groter zaadgewicht is de groei van hulst vergeleken bij deze kruiden in het eerste jaar uitermate gering.

Tabel 3 Gewicht en verdeling van droge stof in planten van enige maanden oud, bepaald in december

	Vingerhoedskruid (<i>Digitalis</i>)	Paardebloem (<i>Taraxacum</i>)	Hulst (<i>Ilex</i>)
Bladgewicht in mg	26000	4250	325
Stengelgewicht in mg	—	—	250
Wortelgewicht in mg	3340	6050	150
Bladgewicht: totaal gewicht	0,84	0,41	0,44
Gewicht van 1000 zaden in g	0,1	2,0	27,3

Deze verschillen in groeisnelheid hangen samen met een zeer sterk verschillende verdeling van de gevormde stof over wel en niet assimilerende organen. Naarmate er meer in blad wordt geïnvesteerd, wordt meer licht opgevangen en is een snellere stijging van de produktie van de jonge plant mogelijk. Een bladrozet van *Taraxacum* groeit minder snel dan een rozet van *Digitalis*, omdat een groot deel van de gevormde stof als reserve in de penwortel wordt opgeslagen. Dit stelt de plant in staat om het volgende voorjaar vroegtijdig te bloeien, maar het gaat ten koste van de uitbreiding van het bladrozet in het eerste jaar. Bij de hulst is de verdeling van de droge stof over de organen van de plant nog ongunstiger. Na de vorming van een spruitje met ongeveer zes dikke blaadjes met relatief gering oppervlak wordt de groei afgesloten met een rustende knop, waarna de gevormde stof in het eerste jaar niet meer wordt gebruikt om het assimilerende apparaat te vergroten, maar voor de vorming van steunweefsel (hout) in de spruit.

Deze ontwikkeling van de kiemplant is bij houtige gewassen zeer algemeen. Om een groeiwijze in te leiden die in later jaren de plant een overheersende positie zal verschaffen, moet de concurrentie-positie van de kiemplant worden opgeofferd, zodat de overlevingskansen in een gesloten vegetatiedek van kruiden vrijwel nihil zijn. Dit impliceert, dat de verdediging van de kruiden tegen de houtige gewassen gebaseerd moet zijn op

een grote dichtheid van stand en dat, in het algemeen, de kruidensoorten met de laagste groeiwijze het meest belang hebben bij een dichte stand.

In dit licht gezien is het ontbreken van effectieve middelen tot disseminatie bij vele zwakke soorten opmerkelijk.

In ons klimaat bestaat grasland alleen bij de gratie van maaien of weiden. Zonder ingreep zouden hoge kruiden en tenslotte bos zijn plaats innemen. Zijn concurrentie-positie is dus kwetsbaar. Het valt op, dat grassen niet beschikken over erg effectieve middelen tot verspreiding van zaad: de vruchtjes zijn hoogstens voorzien van kroonkafjes en naalden waarop de wind wat vat heeft of die door ruwheid enige mogelijkheid hebben tot het hechten aan vachten van zoogdieren. Van de inheemse verwanten heeft alleen het riet vruchtpluis, maar deze soort is in een voor hem optimaal milieu niet als een zwakke concurrent aan te merken.

Wat betreft de disseminatie bestaat er enige ambivalentie. Enerzijds lijkt het voor een soort belangrijk, dat het zaad een verre verspreiding krijgt en het ligt voor de hand hiermee het veel voorkomen van vruchtpluis, vruchtvlees, vleugels en haakjes in verband te brengen. Des te opvallender is het, dat zoveel soorten slechts zwakke of helemaal geen mogelijkheid tot zaadverspreiding hebben, met als meest krasse voorbeelden de aardnoot (*Arachis*) en de ondergrondse klaver (*Trifolium subterraneum*), die de vruchten onder de moederplant in de grond boren, zodat de verspreiding van het zaad actief wordt tegengegaan.

Bij een zeer globaal overzicht blijkt, dat speciaal sterke soorten middelen bezitten om de disseminatie te bevorderen.

Bessen geven (via vogels) mogelijkheden tot verspreiding in de orde van kilometers (zelfs van honderden kilometers) en dus tot eenzame vestiging. Bessen treft men het meest aan bij struiken, dus bij soorten, die, al zijn de kansen van de eenzame kiemplant gering, het bij overleving van de kruiden winnen. De bestuiving door insecten is bij beshesters regel en dit vermindert het bezwaar van eenzame vestiging.

Bij gevleugeld zaad denkt men in de eerste plaats aan bomen (es, esdoorn, iep, linde, berk, els, coniferen). Andere boomsoorten (eik, beuk) hebben grote, zetmeelrijke zaden, die aantrekkelijk zijn voor hamsteraars onder zoogdieren of vogels die ze in kleine voorraden in de grond verstoppert (bij de eik speciaal de Vlaamse gaai), zodat ze, als de eigenaar ontijdig omkomt, als kleine groepjes kiemplanten opslaan ('muizebosjes').

Gevleugeld zaad en objecten van hamsteraars geven een verspreiding in de orde van tientallen of honderdtallen meters, dus niet te dicht bij de

moederplant, maar ook niet ver uit de buurt. Het gaat dan ook (behalve bij de linde) om anemofiele vormen, waarvoor vestiging in de buurt van soortgenoten de kans op windbestuiving verhoogt. Ook dit is een massa-effect.

Het ontbreken van mogelijkheden tot zaadverspreiding vindt men vooral bij kruidachtige planten met lage groeiwijze en het ligt voor de hand dit in verband te brengen met de betekenis die een dichte stand, de vorming van 'families' (Weaver en Clements, 1938), voor hen heeft.

In een pol van weidegras als Engels raai wordt iedere open plek onmiddellijk gevuld met zijspruiten of jonge planten uit vlakbij gevallen zaad. Dit leidt tot de vorming van min of meer cirkelvormige pollens met korte grenslijn, wat de meest effectieve afweer geeft tegen potentieel sterkere soorten en dit werkt de patroonvorming in de hand, die men in vele vegetaties aantreft. Bij de weidegrassen heeft men te maken met soorten, die na de ijstijd in ons klimaat doorgaans slechts hun kans kregen op plaatsen die incidenteel werden ontbost door branden of andere storingen. Waarschijnlijk werden dergelijke open plaatsen op den duur steeds weer door het bos heroverd. Dit proces kon lang worden tegengehouden door herkauwers die juist hier een bereikbare vegetatie aantroffen en die door betreden en afgrazen opslag van houtige gewassen hielpen tegengaan. De terugkomst van het bos werd mede afgeremd door de genoemde eigenschappen van de grassen die erop zijn gericht, eenmaal veroverd terrein zo dicht mogelijk bezet te houden.

Bij de 'patroonvorming' speelt ook de heterogeniteit van bijna ieder milieu mee: het is duidelijk dat groepsvorming wordt bevorderd op voor de betreffende soort speciaal geschikte plekken. De onmiddellijke oorzaak van groepsvorming is uiteraard te zoeken in spruitvorming en zaadval. Uit oecologisch gezichtspunt interesseert ons echter vóór alles de vraag, welke betekenis de duidelijke neiging tot groepsvorming heeft voor het voortbestaan van soorten.

Verhouding tussen de individuen binnen de groep

Wanneer individuen van eenzelfde plantensoort tijdens de groei op éénstoten, beperken ze elkaars afmetingen. De gevolgen hiervan hangen geheel van de groeiwijze af. Bij Gramineëen bijv. bestaat de plant uit een aantal ongeveer gelijkwaardige eenheden, de spruiten. Tijdens hun ontwikkeling worden ze steeds zelfstandiger en krijgen ze ook een eigen wortelstelsel. De plant vormt er meer naarmate er ruimte is. Bij grote

standdichtheid wordt het aantal spruiten per individu minder, zonder dat dit (afgezien van extreme omstandigheden) veel repercussies heeft op hoogte, habitus en opbrengst van het gewas. Bij granen zijn veel onderzoeken verricht over de invloed van de standruimte op 'uitstoeling' en opbrengst (zie fig. 5).

Het blijkt, dat bij rogge het halmgetal en de opbrengst per m^2 over een breed traject weinig afhankelijk is van het plantgetal. De planten passen zich dus aan bij de beschikbare ruimte. Nog in maart verschillen de (in het voorafgaande najaar gezaaide) planten weinig in spruitgetal.

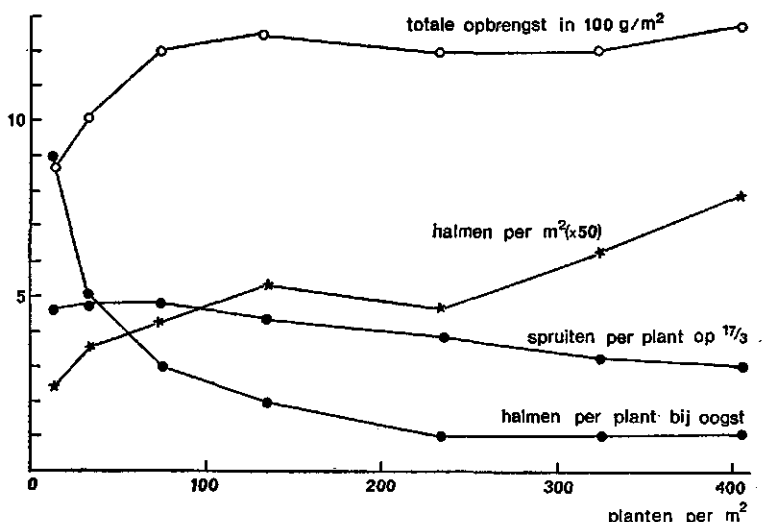


Fig. 5 De invloed van standdichtheid op spruitvorming en opbrengst bij winterrogge (naar gegevens van Bruinsma, 1966).

Over een zeer breed traject treedt compensatie op via het aantal halmen per plant, zodat opbrengst en halmgetal per m^2 relatief weinig worden beïnvloed. Dit wijst op een zeer goede vruchtbaarheidstoestand van het betreffende proefveld.

Wanneer daarna de voorjaarsgroei inzet, sterven bij dichte stand alle zijspruiten wegens gebrek aan ruimte af, zodat alleen de hoofdstelen een aar vormen. Bij ruime stand vermeerderd het aantal zijspruiten zich en vele hiervan vormen een aar, die gelijkwaardig kan zijn met die aan de hoofdstel. Zo wordt de gehele beschikbare ruimte gevuld, zodat bij bloei al moeilijk meer is te zien om hoeveel individuen het eigenlijk gaat. Dan

ontstaat er in bovenaanzicht een homogeen geheel, het typische beeld van een gesloten gewas. Niet het individu, maar de spruit is in dit gewas de eenheid. Grassen reageren ongeveer als granen (tabel 4). De gevormde zaadstengels zijn in aantal, lengte en bezetting over een breed traject

Tabel 4 Aantal en lengte van de bloeiwijzen bij Westerwolds raaigras (*Lolium multiflorum*) bij verschillende hoeveelheden zaai­zaad.

Hoeveelheid zaad	Aantal aren per m ²	Lengte der aren in cm
zeer gering	1141	17,5
5 kg per ha	1309	17,3
12 kg per ha	1413	17,2
25 kg per ha	1688	16,2

Naar Sonneveld en Evers, 1955.

weinig afhankelijk van het plantgetal. Het verschil tussen een grote en een kleine plant is niet zozeer gelegen in de afmetingen van de spruiten, als wel in hun aantal (fig. 6). De plant bestaat bij Gramineëen dus uit gelijkwaardige eenheden, die onder de druk der concurrentie gemakkelijk worden gereduceerd in aantal, waarbij het er weinig toe doet of de druk afkomstig is van spruiten van de moederplant of spruiten van de buren. De groeiwijze is plastisch.

Geheel anders is dit bij typische eenstengelige rozetplanten als de toorts (*Verbascum*) of het vingerhoedskruid (*Digitalis*). Hier blijft het individu als eenheid reageren, waarbij het streeft naar een alzijdige symmetrie; de lengte en de bezetting van de bloemstengel is zeer nauw gebonden aan de afmetingen van het individu.

Deze aplastische groeiwijze heeft belangrijke consequenties voor de intraspecifieke concurrentie. Als een groot en een klein rozet elkaar raken, ontstaat er een ongelijke strijd. Hier treedt dus geen confrontatie op van potentieel gelijkwaardige spruiten zoals bij de grassen, maar van bladeren en wortels van één spruit, die dank zij een exponentiële groei het snelst veld winnen bij het grootste exemplaar (fig. 7).

Zo is te verklaren, dat de sterfte van kiemplanten bij 'spruitvormers' onvergelykelyk veel geringer is dan bij rozetvormers (fig. 8). Het aantal overlevenden blijkt bij *Papaver* over een breed traject onafhankelijk van de uitzaai­verhouding. In feite is het afhankelijk van de vruchtbaarheids­toestand (tabel 1).



Fig. 6 Groeiwijze van een graan.
Binnen ruime grenzen ligt het verschil tussen een grote en een kleine plant in het aantal spruiten per plant.



Fig. 7 Groeiwijze van een typische rozetplant (vingerhoedskruid, *Digitalis purpurea*).

Het verschil tussen een grote en een kleine plant ligt steeds in de afmetingen van de (enige) spruit.

De uitbreiding van het individu geschiedt bij de grassen in de richting van de minste weerstand, zodat de symmetrie gemakkelijk verloren gaat.

De planten voegen zich aaneen tot een gewas van spruiten, die door hun erecte groei een grote dichtheid toelaten. Zo wordt de gesloten grasmat mogelijk, die een grote resistentie bezit tegen vertrappen door dieren en in het algemeen zich gemakkelijk herstelt bij schade, hetzij door vorming van nieuwe spruiten of door opslag uit zaad.

Bij typische rozetplanten met hun strijd op leven en dood treft men ook wel groepen soortgenoten aan, maar zelfs dan is van een 'gewas'

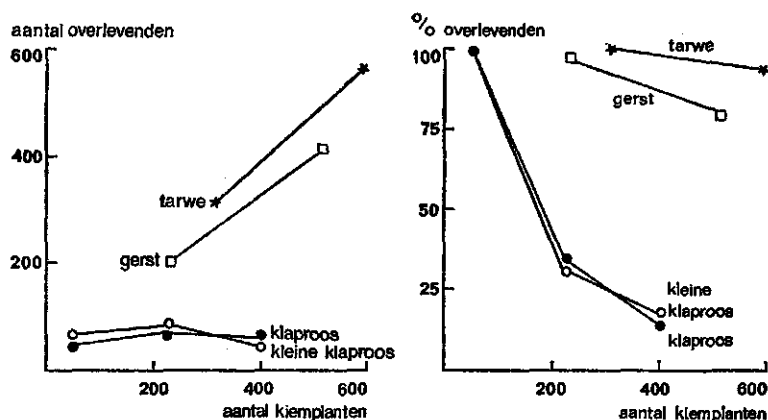


Fig. 8 Overleving van kiemplanten bij verschillende dichtheid van opkomst bij granen en rozetvormende papavers (*Papaver dubium* en *P. rhoeas*). Naar gegevens van Granström (1962) en Harper (1960).

moelijk te spreken. Deze groeiwijze komt dan ook veel voor bij soorten die zich als pioniers vestigen op nieuw land of op opgevallende plekken en bij soorten van om andere redenen schaars begroeid terrein, waar ze zich nu hier, dan daar vestigen. Tot deze groep behoren veel anemochore (vruchtpluisdragende) composieten, zoals de grote tweejarige distels van het geslacht *Carduus* en *Onopordon*, maar ook de kleinere als de paardebloem-achtige soorten. Ook andere plantenfamilies hebben vertegenwoordigers met vergelijkbare groeiwijze, zoals de al genoemde Scrophulariaceën (*Verbascum*, *Digitalis*).

Tussen de bovengenoemde uitersten, namelijk de typisch gewasvormen de grassen en de individualistische rozetplanten bestaan vele overgangen. Er zijn overjarige composieten, waarbij uit een vertakte kruipende wortelstok tal van kleine platte rozetten opstaan, die tezamen een mozaïek vormen waarbij het evenals bij de grassen moeilijk is na te gaan, uit hoeveel individuen het oorspronkelijk is ontstaan, zoals bij het madeliefje (*Bellis*) en bij muizenoor (*Hieracium*) (fig. 9, 10).

Naast de planten die een pol vormen van opstijgende spruiten vindt men soorten met kruipende stengels, die op de knopen wortelen en dus eveneens zijassen vormen met een grote mate van zelfstandigheid. Ook deze kunnen dichte zoden vormen, zoals muur (*Stellaria media*), witte klaver (*Trifolium repens*), gevlekte dovenetel (*Lamium maculatum*) (fig. 11), en dat zelfs nog in sneller tempo dan de soorten die vlak bij de hoofdas bewortelde spruiten vormen.

Het opstaan van nieuwe spruiten uit kruipende stengels of wortelstokken op grote afstand van de moederplant vinden wij bij sterke soorten zoals riet (*Phragmites*) of pioniers van kaal terrein, zoals de zandzegge (*Carex arenaria*).

Planten met liggende (dus niet-wortelende) stengels zoals de reigersbek (*Erodium cicutarium*) gaan lijken op de één-assige rozetplanten. Ze hebben met deze als zwak punt gemeen, dat de in beslag genomen ruimte niet bezet is met een groot aantal apart bewortelde eenheden die bij beschadiging de gaten snel kunnen opvullen.

Een zeer grote groep van soorten, variërend van kleine eenjarigen tot houtige gewassen vormen vele opstijgende zijtakken, maar zonder eigen beworteling. Ook deze kunnen een homogeen gewasdek vormen, al blijven de deelnemende individuen apart herkenbaar. De intraspecifieke concurrentie is hier minder fel dan bij de rozetplanten. Bij confrontatie van twee individuen hebben zijtakken van een grote plant meestal een zekere voorsprong omdat ze gemiddeld hoger zijn ingeplant en de cen-



Fig. 9 Mozalek van rozetten van madeliefje (Bellis perennis) zoals deze in een gazon en in vruchtbare, regelmatig beweide grasland worden aangetroffen.

trale voorziening met vocht en mineralen doorgaans beter zal zijn. Wat betreft de assimilatie zijn ze echter op zichzelf aangewezen. De 'zelf-uitdunning' (sterfte van zwakkere exemplaren) is daarom minder uitgesproken dan bij de rozetplanten zonder zijassen, waar ieder nieuw blad door de hele plant van assimilaten wordt voorzien, zodat een grote plant altijd grotere bladeren heeft dan een kleine plant. Bij dichte stand hebben alle laag ingeplante takken de neiging tot afsterven door lichtgebrek. Bosbouwers spreken in dit verband van 'takreiniging' (vrij naar het Duitse 'Astbereinigung').

Gewaseffecten

Deze term is bij het landbouwkundig onderzoek ingeburgerd om aan te geven dat een plantenindividu in een gewas anders reageert dan op een vrije standplaats. De keerzijde van het verschijnsel wordt wel aangeduid als 'poteffect', en het is een algemene ervaring dat het trekken van conclu-

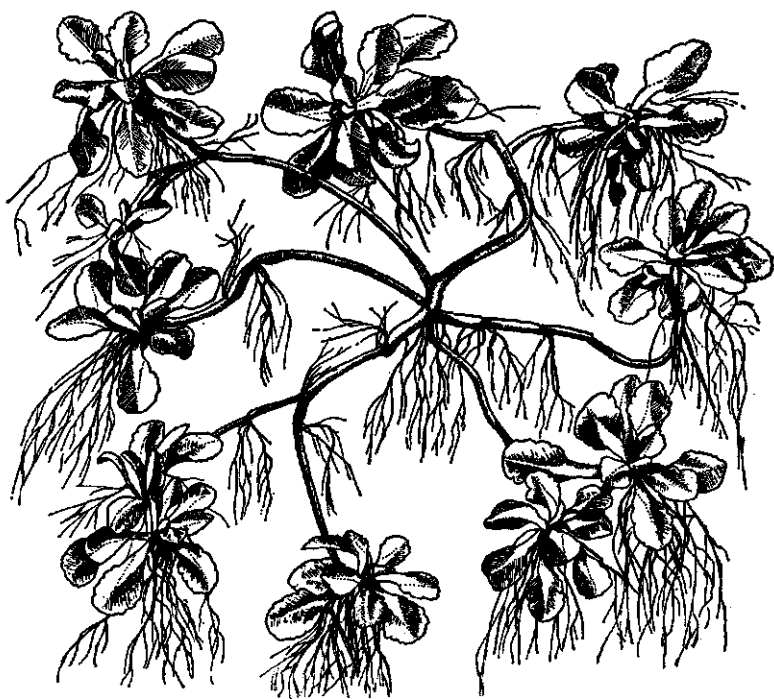


Fig. 10 Een afzonderlijke plant uit het mozalek van fig. 9 met de verbindende wortelstokken. Het gehele mozalek bestaat uit enige van deze individuen, die wellicht via zaad van dezelfde moederplant stammen.

sies over het gedrag van een veldgewas aan de hand van potproeven gevaarlijk is. Aan een grondige analyse van dit probleem is men nog niet toe gekomen, hoewel de tijd er thans rijp voor schijnt.

De fraaie rechte stammen in een goed beukenbos zijn ook het resultaat van een gewas-effect, namelijk de reeds genoemde 'Astbereinigung'. De vrijstaande beuk ziet er geheel anders uit: hij heeft een lage vertakking en een stam die door de houthandel laag wordt gewaardeerd.

Het gewas-effect is wellicht steeds te verklaren uit de beperkingen die het individu worden opgelegd bij het in beslag nemen van ruimte. Als de kronen een gesloten dek vormen, kunnen de bomen alleen nog maar omhoog, het is de enige richting waar ruimte en licht is te vinden. Bovendien is de groei van dit moment af lineair, omdat het individu on-

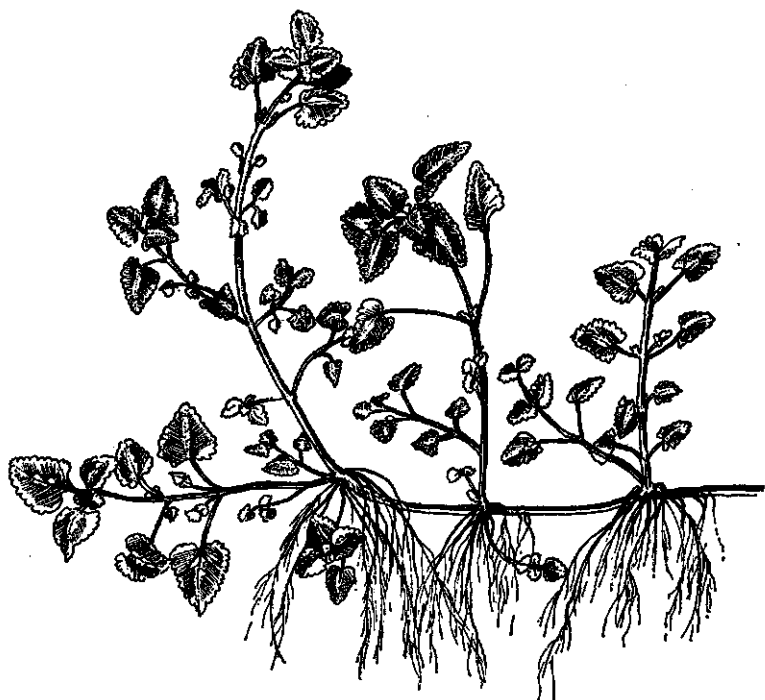


Fig. 11 Een kruipende stengel van de gevlekte dovenetel (Lamium maculatum) met zijspruiten en beworteling op de knopen.

danks zijn groei niet méér licht kan opvangen in de loop van de tijd, zolang de soortgenoten-buren tegen hem zijn opgewassen en dat is in het algemeen wel het geval als het dunnings-stadium voorbij is. Bij een vrijstaande plant is de groei exponentieel, omdat er steeds meer licht wordt opgevangen. Zoals reeds opgemerkt, neemt de groei dan sterker toe, naarmate er meer van de gevormde droge stof in bladoppervlak wordt geïnvesteerd.

Het temperatuureffect op de groeisnelheid wordt voor een belangrijk deel bepaald door deze verdeling en verwerking van stof in de organen van de plant (van Dobben, 1962).

In het algemeen neemt de spruit-wortel verhouding en het vochtgehalte van het blad toe bij hogere temperatuur; bij maïs komt in het traject 16-25°C de (zeer sterke) versnelling van de groei naar schatting voor 50% voor rekening van deze 'formatieve' effecten. De rest

komt dan voor rekening van versnelde fotosynthese.

Deze invloed van formatieve effecten valt na sluiting van het gewas weg en dit heeft belangrijke repercussies op het temperatuuroptimum voor de productie van maïs (fig. 12).

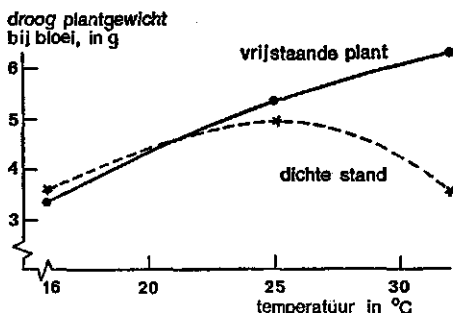


Fig. 12 Reactie op de temperatuur van het kleine, dagneutrale maïsras 'Gaspé flint'.

Het optimum blijkt bij het gewas geheel anders te liggen. Bij lage temperatuur neemt de groeisnelheid van het gesloten gewas minder sterk af dan bij de vrijstaande plant, omdat dan alléén de fotosynthese-functie bepalend is voor de groei.

Het lijkt waarschijnlijk, dat bij vele warmteminnende soorten een dergelijke daling van het temperatuuroptimum bij gesloten gewas optreedt. Dit komt erop neer, dat ze de vertraging van de groei die ze in koel klimaat ondervinden, gedeeltelijk kunnen compenseren door een dichte stand, zoals dit ook kan gebeuren met de vertragingen die voortvloeien uit gebrek aan mineralen (vergelijk blz. 82). Zo kan ook maïs zich in zijn noordelijkste gebieden van verbouw alleen handhaven als 'snijmaïs' met grote standdichtheid.

Het lijkt dus in principe waarschijnlijk, dat thermofiele vormen zich in het koudste deel van hun areaal het best handhaven in dichte groepen kleine exemplaren. Braun-Blanquet (1964) vermeldt dit verschijnsel voor bomen boven de boomgrens, maar veronderstelt ter verklaring microklimatologische factoren. Het een sluit het ander overigens niet uit.

Uit statistische onderzoeken is hierover weinig uitsluitsel te verwachten, omdat de heterogeniteit van vrijwel ieder milieu er toe leidt, dat een soort aan de grens van zijn areaal zich dikwijls ook als enkeling op een geschikt plekje zal weten te handhaven. Ook hier kan alleen ex-

perimenteel werk de vegetatiekunde verder brengen.

Ook ten aanzien van de minerale voeding bestaat er een groot verschil tussen de vrijstaande plant en het gewas. Bij granen eist de vrijstaande plant een verzadiging met stikstof om een zo hoog mogelijke opbrengst te leveren, omdat slechts dan het potentiële aantal zijassen tot ontwikkeling kan worden gebracht.

In een gewas van normale dichtheid kan de plant bij gebrek aan licht maar weinig zijassen vormen en meer is ook niet nodig, omdat dan al

Tabel 5 Plantgewicht en stikstof bij tarwe tijdens de korrelrijping bij verschillende stikstofvoorzieningen (alles in mg).

	<i>Vrijstaande plant</i>		<i>Plant zonder zijassen (als bij dichte stand in het gewas)</i>	
	<i>plantgewicht</i>	<i>opgenomen stikstof</i>	<i>plantgewicht</i>	<i>stikstof</i>
Verzadiging met stikstof	29800	560	5000	90
Matig aanbod van stikstof	8600	60	4900	40

Naar van Dobben, 1965.

spoedig alle beschikbare licht wordt opgevangen. Het blijkt dat onder deze omstandigheden reeds bij een bescheiden stikstofgehalte de potentiële opbrengst kan worden bereikt, zolang de plant maar niet vervroegd afsterft wegens gebrek aan stikstof (van Dobben, 1965). Uit tabel 5 blijkt, dat een verminderde opneming van stikstof bij de vrijstaande plant de opbrengst sterk doet dalen, maar bij een 'gewasplant' nauwelijks.

Schadelijke massa-effecten en cyclische processen

De nabuurschap van soortgenoten heeft niet slechts positieve aspecten. Deze kan ook ziekten en predatie in de hand werken. Dit is ook bij dieren het geval.

Het is geen toeval dat we het begrip 'vogelkolonie' gemakkelijk associëren met kleine eilanden, eenzame rotsen, moerassen of hoge bomen. Over gradaties van fytofage insecten in monocultures en hun beëindiging door parasieten is veel onderzoek verricht.

In verschillende vegetaties zijn 'cyclische processen' beschreven, waarbij het vegetatiepatroon zodanig verandert, dat de deelnemende soorten als het ware meerdere malen van standplaats ruilen. Deze processen zijn uitvoerig behandeld voor hoogvenen (voor een korte samenvatting zie Westhoff, 1965, p.332). Op Engelse heiden kan *Calluna* tijdelijk het veld ruimen voor adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) of schapegras (*Festuca ovina*). Watt (1947) stelt, dat in zulke gevallen tijdens de groei van de dominante soort een ophoping van organisch materiaal optreedt, waardoor het milieu geschikter wordt voor andere soorten. Onder deze soorten heeft weer afbraak van dit materiaal plaats, waarna zich na verloop van jaren weer jonge heideplanten op de betreffende plek kunnen vestigen.

Stoutjesdijk (1959) geeft vergelijkbare voorbeelden van de Veluwe. Een hoog ontwikkelde heidevegetatie heeft ook hier neiging tot afsterven, waarna zich vooral korstmossen, maar ook het gras bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) kunnen vestigen. Waar verdichte lagen optreden kan de heide met het pijpestrootje (*Molinia*) afwisselen. De door de heide gevormde ruwe humus wordt in deze fase verregaand afgebroken, waarna zich weer jonge heideplanten vestigen.

Het valt op, dat de auteurs die zich met cyclische processen hebben beziggehouden, het accent leggen op abiotische factoren ter verklaring, ofwel ze spreken zoals Kershaw (1964) van verouderingsverschijnselen. Muller (1966) noemt bij *Salvia leucophylla*, een steppenplant die veel vluchtige terpenen vormt en daarmee in aggregatie de groei van andere soorten remt, auto-intoxicatie als oorzaak van het verdwijnen van oudere bosjes. Hier zou dus een nuttig massa-effect op den duur in een schadelijk verkeren.

Het ligt echter voor de hand, om bij deze processen ook te denken aan de vruchtwisseling in de landbouw, welke vrijwel wordt beheerst door fytopathologische aspecten. Het kan hier gaan om fungi (voetziekten bij granen), om nematoden (de 'bodemmoetheid') en ook om insecten. Zelfs bij de gewasopvolging moet rekening worden gehouden met polyfage vormen (geen vlas na erwten wegens het gevaar van thrips).

Ook bij de aanleg van boomgaarden moet vruchtwisseling worden toegepast; de oorzaken zijn hier echter niet bekend. De fijnspar (*Picea abies*) schijnt zonder gevaar op gekapt terrein te kunnen worden gevolgd door dezelfde soort (Holmsgaard, 1966). Overigens bestaan er aanwijzingen dat ook in bossen cyclische processen voorkomen bijv. tussen den en berk (Tansley, 1949). De vruchtbaarheidstoestand heeft hier

ongetwijfeld invloed.

Door Ennik, Kort en van de Bund (1965) is aangetoond, dat het verdwijnen van grote plekken witte klaver uit gazons samengaat met een hoge concentratie van de schadelijke cystenvormende nematode *Heterodera trifolii* in het centrum van deze plekken. De 'verouderingsverschijnselen' door Kershaw gesignaleerd in pollen *Agrostis* en *Pteridium* zouden in dit licht nog eens moeten worden bekeken.

In een gemengde vegetatie merkt men van planteziekten niet veel. Hun verspreiding zal door de permanente druk van de interspecifieke concurrentie stellig worden tegengegaan. Bij het kweken van wilde soorten ziet men veel vaker ziekten optreden dan in het veld: dan zullen individuen met verminderde groei­kracht zeer snel worden verdrongen door een andere soort die onvatbaar is voor de betreffende ziekte.

Toch moeten ziekten onder dergelijke omstandigheden wel verminderend en zelfs regulerend kunnen werken ten aanzien van een soort. Hierover is echter weinig bekend; voorbeelden van beïnvloeding door ziekten hebben doorgaans betrekking op spectaculaire epidemieën in monocultures, zoals ze veel voorkomen in cultuurge­wassen maar ook wel in wilde vegetaties, zoals bij het zeegras (*Zostera marina*), dat sinds de dertiger jaren bijna geheel uit de Waddenzee is verdwenen. Van enige regulatie is in zulke gevallen uiteraard geen sprake en in dit geval ook niet van een cyclisch proces, want de prachtige zeegrasvelden zijn niet door een gelijkwaardige vegetatie vervangen.

Naarmate aan cyclische processen meer betekenis toekomt, zullen ze bijdragen tot de soortenrijkdom van een vegetatie, omdat de dominantie van één soort of enkele soorten vermindert. Ook zullen ze de stabiliteit van een gezelschap kunnen vergroten, omdat iedere plek wordt verdedigd door de soort die er op dat moment de grootste groei­kracht kan ontwikkelen.

De ervaring, dat bij blijvend grasland een mengsel de hoogste opbrengst geeft, kan wellicht gedeeltelijk worden verklaard door wat men zou kunnen noemen een natuurlijke, pleksgewijze vruchtwisseling.

DR. IR. J. H. VAN DER VEEN

Inleiding: historische ontwikkeling en taakverdeling

Centraal en van blijvende waarde in Darwin's theorie over de evolutie van lokale typen en van soorten, is de rol die hij toeschrijft aan de natuurlijke selectie en, waar het huisdieren en cultuurplanten betreft, aan de kunstmatige selectie. Omtrent de *aard* en het *ontstaan* der gegeven erfelijke variatie tastte hij echter min of meer in het duister. Wat betreft het eerste aspect, de *aard*, stond hij open voor de kritiek dat de theorie der 'blending inheritance' een voortdurende nivellering der erfelijke verschillen impliceerde, dus ook een van generatie op generatie herhaald verdunnen van 'sports' (later mutaties genoemd). Immers volgens deze theorie zouden de genetische bijdragen der ouders zich als vloeistoffen vermengen om daarna nooit meer te ontmengen. Voor het tweede aspect, het *ontstaan*, zocht hij aansluiting bij Lamarck's these der verworven erfelijke eigenschappen, zij het met duidelijk uitgesproken reserve.

Na de herontdekking van de Mendel-regels omstreeks 1900 duurde het toch nog geruime tijd voordat deze aanvaard werden als algemeen geldig uitgangspunt bij de analyse van de genetische structuur van populaties en bij de genetische interpretatie van evolutieprocessen. Voor deze vertraging zijn een tweetal oorzaken aan te geven.

In de eerste plaats bestudeerde een belangrijke groep biometrici (Galton, Pearson) een aantal continu verdeelde, zgn. kwantitatieve kenmerken, waaronder de lengte van het menselijk lichaam. Hierbij bleek identificatie der individuele genotypen niet mogelijk. De biometrici bleven vasthouden aan hun oorspronkelijk standpunt, dat de gevonden correlaties tussen verwanten eerder te verenigen waren met het principe der 'blending inheritance' dan met dat der 'discrete, integere genen'. De grote stoot tot het generaliseren der Mendel-regels tot kwantitatieve kenmerken werd gegeven door enerzijds Johannsen, die aansluitend aan

zijn theorie der zuivere lijnen een scherp onderscheid maakte tussen de bijdragen van verschillen in genotype en van verschillen in milieu tot de totale fenotypische variatie; anderzijds door Nilsson-Ehle en East, die op grond van hun onderzoekingen wezen op de bijdrage van polymere genen of multiële factoren tot de zich als continu voordoende verdeling der fenotypen. Dergelijke polygenen – om een latere term te gebruiken – zouden in de regel elk voor zich een gering effect hebben, doch 'en masse' tot grote contrasten kunnen leiden.

De tweede oorzaak van de genoemde vertraging lag in het feit dat De Vries ter ondersteuning van zijn mutatiethorie onder meer wees op de – soms zeldzaam optredende – varianten van *Oenothera lamarckiana* die een complex van fenotypische veranderingen ten opzichte van het ouderlijke type vertoonden. Later werd duidelijk, dat we hier te maken hebben met recombinatieproducten van deze plant met zijn uitzonderlijk chromosoomgedrag. Maar aanvankelijk werd aldus een overtrokken voorstelling verkregen van de orde van grootte en complexiteit van het fenotypisch effect der mutaties als aangrijpingspunt voor de natuurlijke selectie. Een beter inzicht ontstond op grond van uitgebreid onderzoek van een breed spectrum van spontane mutaties bij *Drosophila*, en op het eind der twintiger jaren ook door de mogelijkheid soortgelijke mutaties kunstmatig door straling te induceren (Muller, en ook Stadler bij maïs). Genen op een groot aantal loci bleken onafhankelijk van elkaar te kunnen muteren en ook de grote variatie in de geprononceerdheid van het fenotypisch effect was duidelijk naar voren gekomen.

In de twintiger jaren bestond er geen twijfel over het feit dat er in een kruisbevruchtende populatie een enorme genotypische variabiliteit fenotypisch schuil kan gaan. Proeven zoals reeds eerder verricht door East en Shull met maïs, lieten zien hoe na inteelt een ware explosie van fenotypen plaatsvindt. Men moet daarbij bedenken dat wanneer er op 20 loci twee verschillende allelen aanwezig zijn, er 3^{20} , dat is ongeveer 3,5 miljard, verschillende genotypen kunnen bestaan. De genotypische variatie is gebaseerd op mutatie, doch ontvouwt zich pas in volle omvang door recombinatie. In dit licht bezien zijn bij 1000 loci geen twee individuen in een kruisbevruchtende populatie gelijk, en is ook elke mens uniek, behoudens identieke tweelingen.

De centrale vraag was geworden, en is inderdaad tot nu toe gebleven: hoe komt het, dat de per locus met lage frequenties ontstane, voornamelijk recessieve, mutaties welke over vele generaties cumuleren, door de populatie bewaard worden, in haar 'gene pool' worden geïncorporeerd?

Deze reservoirfunctie, deze sponswerking, werd reeds scherp geformuleerd door Chetverikov (1926), wiens publikatie overigens pas in 1961 in het Engels werd vertaald. De tijd was rijp voor het opstellen van genetische modellen waarin tegelijkertijd rekening werd gehouden met de invloed van het paringssysteem en met de evolutiefactoren mutatie, selectie, migratie en toevalsfluctuaties ('random genetic drift'). Hoe verschuiven onder invloed van deze krachten gen- en genotype-frequenties, en op welke wijze komen evenwichten hierin tot stand?

Het was omstreeks 1930 dat een drietal mathematisch hoog begaafde onderzoekers hun werk samenvatten in nu klassiek geworden publikaties: 'The genetical theory of natural selection' van R. A. Fisher (1930), 'Evolution in Mendelian populations' van Sewall Wright (1931) en 'The causes of evolution' van J. B. S. Haldane (1932). Hoe solide het toen plotseling gelegde fundament voor de theoretische populatiegenetica bleek te zijn wordt duidelijk uit de woorden van Lewontin (1963): "By the end of 1932 Haldane, Fisher and Wright had said everything of truly fundamental importance about the theory of genetic change in populations and it is due mainly to man's infinite capacity to make more and more out of less and less, that the rest of us are not currently among the unemployed". Anderzijds is dit een 'overstatement', immers mede op grond van de bevindingen van de experimentele populatiegenetica bleek het noodzakelijk, vele verfijningen aan te brengen in de aanvankelijk eenvoudig gestelde modelsituaties. Men denke hierbij onder meer aan de gevolgen van koppeling en aan interacties tussen loci (epistatische interactie).

Door haar verhelderende invloed heeft de theoretische populatiegenetica een belangrijke stimulans gegeven aan de experimentele populatiegenetica, te velde en in het laboratorium, een situatie analoog aan de arbeidsverdeling in de fysica. De aanvankelijke kloof tussen mathematische voorspelling op grond van modellen en experimentele verificatie en waar nodig uitbreiding en modificatie der modellen, is de laatste vijftien jaar grotendeels overbrugd.

Aan het veldonderzoek, veelal aangevuld met laboratoriumwerk, zijn bekende namen verbonden, zoals Ford, Sheppard, Dobzhansky, en als voorbeeld van versnelde evolutie - hoewel nog steeds micro-evolutie - heeft het industrieel melanisme (Kettlewell) zijn weg naar vele leerboeken gevonden. Het genetisch interpreteren van een gevonden situatie, en aansluitend daarop het meten van selectie in de natuur, is een bijzonder gecompliceerde, maar ook zeer boeiende aangelegenheid. Een

representatief overzicht werd gegeven door de Ruiter (1959) tijdens een vroeger symposium ("Evolutie").

Het wellicht meest interessante en in elk geval fenotypisch best beschreven object van populatiegenetisch veldonderzoek is de mens. De weinige nakomelingen per individu en de lange generatieduur worden ruimschoots gecompenseerd door de grote aantallen waarvan een uitstekende afstammingsadministratie ter beschikking staat. Via een ver doorgevoerde beheersing van het eigen milieu bepaalt de mens nu in sterke mate zijn eigen populatiegenetische geschiedenis, overigens nog met vaak moeilijk te voorspellen uitkomsten.

Populatiegenetische inzichten drongen ook spoedig het terrein binnen van de door de mens geleide, opportuun gerichte evolutie van planten en dieren. Met name voor de dierfokkerij werden de verschillende consequenties uitgewerkt door Lush, I. Johansson, Lerner, Robertson en vele anderen, terwijl, eigenlijk wat aan de late kant, Allard (1960) ruime aandacht aan de populatiegenetica besteedde in een op de plantenveredeling gericht leerboek. In tegenstelling tot wat het geval is bij natuurlijke selectie, blijft kunstmatige selectie niet beperkt tot het individuele fenotype, maar vormen ook de waarnemingen aan verwanten in horizontale of verticale lijn een belangrijk criterium. Het licht dat de in de plantenveredeling opgedane ervaringen kunnen werpen op evolutieprocessen, werd in het symposium "Evolutie" beschreven door Dorst (1959).

De kunstmatige selectie vormt ook een belangrijk moment bij het onder gecontroleerde omstandigheden, dat wil zeggen in het laboratorium, verrichte populatiegenetisch onderzoek. Daarbij gaat het in de eerste plaats om de analyse van de genetische architectuur van populaties, als momentopname en zoals die zich wijzigt in de tijd. Over dit zo vruchtbaar gebleken terrein van onderzoek wordt in dit symposium gesproken door Scharloo.

Elementen der theoretische populatiegenetica

Terugkerend tot de theoretische populatiegenetica is het voor een nadere oriëntatie wellicht nuttig, enige in populatiegenetische modellen in te bouwen elementen de revue te laten passeren, waarbij vanzelfsprekend enkele verwijzingen naar concrete situaties niet achterwege mogen blijven. Eenvoudigheidshalve zullen de elementen paringssysteem, mutatie, selectie, migratie en toevalsfluctuaties afzonderlijk en dus niet zozeer in

hun onderlinge samenspel behandeld worden. Voorts blijft de bespreking voornamelijk beperkt tot monofactoriële splitsingen. Ter geruststelling kan gezegd worden, dat het inbrengen van de nu verwaarloosde complicerende aspecten meestal slechts leidt tot verandering van het resultaat in kwantitatieve zin, en zelden in kwalitatieve zin. Wanneer men op grond van de theorie onderscheid wil maken tussen alternatieve hypothesen ter verklaring van een gegeven situatie, dan worden natuurlijk ook deze kwantitatieve verschillen van doorslaggevend belang.

Paringsystemen Men kan zich voorstellen dat in een roggeveld met betrekking tot een anthocyaanlocus de drie genotypen voorkomen met de relatieve *genotype*-frequenties

$$f_2(AA), f_1(Aa) \text{ en } f_0(aa), \text{ waarbij } f_2 + f_1 + f_0 = 1.$$

De relatieve *gen*frequenties zijn per definitie

$$p(A) = f_2 + \frac{1}{2}f_1 \text{ en } q(a) = \frac{1}{2}f_1 + f_0.$$

Wanneer er nu geen frequentieverschuivingen door selectie optreden, is de gametenverhouding zowel in de stuifmeelwolk als in de eicellenverzameling eveneens $p:q$. Voor deze locus zullen de gameten volgens het toeval combineren, zodat de binomiale zygotenverhouding

$$p^2(AA) : 2pq(Aa) : q^2(aa)$$

ontstaat. Hetzelfde kan gelden voor een monogame, bijvoorbeeld een menselijke populatie. Immers wanneer voor een bepaalde locus de huwelijken zonder preferentie tot stand komen (panmixie, 'random mating') komt dit weer neer op toevalscombinaties der gameten. Reeds in 1908 stelden Weinberg en Hardy de regel op, dat deze verhouding van generatie op generatie gehandhaafd blijft, mits er geen verschuivingen optreden door selectie, mits mutatie en immigratie niet storend werken, en mits toevalsfluctuaties verwaarloosd mogen worden, hetgeen in populaties van minder dan bijv. 100 individuen zeker niet het geval is.

Een veel geciteerd voorbeeld is het MN-bloedgroep polymorfisme bij de mens. Soms is het M-allel vrij zeldzaam, zoals bij Australische autochthonen, maar in de meeste populaties is het M-allel frequenter dan het N-allel, bij Eskimo's zelfs veel frequenter. Bijna steeds sluiten de frequenties der drie serologisch te identificeren genotypen goed aan bij de binomiale verwachtingswaarden. Een steekproef van 733 Eskimo's aan de westkust van Groenland gaf (zie Li, 1955):

	MM	MN	NN
gevonden:	485	227	21
verwacht:	489	219	25

De verwachte aantallen werden berekend via

$$p = (485 + \frac{1}{2} \cdot 227) / 733 = 0,817, \text{ als } 733p^2 = 489, \text{ etc.}$$

Voor meerdere populaties werd geverifieerd dat de oudercombinaties inderdaad aselect ten aanzien van de MN-locus tot stand komen.

Ten aanzien van geslachtsgekoppelde loci, dat wil zeggen op het X-chromosoom gelegen loci, geldt voor het homogametische geslacht (XX) weer de evenwichtsverhouding $p^2 : 2pq : q^2$, voor het heterogametische geslacht (XY of X-) echter de (gameten)verhouding $p : q$. Bestaat er een verschil in genfrequentie tussen beide geslachten, dan valt af te leiden dat dit verschil per generatie gehalveerd wordt, en dat samenhangend hiermee de genoemde evenwichtssituatie in de limiet gerealiseerd wordt (zie Li, 1955). Het is algemeen bekend dat X-chromosomale kleurenblindheid veel minder vaak voorkomt bij vrouwen dan bij mannen. Uit de zojuist gegeven evenwichtsfrequenties volgt de kwantitatieve relatie, dat wanneer in een populatie bijvoorbeeld 1 op de 25 mannen X-chromosomale kleurenblindheid vertoont, dit fenotype bij 1 op de 625 vrouwen mag worden verwacht.

Bij de gewone kat wordt een allel (b) aangetroffen voor oranje-gele vacht. Dit leidt tot drie typen vrouwtjes, namelijk oranje-geel ($X_b X_b$), mozaïek ($X_+ X_b$, 'lapjeskat') en 'normaal' ($X_+ X_+$). Onder de mannetjes komt naast oranjegeel ($X_b Y$) en 'normaal' ($X_+ Y$), het mozaïek-fenotype slechts zelden voor en berust op het afwijkende karyotype $X_+ X_b Y$. Voor een populatie in Singapore vond Searle (1959) de genfrequenties $p(+) = 0,7$ en $q(b) = 0,3$. Zijn census bestond uit 130 ♀♀ en 112 ♂♂, en de relatieve genotype-frequenties waren:

	'normaal'	'lapjeskat'	oranje-geel
♀	0,48	0,42	0,10
♂	0,69	-	0,31

Niet alleen in Singapore, maar ook in Londen ($p = 0,9$) en in andere steden blijken de katten zich te 'conformereren aan de regels van de populatie-genetica'.

Let men op twee kenmerken, elk bepaald door één genenpaar, dan kan men bij volledige dominantie vier fenotypen onderscheiden:

A.B.	aaB.
A.bb	aabb

Indien de fenotypen van de twee kenmerken onafhankelijk van elkaar over de individuen zijn verdeeld, dan bestaat de volgende relatie tussen de vier frequenties:

$$f(A.B.) \times f(aabb) = f(A.bb) \times f(aaB.).$$

Ongelijkheid der twee produkten betekent correlatie. Zoals in elk genetisch leerboek wordt vermeld, wijst in de klassieke F_2 een dergelijke ongelijkheid op koppeling. In een panmictische populatie echter geeft de genoemde gelijkheid een evenwichtssituatie weer, welke zowel voor ongekoppelde als voor gekoppelde loci wordt bereikt; alleen wordt vanuit een gegeven afwijking de evenwichtslimiet langzamer benaderd naarmate de koppeling nauwer is. Per locus gezien ontstaat natuurlijk na één generatie de verhouding $(p^2 + 2pq) : q^2$. Voor de algebraïsche afleiding van het tussen-locus-evenwicht ('linkage equilibrium') zij verwezen naar het leerboek van Li (1955). De consequentie van dit alles is, dat in een populatie het al dan niet onderling afhankelijk zijn van de frequenties der betrokken fenotypen op zichzelf genomen niets zegt omtrent het al of niet gekoppeld zijn der loci. Dit is een der redenen waarom het uitvoeren van koppelingsanalyses in menselijke populaties geen eenvoudige aangelegenheid is.

In het voorgaande werden de consequenties van 'random mating' besproken. Wanneer in afwijking hiervan bij voorkeur gelijke genotypen kruisen, heeft dit een afname van de frequentie der heterozygoten tot gevolg. Deze voorkeur is aanwezig bij kruising van verwanten (inteeit, 'inbreeding'), waarbij de heterozygotie op alle loci afneemt; ze komt ook voor bij kruising van op elkaar gelijkende fenotypen (homoïgamie, 'assortative mating') waarbij het verlies aan heterozygotie echter alleen optreedt op die loci (en hun gekoppelde omgeving), welke betrekking hebben op het kenmerk dat als gelijkeniscriterium geldt. Er moge worden volstaan met enkele korte notities over deze twee paringssystemen.

Reeds Mendel gaf in zijn publikatie de exacte mathematische formulering voor het feit dat per achtereenvolgende zelfbevruchtigsgeneratie, en per locus, de frequentie der heterozygote individuen telkens gehalveerd wordt. De nauwste vorm van inteeit bij hogere dieren is paring tussen volle broers en zusters. In generaties uitgedrukt verloopt het verlies aan heterozygotie ongeveer drie maal zo langzaam als bij zelfbevruchting. Zoals in de theoretische populatiegenetica vaak het geval is, kunnen ook de gevolgen van de verschillende inteeltsystemen met behulp van uiteenlopende wiskundige methoden afgeleid worden. Genoemd kunnen worden de matrix-methode (Fisher), de padcoëfficiëntenmethode (Wright), en de wel zeer elegante en eenvoudige kansmethode van Malécot (1948), wiens uiterlijk onogelijke, in het Frans geschreven, boekje een jaar of acht vrijwel onopgemerkt bleef, wat lang is in een periode waarin de populatiegenetica de epidemische fase was ingetreden.

Uit een juridisch oogpunt is de volgende vrije vertaling uit het boek van Li (1955) interessant: "In Engeland zijn huwelijken tussen personen die zowel van vaderlijke als van moederlijke kant neef en nicht zijn, volkomen legaal, huwelijken tussen oom en nicht zijn niet legaal, terwijl huwelijken tussen halfbroer en halfzuster een ernstig strafbaar feit vormen. Toch is de genetische graad van verwantschap in alle drie gevallen dezelfde."

Wanneer 'assortative mating' plaats vindt ten aanzien van kenmerken welke door meerdere loci geregeerd worden, brengt men nogal eens de centrifugale kracht van dit paringssysteem ter sprake. Daarmee wordt het volgende bedoeld. Is de expressie van het genotype (van klein naar groot, etc.) evenredig met het aantal plus-genen (hoofdletters), dan resulteert dit bij twee genenparen in vijf fenotypische klassen:

0	1	2	3	4
		AAbb		
	Aabb		AABb	
aabb		AaBb		AABB
	aaBb		AaBB	
		aaBB		

De fenotypisch op elkaar lijkende homozygoten AAbb en aaBB zullen niet zelden onderling kruisen, en via AaBb onder meer aabb en AABB geven. Uiteindelijk dreigen in de populatie alleen deze twee extreme genotypen over te blijven.

Er kan evenwel ook een sterke stroom in centripetale richting optreden. Onze roggepopulatie valt (afgezien van andere oorzaken) niet uiteen in een vroeg- en een laatbloeiende populatie omdat 1. de bloei van dergelijke meerhalmige planten zich niet tot bijvoorbeeld één dag toespitst, en vooral omdat 2. een belangrijke door milieuv verschillen geïnduceerde variatie voor het vroegheidskenmerk leidt tot een aanmerkelijke fenotypische overlapping der verschillende genotypen. Wright berekende dat reeds een milieu-aandeel van 50% in de totale fenotypische variantie het uiteindelijke verlies aan heterozygotie beperkt tot verrassend kleine proporties (fig. 1).

Ook ten aanzien van het kenmerk I.Q. bestaat een zekere positieve correlatie tussen huwelijkspartners. Dit kenmerk wordt waarschijnlijk bepaald door meerdere tot vele loci en staat tevens in belangrijke mate onder invloed van het milieu. Reeds op grond van Wright's berekeningen zou al beredeneerd kunnen worden waarom menselijke populaties ondanks 'assortative mating' geen tweetoppige frequentieverdeling voor het kenmerk I.Q. vertonen.

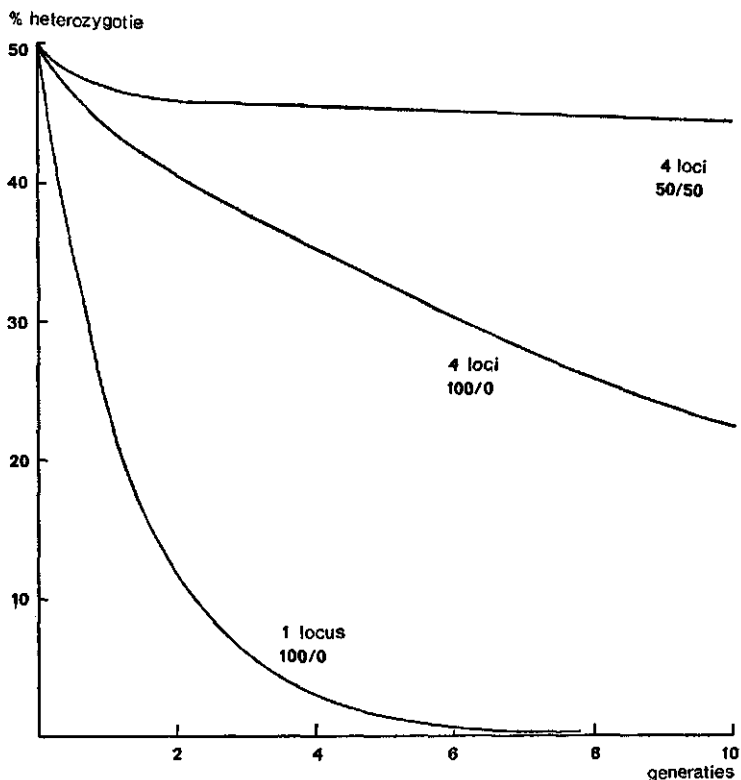


Fig. 1 'Assortative mating' (naar Wright). Afname van de heterozygotie in opeenvolgende generaties voor een kenmerk bepaald door één locus, en een kenmerk bepaald door vier loci met additieve geneffecten. De uitgangspopulatie is een F_2 (alle $p = \frac{1}{2}$). 100/0 = geen milieuvariatie, 50/50 = genotypische variantie en milieuvariantie even groot.

Selectie In het algemeen hebben de vertegenwoordigers van verschillende genotypen niet dezelfde gemiddelde aantallen nakomelingen. Dit is het gevolg van genotypische verschillen in gemiddelde overlevingskansen en/of fertiliteit; men spreekt van genotypische verschillen in 'fitness'. Voor een meer gedetailleerde bespreking hiervan kan worden verwezen naar de voordracht van Bakker in dit symposium. De relatieve fitness van AA, Aa en aa wordt in de regel aangeduid met $1 - s_0$, 1 en $1 - s_0$, waarbij s staat voor selectiecoëfficiënt. Volledige letaliteit van aa

optredend vóór de reproductieve fase, en ook volledige steriliteit van aa, correspondeert met $s_0 = 1$. Of na panmixie ook de binomiaal-verhouding gevonden wordt hangt er van af of het moment van opname vóór dan wel ná het begin van differentiële mortaliteit valt. De diagnose hiervan is niet altijd even eenvoudig. De onder selectiedruk van generatie op generatie optredende verschuivingen in genfrequentie kunnen worden beschreven met de formule

$$q_1 = \frac{\frac{1}{2} \cdot 2pq \cdot 1 + q^2(1 - s_0)}{p^2(1 - s_2) + 2pq \cdot 1 + q^2(1 - s_0)} = \frac{q(1 - qs_0)}{1 - p^2s_2 - q^2s_0},$$

of

$$q_1 - q = \Delta q = \frac{pq(ps_2 - qs_0)}{1 - p^2s_2 - q^2s_0}.$$

Hierbij werd uitgegaan van de genotype-frequenties p^2 , $2pq$, q^2 zoals die ontstaan na panmixie en blijven bestaan tot aan het begin van selectie. Vooropgesteld is dat de selectiecoëfficiënten van generatie op generatie constant blijven, hetgeen niet overeenkomt met de werkelijkheid, voorts wordt in het model geen rekening gehouden met de populatiegrootte of liever gezegd met de populatiedichtheid, welke ongetwijfeld van invloed is op de selectiecoëfficiënten, zowel in hun absolute als in hun relatieve grootte. Uitgaande van de algemene formules zullen nu een drietal bijzondere gevallen besproken worden.

Wanneer $s_2 = 0$ en $s_0 = 1$, is er sprake van volledige selectie tegen een volledig recessief fenotype. Enige algebraïsche omzettingen leiden tot de formule $q_1 = q/(1 + q)$. Dit betekent dat de frequentie van a voor opeenvolgende generaties afneemt volgens een harmonische reeks, bijvoorbeeld

$$q = 1/3, q_1 = 1/3, q_2 = 1/4, q_3 = 1/5, q_4 = 1/6, \text{ etc.}$$

Selectie tegen aa heeft derhalve steeds minder effect, en wanneer men bedenkt dat de halveringstijd (t) van q , uitgedrukt in generaties, $t = 1/q$ bedraagt, dan wordt voor de lage genfrequentie $q = 0,01$ een halveringstijd van niet minder dan 100 generaties gevonden. Het is wel duidelijk, dat fenotypische selectie tegen zeldzame recessieven in populaties van planten, dieren of mensen, populatiegenetisch gezien een onnozele bezigheid is.

Er zijn vele voorbeelden te geven van zeldzaam optredende mutante typen. Zo komt albinisme bij de mens in sommige populaties voor met een frequentie van 1 op 20000. Ook de frequentie van het ernstige stof-

wisselingsdefect fenylketonurie is van deze orde van grootte. Wanneer er geen reden is om iets anders dan panmixie te veronderstellen tussen de homozygoot en heterozygoot normale individuen, dan kan de frequentie van het mutante allel geschat worden door middel van de vierkantswortel uit $1/20000$, m.a.w. $q = 1/141$. Voorts wordt de frequentie der heterozygoten geschat als $2(140/141)(1/141) = 1/70$. Er zijn derhalve bijna 300 maal zoveel heterozygoten als homozygoot recessieven. Opgemerkt zij dat deze verhouding des te groter wordt, en dat er des te meer schadelijke allelen in de heterozygoten schuil gaan, naarmate deze allelen zeldzamer zijn, immers $2pq : q^2 = 2p : q = 2(1-q) : q$.

Dat zeldzame schadelijke recessieven op den duur niet geheel uit de populatie verdwijnen, komt omdat er naast afvoer door selectie, ook aanvoer door mutatie plaatsvindt. Er kan aangetoond worden dat er bij een mutatiefrequentie u , een evenwicht bestaat, zodanig dat $q^2 = u/s_0$. Komen in een populatie 20 ongekoppelde loci voor, elk met $q \approx 1/141$, dan bedraagt het percentage normale individuen dat heterozygoot is voor één of meer loci $(1 - q^2)^{20} - (p^2)^{20} = 23\%$. Bij 50 loci is het aandeel van deze individuen reeds 48%. Hiermede is de in het begin genoemde reservoir-functie van populaties voldoende geïllustreerd. Opmerkelijk is echter dat niet alleen praktisch onschadelijke (s_0 zeer klein) maar ook duidelijk schadelijke allelen in veel hogere frequenties gehandhaafd kunnen worden dan op grond van het evenwicht tussen mutatie en selectie (de klassieke voorstelling) te begrijpen is. De nu te bespreken selectie-situatie geeft een nader inzicht in dit probleem.

Wanneer $s_2 > 0$ en $s_0 > 0$ is er sprake van heterozygoten-superioriteit. Uit de algemene formule blijkt, dat er een evenwicht bestaat ($\Delta q = 0$) indien $ps_2 = qs_0$, of $p : q = s_0 : s_2$. Dit uitsluitend door de selectie-coëfficiënten bepaalde evenwicht heet stabiel, omdat elke afwijking van de evenwichtsfrequentie (q_e) zichzelf corrigeert (negatieve terugkoppeling, genetische homeostase); immers indien $q < q_e$, dan is blijkens de algemene formule $\Delta q > 0$, en indien $q > q_e$, dan is $\Delta q < 0$. Een en ander wordt wellicht op een meer overzichtelijke wijze getoond door de in fig. 2 gegeven grafiek voor Δq . Het is misschien een wat vergevoerde beeldspraak wanneer men de populatie met een stuk elastiek vergelijkt, maar wel wordt in het bijzonder op dit punt duidelijk waarom het zinvol is, de populatie als een genetische eenheid te beschouwen. Dobzhansky omschrijft een populatie als volgt: "A Mendelian population is, then, a reproductive community of individuals which share a common gene pool".

Het evenwicht tussen mutatie en selectie, en het evenwicht ten gevolge

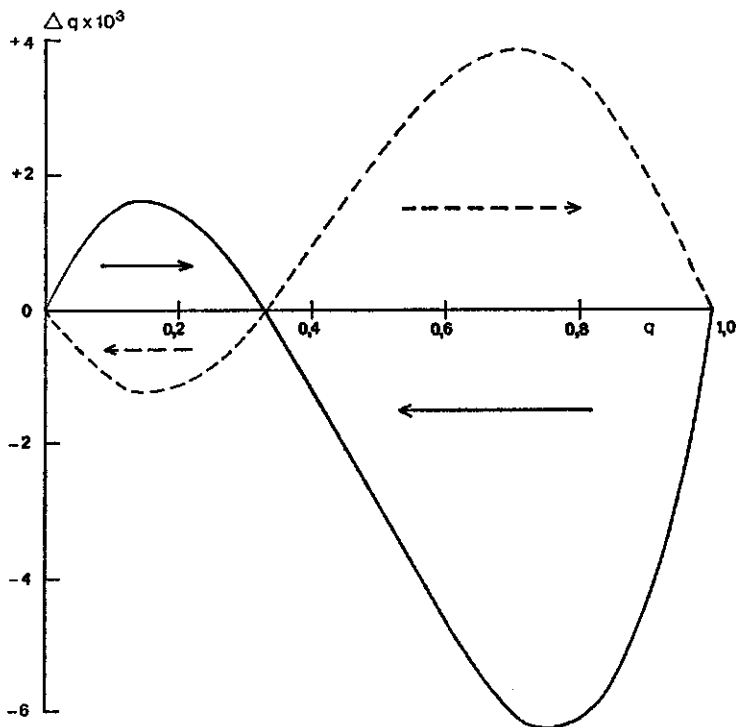


Fig. 2 Selectie. Verschuiving in genfrequentie per generatie (Δq) als functie van q , bij relatieve fitness $1 - s_1$, 1 , $1 - s_0$ van respectievelijk AA , Aa , aa .

— = heterozygotensuperioriteit, i.c. $s_1 = +0.2$ en $s_0 = +0.4$. Stabiel evenwicht (zie $\rightarrow$, $\leftarrow$).

----- = heterozygoteninferioriteit, i.c. $s_1 = -0.2$ en $s_0 = -0.4$. Labiel evenwicht (zie $\rightarrow$, $\leftarrow$). In beide gevallen is $\Delta q = 0$ voor $p : q = s_0 : s_1 = 2 : 1$, zodat $q = 1/3$.

van heterozygoten-superioriteit, geven een zeer bevredigende, doch niet een uitsluitende verklaring voor de grote genetische variatie die in de populatie opgeslagen kan worden. De prijs voor de hieruit voortvloeiende adaptieve flexibiliteit is een belasting met genotypes welke tot een verminderde fitness leiden. Welk aandeel van deze belasting beschouwd moet worden als 'mutational load' en welke als 'balanced load' is een punt van voortdurende controverse, met als inzet de opmerking dat 'balanced load' uiteindelijk niet vergroot wordt door een toegenomen mutatiefrequentie (in de formule komen alleen s_2 en s_0 voor). Aangezien een ge-

ringe selectie tegen AA (s_2 is soms klein) al gauw niet meer met zekerheid te constateren valt, wordt het moeilijk de beide categorieën volledig te scheiden. Dit neemt niet weg dat er vele uitgesproken gevallen van gebalanceerd polymorfisme goed bestudeerd zijn.

Een bekend voorbeeld vormen de door Dobzhansky en medewerkers onderzochte inversiepolymorfismen bij diverse *Drosophila*-soorten. Het inversiefenotype wordt waargenomen aan de speekselklierchromosomen. Dat er in sommige gevallen een duidelijke jaarcyclus in de evenwichtsfrequentie gevonden werd illustreert dat selectiecoëfficiënten variëren met het milieu. Een ander bekend voorbeeld is de sikkelcelziekte, waarbij het recessieve fenotype meestal aan een fatale anemie lijdt, terwijl de heterozygoot meer resistent tegen malaria is dan de homozygoot welke normale erythrocyten produceert. Hier heeft men te maken met een samenspel tussen een bijzondere milieusituatie en een mutatie welke de substitutie van slechts één aminozuur in het hemoglobinemolecuul tot gevolg heeft. In sommige populaties in Afrika worden niet minder dan 4% lijders aangetroffen. Een verklaring op grond van het evenwicht tussen selectie en mutatie ($q^2 s_0 = u$) zou reeds bij $s_0 = 0,5$ de zeer hoge mutatiefrequentie $0,04 \times 0,5 = 0,02$ impliceren. De nieuwe milieufactor gevormd door DDT en andere insecticiden vermindert het nadeel der normale homozygoten in sterke mate, zodat het sikkelcel-allel op den duur zeldzaam zal worden.

Polymorfismen, welke bij alle onderzochte menselijke populaties voorkomen, zijn behalve het reeds eerder genoemde M-N-bloedgroepensysteem, onder meer het op drie allelen berustende ABO-systeem, en het al dan niet kunnen proeven van fenylthiocarbamide. Dit laatste subtiële trekje komt trouwens ook bij chimpansees voor. Gezien de frequenties der verschillende allelen, lijkt de verklaring van deze polymorfismen gezocht te moeten worden in het verschijnsel der heterozygoten-superioriteit, hoewel er nog niet veel concrete gegevens omtrent de aard hiervan aangevoerd kunnen worden.

Een interessant aspect is nog dat bij de frequenties p^2 , $2pq$, q^2 , de gemiddelde fitness ($\bar{w}$) van de populatie maximaal is bij dezelfde p -waarde als die welke het evenwicht karakteriseert (p_e). Wanneer namelijk

$$\bar{w} = 1 - p^2 s_2 - (1 - p)^2 s_0$$

gedifferentieerd wordt naar p , en men vervolgens

$$d\bar{w}/dp = -2p s_2 + (2 - 2p) s_0$$

gelijk aan nul stelt, dan volgt daaruit dat $p = s_0/s_0 + s_2$, zodat $q = s_2/s_0 + s_2$ en $p : q = s_0 : s_2$, zoals geldt voor p_e . Ook bij kunstmatige

selectie op een willekeurig kwantitatief kenmerk, waarbij aan de heterozygoot de voorkeur gegeven wordt, ontstaat de situatie waarbij geen verdere vooruitgang geboekt kan worden, hoewel er wel genotypische verschillen in de populatie aanwezig zijn. Men zegt dan dat het 'beselecteerbare' (het additieve) deel der genotypische variantie is uitgeput.

Tenslotte de derde selectiesituatie. Wanneer $s_2 < 0$ en $s_0 < 0$, is er sprake van heterozygoteninferioriteit. Uit de algemene selectieformule blijkt opnieuw dat er een evenwicht bestaat ($\Delta q = 0$) indien $ps_2 = qs_0$, of $p : q = s_0 : s_2$. Dit evenwicht is echter labiel, omdat elke afwijking van de evenwichtsfrequentie (q_e) zichzelf versterkt (positieve terugkoppeling), immers indien $q < q_e$ dan is volgens de formule $\Delta q < 0$, en indien $q > q_e$ dan is $\Delta q > 0$ (zie ook fig. 2). Een dergelijk evenwicht kan in werkelijkheid slechts kortstondig bestaan.

Bij de bekende rhesus-incompatibiliteit liepen de heterozygote babies (Rh rh) van rhesus-negatieve moeders (rh rh) een aanzienlijk pre- en postnataal mortaliteitsrisico, omdat de door de moeder, eventueel tijdens een voorafgaande zwangerschap, gevormde antilichamen een hemolytische reactie induceren. Dit risico is door de invoering van bloedtransfusietechnieken belangrijk verminderd. Het feit dat in vele populaties het rhesus-allel vrij frequent voorkomt, is strijdig met de op grond van het model voor heterozygoteninferioriteit verwachte verdringing van een der beide allelen. Uiteenlopende argumenten zijn naar voren gebracht ter verklaring van dit verschijnsel. Het is niet onmogelijk, dat er alsnog een netto heterozygotensuperioriteit verondersteld moet worden (Sheppard, 1959), hoewel de aard van een dergelijk meer dan compenserend selectiemoment nog niet bekend is.

Toevalsfluctuaties ('random genetic drift') Het kruisingssysteem als zodanig is alleen van invloed op de genotype-frequenties. De krachten mutatie, selectie en migratie daarentegen beïnvloeden tevens de genfrequenties en wel op gedetermineerde wijze. Dit wil zeggen dat ten opzichte van evenwichtssituaties de verschuivingen in de genfrequentie voorspelbaar zijn wat betreft hun richting. Men spreekt daarom van systematische of gerichte processen. Daarnaast kan men geheel op het toeval berustende veranderingen in genfrequenties onderkennen. Deze zijn derhalve ongericht, dat wil zeggen onvoorspelbaar wat betreft hun richting. Zo'n stochastisch proces of lotingsproces in een populatie kan biologisch als volgt beschreven worden.

Stel dat de populatie bestaat uit N individuen welke, bij afwezigheid

van selectie, de toevallige overlevenden zijn van een groter, eventueel veel groter, aantal zygoten. Deze laatste zijn ontstaan uit gameten, welke op hun beurt bij afwezigheid van selectie een toevallige steekproef vormen uit alle door de ouders gevormde gameten die potentieel aan de bevruchting hadden kunnen deelnemen. Indien de ouders oneindig veel gameten zouden maken, treft men hierin de ouderlijke genfrequentieverhouding $p(A) : q(a)$ aan. Dit alles komt er statistisch gezien op neer dat de N individuen een aselechte steekproef ter grootte van $2N$ allelen vormen uit een oneindig grote verzameling van allelen met de verhouding $p:q$. Het zal niemand verwonderen wanneer onder deze $2N$ gelote allelen een verschuiving ten opzichte van de ouderlijke $p:q$ -verhouding wordt aangetroffen. Ook is het intuïtief duidelijk dat des te kleiner de steekproef is, des te groter de verschuivingen kunnen zijn. Immers, loot men uit een onuitputtelijke voorraad van evenveel rode als witte knikkers ($p:q = 0,5 : 0,5$) slechts $2N = 10$ knikkers, dan is een uitslag 7 rood en 3 wit ($p:q = 0,7 : 0,3$) in het geheel niet onverwacht, maar bij $2N = 1000$ knikkers mogen we een zo grote afwijking van de verwachting als 700 rood en 300 wit wel zo goed als uitgesloten achten. Met name in kleine populaties speelt 'random drift' derhalve een belangrijke rol.

De toevulsverschuivingen in genfrequenties cumuleren voorts van generatie op generatie. In de populatie ter grootte van $N = 5$ kan na $p = 0,7$ in de volgende generatie een terugkeer tot $p = 0,5$ optreden, eventueel gevolgd door $p = 0,3$ in de daaropvolgende generatie. Maar ook had na $p = 0,7$ een verdere verschuiving naar $p = 0,9$ kunnen optreden, eventueel gevolgd door $p = 1,0$ in de daaropvolgende generatie. Op dit moment is het allel a irreversibel uit de populatie verdwenen, met andere woorden de locus is op AA gefixeerd. Voor een uitgangspopulatie ter grootte van $N = 10$ met $p = 0,5$ werden door schrijver dezes twee lotingssequenties uitgevoerd. De resultaten zijn grafisch weergegeven in fig. 3.

Vroeg of laat zal voor elke locus het moment van fixatie aanbreken, hetzij op AA of op aa . Drift leidt dus onvermijdelijk tot verlies van genetische variabiliteit. Er kan berekend worden dat de kans op gefixeerd raken van een gegeven locus elke generatie met een fractie $1/2N$ toeneemt t.o.v. de kans op fixatie in de vorige generatie. Dit ongeacht de uitgangsfrequenties, maar wel onder de veronderstelling dat de populatiegrootte constant blijft en voorts dat het aantal nakomelingen per ouderindividu onafhankelijk van diens genotype is en volgens toeval bepaald wordt. Uit de formule blijkt duidelijk de invloed van de populatiegrootte. Wanneer tevens rekening gehouden wordt met selectie en

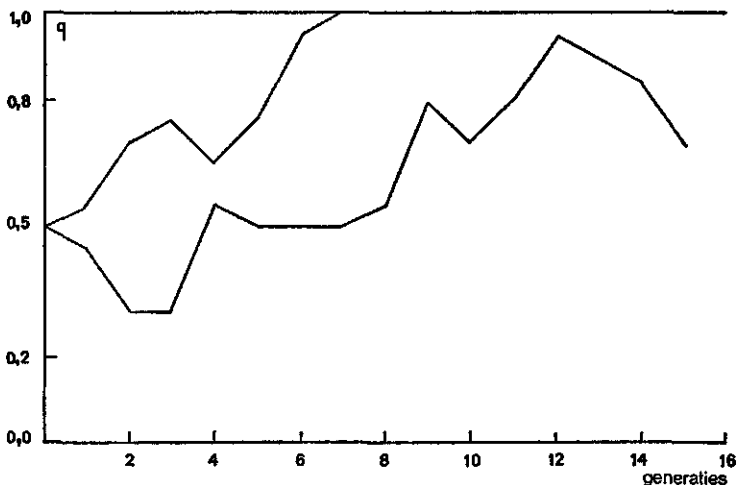


Fig. 3 Toevalsfluctuaties ('random genetic drift'). Constante populatiegrootte $N = 10$, gedurende 15 generaties. Beide lotingssequenties gaan uit van $q = 0,5$. In een der twee populaties is fixatie opgetreden ($q = 1,0$, alle individuen *aa*).

a fortiori met variabele selectiecoëfficiënten, dan wordt het mathematisch beschrijven van 'random drift' zeer gecompliceerd. Grote theoretische vooruitgang werd geboekt door Kimura (1964), die bij zijn afleidingen vaak uitgaat van de uit de fysica bekende formules voor diffusieprocessen.

Op dit punt moet gewezen worden op een belangrijk hulpmiddel dat de laatste tien jaar in de theoretische populatiegenetica op steeds ruimere schaal gebruikt wordt, namelijk de elektronische computer. Aan de computer kan opgedragen worden een vele generaties durend programma uit te voeren, waarbij gelijktijdig rekening gehouden kan worden met verschillende variabelen, zoals selectie-intensiteit, koppeling, geninteracties. Ook toevalsfluctuaties in afhankelijkheid van de populatiegrootte kunnen worden gesimuleerd. Voor elke gewenste numerieke combinatie der verschillende variabelen kan het programma vele malen herhaald worden (vele 'runs'), en de verdeling der uitkomsten geeft dan een indruk over de gevolgen van 'drift'. Zo kunnen problemen geëntameerd worden, waarvan een exacte mathematische benadering nog niet in het verschiep ligt. Er moge volstaan worden met een enkel voorbeeld.

Het is bekend dat in betrekkelijk kleine plantenpopulaties zeer grote

reeksen multipale allelen voor incompatibiliteit kunnen voorkomen. In een natuurlijke populatie van *Oenothera organensis* in New-Mexico ter grootte van ongeveer 500 individuen werden op de S-locus 37 verschillende allelen gevonden. Het gaat hier om het Nicotiana-type of gametophytische type van incompatibiliteit. In het ideale geval houdt dit in dat de S_1 -pollenbuis niet in een S_1S_2 -, S_1S_3 -, S_1S_4 -, etc. stijl kan groeien, maar wel in een S_2S_3 -, S_2S_4 -, S_3S_4 -, etc. stijl. Homozygoten kunnen derhalve niet ontstaan en voorts zijn er tenminste drie allelen nodig om dit systeem (dit 'outbreeding device') te handhaven. Daar elk zeldzaam allel selectief voordeel heeft omdat pollen met dit allel bijna overal succes kan hebben, is het ook intuïtief wel aan te voelen dat, afgezien van complicaties, er een evenwicht ontstaat waarbij elk allel dezelfde frequentie heeft. In het gegeven voorbeeld $p_i = 1/37$.

Nu menen sommige auteurs dat deze selectieve kracht een voldoende tegenwicht vormt tegen aanmerkelijke verliezen aan allelen door toevalsfluctuaties in populaties als bovengenoemde. Zulks in tegenstelling tot de vroegere door onder meer Fisher en Wright verdedigde mening, dat deze tegenkracht ten ene male onvoldoende was. Deze laatsten stelden dan ook dat er een zeer hoge mutatiefrequentie, hetzij naar de bestaande, hetzij naar nieuwe allelen, nodig is om de grote S-allelen-capaciteit van de *Oenothera*-populatie te verklaren. De gebruikte algebraïsche methoden zijn zeer gecompliceerd en daarom legde Mayo (1966) het probleem voor aan een computer. De resultaten sluiten goed aan bij de mutatiehypothese. Indien de mutatiefrequentie duidelijk kleiner is dan de hoge waarde 1 op 10^8 gaan al ongeveer 6 allelen per 25 generaties verloren. Op het eerste gezicht lijkt het meer waarschijnlijk dat men hier te maken heeft met recombinatie binnen een 'complexe locus', leidend tot nieuwe functionerende incompatibiliteitsallelen. Hoewel bij vele plantensoorten S-loci bestudeerd zijn, werden tot nu toe echter weinig of geen indicaties gevonden voor het optreden van een dergelijke recombinatie.

Ook bij de kunstmatige selectie dient voldoende rekening gehouden te worden met toevalseffecten. Een te kleine uitgangspopulatie kan in een veredelingsprogramma limiterend werken, met name door verlies van allelen welke pas in een later stadium van het programma gewenst blijken. Verder kwam het in het verleden nogal eens voor dat bij selectie-experimenten in het laboratorium slechts weinig ouders genomen werden om telkens de volgende generatie te leveren. Het bereikte eindresultaat, bijv. het niveau van een plateau, was dan gedeeltelijk een artefact veroorzaakt door respectievelijk 'drift' en fixatie.

Om ten slotte terug te keren tot de inleidende opmerkingen in deze voordracht, kan opgemerkt worden dat er rond het begrip 'drift' een belangwekkende discussie is ontstaan in verband met de soortsvorming. Wright was de eerste die in zijn modellen een ruime plaats gaf aan het toevalsaspect. Men heeft hem, terecht of ten onrechte, verweten (zie bijv. Ford, 1964) te veel het accent te hebben gelegd op toevalsfluctuaties als zodanig ter verklaring van genetische divergentie tussen perifere geïsoleerde populaties en de populatie van herkomst. Dit hangt samen met het latere inzicht dat selectiecoëfficiënten niet in overgrote meerderheid in de orde van grootte van 1 % liggen. In tegendeel: selectiecoëfficiënten groter dan 20% zijn vaak aangetoond. Natuurlijk is het anderszins zó, dat dergelijke drastische selectiesituaties beter opvallen en dat juist dergelijke gevallen van polymorfisme goed bestudeerd zijn. Op de relatie tussen drift, selectie en soortsvorming wordt elders in dit symposium nader ingegaan. Er kan daarom worden volstaan met de slotopmerking dat Mayr (1965) het ongeveer zo stelt: Toevalsfluctuaties leiden inderdaad tot aanzienlijke verschuivingen in de genfrequenties; hierdoor, en mede door de nieuwe milieu-situatie, ontstaat een radicaal nieuw uitgangspunt voor het opereren van natuurlijke selectie.

Genetische variatie en selectie in populaties

DR. W. SCHARLOO

Natuurlijke selectie geeft richting aan de evolutie. Voorwaarde voor de werking van natuurlijke selectie is het voorkomen van verschillen tussen de individuen die een populatie vormen. Natuurlijke selectie heeft alleen invloed op de volgende generaties wanneer de uiterlijke, de fenotypische, verschillen tenminste gedeeltelijk een gevolg zijn van erfelijke verschillen. Daarom is het onderzoek naar het voorkomen van genetische variabiliteit in populaties één van de hoekstenen van het evolutie-onderzoek. Niet voor niets is een belangrijk deel van Darwin's boek 'The origin of species' aan dit onderwerp gewijd.

In deze bijdrage zal in de eerste plaats worden ingegaan op wat men de statische aspecten van de genetische variabiliteit zou kunnen noemen: hoe doet genetische variabiliteit zich aan ons voor, wat is de aard ervan en hoe wordt die variabiliteit in de populatie gehandhaafd? Daarnaast zullen ook de meer dynamische aspecten aan de orde komen: welke invloed heeft selectie op het genetisch systeem van populaties en hoe ontstaan onder invloed van selectie genetische veranderingen in populaties?

Populatie-modellen

De dieren in natuurlijke populaties hebben in het algemeen een uniform uiterlijk. Dit zogenaamde wildtype is volgens de klassieke voorstelling in de populatiegenetica in principe homozygoot. Genetische verschillen zouden wel voorkomen, maar zouden beperkt zijn tot schadelijke recessieve genen. Zij worden wel voortdurend uit de populatie verwijderd door natuurlijke selectie maar ontstaan telkens opnieuw door mutatie.

Evolutie zou plaatsvinden door vervanging van afzonderlijke genen. In een veranderd milieu kan een oorspronkelijk schadelijk allel superieur zijn. Dan zou het dus het oorspronkelijke wildtype-allel gaan vervangen. Dit zou ook gebeuren wanneer in zeldzame gevallen een nieuw superieur allel ontstaat.

Deze overwegingen vormen de grondslag van de theoretische populatiegenetica die in de twintiger jaren ontwikkeld werd door Haldane, Fisher en Wright. Pas vele jaren later werd met intensief laboratorium- en veldwerk begonnen. Toen pas ging men beseffen hoeveel genetische variabiliteit in populaties aanwezig is. Dit leidde tot een ander extreem model waarin verondersteld wordt dat het wildtype bijna geheel heterozygoot is (Wallace, 1958). In een populatie zouden op elk locus vele zogenaamde iso-allelen voorkomen die in effect maar weinig van elkaar verschillen. De waarheid zal ook hier ergens in het midden liggen. Hoe dicht de werkelijkheid één van deze extreme modellen benadert, is nog niet duidelijk. Waarschijnlijk zal dit van soort tot soort en ook van populatie tot populatie verschillen. Daarbij zal de structuur van de betreffende populatie van doorslaggevende betekenis zijn, dus het aantal individuen dat aan de voortplanting deelneemt, de grootte van de groep waarbinnen de geslachtspartner wordt gevonden, de omvang van immigratie, enz.

Morfologische en moleculaire variatie

Het is wel duidelijk dat het overgrote deel van de erfelijke variatie verborgen is onder de oppervlakte van het uniforme wildtype. Twee voorbeelden mogen als illustratie dienen.

Drosophila melanogaster heeft een constant vleugelader-patroon. De mutatie 'Hairless' (H) veroorzaakt naast de afwezigheid van haren een onderbreking aan het einde van de vierde lengte-ader (fig. 1). Hairless werd ingekruist in een 'wilde populatie' die al enige jaren was voortgekweekt in een populatiekooi in het laboratorium. Het inkruisen kan gebeuren zonder buiten het H-gen veel ander genetisch materiaal in de populatie te brengen. Er werd kunstmatige selectie uitgeoefend voor vergroting van de onderbreking van de vierde ader. Deze werd snel groter. Gezien het succes hiervan werden kennelijk door de selectie genen bijeengebracht die de onderbreking modificeren. Door een bepaald kruisings-schema traden echter in iedere generatie, naast de H-dieren, exemplaren op met hetzelfde genotype maar zonder H-mutatie: na vijf generaties selectie bleken ook deze dieren een terminale onderbreking van de vierde ader te bezitten. Dit betekent, dat de modificerende genen, die waren opgehoopt door de selectie op de aderonderbreking veroorzaakt door Hairless, nu zelfstandig, zonder Hairless dus, ook een onderbreking van de vierde ader veroorzaakten. Maar aangezien alleen het Hairless-gen geïntroduceerd was, moet de onderbreking van de vierde ader in de niet-

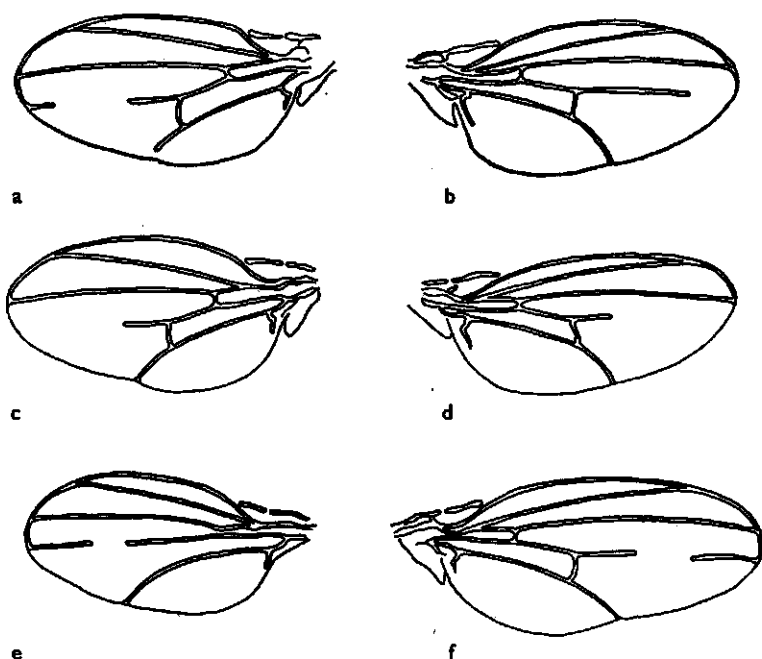


Fig. 1 *Vleugeladerpatronen van Drosophila melanogaster verkregen door selectie uit één populatie. Selectie werd uitgeoefend voor een grotere onderbreking van een lengte-ader, die veroorzaakt werd door het inkruisen van de mutant 'Hairless'. In twee van dergelijke experimenten waren de vleugels van de eerste individuen zonder 'Hairless', maar met een vleugeladeronderbreking van verschillende typen (a en b). Na verdere selectie was er geen verschil meer (e en d). In e en f de eerste individuen zonder H mutatie maar met aderonderbreking in twee andere experimenten.*

H-dieren gefundeerd zijn op genetische bouwstenen die in de wildtypepopulatie al aanwezig waren. Dit ondanks het feit, dat in een wilde populatie nooit dieren met een onderbreking van de vierde ader optreden. De bouwstenen moeten door daartoe geschikte selectie – waartoe de H-mutatie de gelegenheid biedt – in de juiste combinatie zijn bijeen gebracht.

Bovendien blijkt de populatie hetzelfde fenotype met verschillende middelen te kunnen vormen. Bij enkele herhalingen van het experiment werd uiteindelijk wel hetzelfde type zonder H en met onderbreking van de vierde ader verkregen, maar in één geval begon de onderbreking in de niet-H-dieren niet aan het uiteinde, maar halverwege de ader en breidde

zich later naar beide kanten uit. In een ander geval verdween bovendien één van de dwarsaders. De chromosomale localisatie van de betrokken factoren bleek tenminste ten dele verschillend (Scharloo, 1964; Scharloo en Vreezen, 1965, 1966 en ongepubliceerd).

Een geheel ander variatieniveau – het moleculaire – is pas kort toegankelijk. De moleculaire genetica heeft geleerd, dat een gen bestaat uit DNA. Het is georganiseerd volgens het bekende model van Watson en Crick: een dubbele spiraal waarvan de ketens afwisselend desoxyribose en fosfaatgroepen bevatten. De desoxyribosen van beide ketens zijn verbonden door baseparen: adenine-thymine en guanidine-cytosine. In de opeenvolging van de nucleotidebasen ligt de informatie besloten die de opeenvolging van de aminozuren in polypeptiden bepaalt. Telkens drie opeenvolgende basen coderen één aminozuur. Genen maken (via een ingewikkeld mechanisme) polypeptideketens van ruwweg 100-300 aminozuren. Zij bestaan dus uit 300-900 nucleotideparen. Genetische verschillen ontstaan door mutatie. Mutatie is in zijn eenvoudigste vorm de vervanging van één nucleotidepaar door een ander. Dit kan de vervanging van één aminozuur in de door genen beheerste polypeptideketen veroorzaken. Wanneer dit de vervanging betreft van bijv. een aminozuur met twee zuurgroepen door een aminozuur met één zuurgroep, dan verandert het ladingspatroon van de polypeptideketen. Dit kan tot uiting komen in de functie van het eiwit bijv. als het een enzym betreft, maar dikwijls is er geen aantoonbaar verschil in functie. Zo'n ladingsverandering kan zichtbaar gemaakt worden door elektroforese. Brengt men fijn gemaakte *Drosophila's* waarin verschillende isoënzymen voorkomen op een agargel en legt men daarin een electrisch spanningsveld aan, dan bewegen de verschillend geladen peptideketens zich met verschillende snelheid in dit spanningsveld. Dit resulteert in een verschillende positie van de verschillend geladen peptiden wanneer men de spanning onderbreekt. Met specifieke kleuringsmethoden zijn de componenten als banden zichtbaar te maken.

Lewontin en Hubby (1966) pasten deze methode toe op 21 enzymen en andere eiwitten in een aantal populaties van *Drosophila pseudoobscura*. Bij 9 eiwitten, dus volgens de gedachtengang van de moleculaire biologie op 9 genloci, vonden zij verschillen, die verder geen waarneembaar effect hadden op het fenotype van het dier. Zij behoorden alle tot het wild-type. Op grond van de frequentie van deze genetische verschillen in de bestudeerde populaties kwamen de auteurs tot de conclusie dat in een individu gemiddeld ongeveer 12% van de genen in verschillende vorm

aanwezig is. Dit is een minimale schatting, want alleen ladingsverschillen tussen de polypeptideketens kunnen worden achterhaald en de meeste mutaties hebben waarschijnlijk betrekking op vervanging door aminozuren met dezelfde lading.

Deze voorbeelden, de één van variatie op morfologisch niveau en de ander op moleculair niveau, geven wel heel duidelijk aan welk een enorm reservoir van genetische verschillen in wilde populaties aanwezig is. Natuurlijke selectie behoeft niet te wachten tot de variatie door mutatie ontstaat, de variabiliteit ligt klaar.

Men moet zich voorstellen dat de variabiliteit voor een morfologische eigenschap, zoals in ons eerste voorbeeld, eveneens berust op variabiliteit op moleculair niveau. Daartussen geschakeld is een ingewikkeld netwerk van ontwikkelingsprocessen. Natuurlijke selectie grijpt in het algemeen aan op het fenotype, op het eindproduct dus van die ontwikkelingsprocessen; deze processen vormen de schakel waardoor de selectiekrachten invloed uitoefenen op het genetische systeem. Kennis van de wijze waarop genen de ontwikkeling beheersen is dus een essentiële voorwaarde voor het begrijpen van de genetische variabiliteit in populaties.

Vitaliteitsverschillen en handhaving van de genetische variabiliteit

De grote voorraad aan genetische verschillen brengt problemen met zich mee, problemen voor de populatie en problemen voor de populatiegeneticus.

Eerst de problemen voor de populatie.

Genetische variabiliteit veroorzaakt onder meer verschillen in vitaliteit ('fitness'). De gemiddelde vitaliteit $\bar{w}$ van alle individuen in de populatie is dus lager dan de vitaliteit w van de individuen met het meest vitale genotype. Deze verlaging t.o.v. het meest vitale genotype wordt de genetische belasting ('genetic load') van de populatie genoemd en kan worden weergegeven als $(w - \bar{w})/w$ (Crow, 1958). De grootte van de genetische belasting van een populatie zegt niets over de vitaliteit van de populatie als geheel, vergeleken dus met andere populaties van dezelfde soort; deze belasting geeft slechts aan hoe groot de genetische verschillen in vitaliteit binnen de populatie zijn.

Binnen de totale genetische belasting van de populatie kan men twee belangrijke componenten onderscheiden, namelijk:

1 de mutatie-belasting ('mutational load') veroorzaakt door schadelijke

genen die, tegen de druk van de natuurlijke selectie in, toch door mutatie in de populatie worden gehandhaafd;

2 de evenwichtsbelasting ('balanced load') die een gevolg is van de segregatie van minder vitale typen veroorzaakt door de aanwezigheid van genetische verschillen, die door een evenwicht van selectieve krachten in de populatie worden gehandhaafd. Dit geval doet zich voor wanneer de heterozygoot meer levensvatbaar is dan de beide homozygoten, of wanneer de richting van de selectie in verschillende delen van de habitat verschillende allelen begunstigt.

Het probleem van de populatie-geneticus is nu, welk aandeel van de totale genetische belasting beide componenten voor hun rekening nemen. Het gaat hierbij weer om de vraag: werkt de natuurlijke selectie in de richting van een homozygoot of een heterozygoot wildtype? En verder: hoe blijft de genetische variabiliteit in populaties gehandhaafd?

Inzicht in de handhaving van genetische variabiliteit is essentieel voor het begrijpen van de genetische structuur van populaties en van veranderingen in hun genetische samenstelling.

Praktisch is dit van belang om een schatting te kunnen maken van het effect van een toename van de frequentie waarmee mutaties optreden (bijv. door ioniserende straling) op het voorkomen van genetische defecten in een populatie. Stel dat de genetische variabiliteit en dus ook de genetische defecten een gevolg zijn van schadelijke recessieve genen die, tegen de eliminatie door natuurlijke selectie in, toch door mutatie worden gehandhaafd. Dan zal verdubbeling van de mutatie-frequentie verdubbeling van de genetische defecten geven. Wanneer daarentegen de genetische variabiliteit een gevolg is van segregatie van genen waarvan de frequentie bepaald wordt door een evenwicht van selectieve krachten (die veel groter zijn dan mutatie-frequenties), dan zal verhoging van de mutatie-frequentie nauwelijks invloed hebben op de frequentie van genetische defecten.

Op één locus blijven twee allelen in stabiel evenwicht in een populatie aanwezig wanneer de heterozygoot vitaler is dan beide homozygoten. Dit heeft tot gevolg dat de gemiddelde vitaliteit in de populatie lager is dan de vitaliteit van het meest vitale genotype. Immers er splitsen steeds minder vitale homozygoten uit. Nu is al vermeld, dat Lewontin en Hubby (1966) vonden, dat in populaties van *Drosophila pseudoobscura* genetische verschillen voorkwamen op ongeveer 30% van de genloci; dat zou betekenen op omstreeks 2000 genloci als het totale aantal op een 6000 wordt geschat. Aangenomen dat de verschillen op al deze loci ge-

handhaafd blijven doordat de heterozygoten de hoogste vitaliteit hebben en dat gemiddeld per locus een vermindering van de maximale vitaliteit optreedt van 2%, dan zou dat voor alle 2000 loci waarop verschillende allelen voorkomen een vitaliteitsvermindering betekenen tot $0,98^{2000} = 10^{-9}$ van de vitaliteit van het meest vitale genotype dat alle 2000 loci heterozygoot heeft. Een dergelijke relatie tussen heterozygotie en vitaliteit lijkt niet mogelijk.

Interactie tussen genen

Het blijkt dan ook dat het effect van de segregatie voor één allelenpaar niet onafhankelijk is van de toestand waarin andere allelenparen zich bevinden. Bij *Drosophila melanogaster* veroorzaakt homozygotie een afname van de lichaamsgrootte, toename van de variatie daarvan, en afname van de eiproduktie. Robertson en Reeve (1952) onderzochten het effect van het homozygoot maken van de twee grote V-vormige chromosomenparen. Zij vonden dat wanneer één chromosomenpaar homozygoot gemaakt werd, de toename van de variatie van de lichaamsgrootte en de afname van de eiproduktie betrekkelijk gering waren. Het effect van het homozygoot maken van een tweede chromosomenpaar was veel groter; het effect van homozygotie neemt dus toe naarmate het percentage loci in heterozygote toestand kleiner is.

Een dergelijke interactie tussen de genen vermindert dus wel de bezwaren tegen het aannemen van heterozygoot voordeel op vele loci. Maar deze vermindering van het effect van homozygotie op een bepaald locus door de aanwezigheid van andere loci in heterozygote toestand betekent, dat de selectieve krachten, die werken op de allelen van één locus en een stabiel evenwicht van genfrequenties moeten handhaven, kleiner worden. Dat maakt dat er meer ruimte zal komen voor veranderingen van genfrequenties door het toeval.

Coadaptatie

De interactie tussen verschillende genen maakt duidelijk dat het genenbezit van een populatie geen losse verzameling is waarin de werking van ieder gen afzonderlijk beschouwd kan worden. Natuurlijke selectie heeft ze niet bijeengebracht om hun individueel gunstige effecten, maar zij zijn zijn tezamen (als groep) geselecteerd in verband met hun samenwerking, die tot een harmonieus fenotype leidt (coadaptatie). Dit aspect

komt duidelijk naar voren in het door Bentley Glass (1957) bij *Drosophila melanogaster* beschreven geval van de mutatie 'erupt' en zijn suppressors. Deze mutatie is recessief, ligt op het derde chromosoom en veroorzaakt uitgroeiingen op het oog van de vlieg. Glass ontdekte dat hij de mutatie weliswaar uit vele wilde populaties kon isoleren, maar dat er dan altijd op het tweede chromosoom een gen aanwezig was dat het tot uiting komen ervan onderdrukte: de 'suppressor' van 'erupt'. Zowel de suppressor als de mutatie komen in verschillende sterktegraden voor; de sterkte van suppressor en mutatie die tezamen in een populatie aanwezig zijn schijnen aan elkaar te zijn aangepast.

Een verdere waarschuwing om het voorkomen van genetische variabiliteit, en in het bijzonder het voorkomen van recessief letale genen in een populatie niet te eenvoudig te zien, is het optreden van zogenaamde synthetische letalen. Zoals reeds eerder werd vermeld, is het mogelijk bij *Drosophila* chromosomen homozygoot te maken. Kruisen we twee vliegen die voor twee verschillende homologe chromosomen homozygoot zijn, dan zijn de nakomelingen heterozygoot voor het betreffende chromosomenpaar (fig. 2). Deze heterozygoten vormen nieuwe combinaties van de ouderlijke, homozygoot levensvatbaar gebleken, chro-

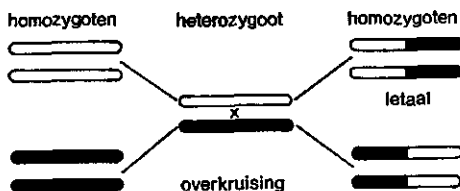


Fig. 2 Schema van een kruising van twee voor verschillende homologe chromosomen homozygote *Drosophila*'s. In de heterozygoot vindt overkruising plaats, waardoor nieuwe combinaties van de ouderlijke chromosomen worden gevormd. Sommige combinaties blijken homozygoot letaal te zijn.

mosomen. Sommige van deze recombinatie-producten blijken dan evenwel letaal te zijn. Hier ontstaan dus letale chromosomen niet door mutatie maar door recombinatie!

Experimenten van da Cunha et al. (1966) suggereren zelfs dat het grootste deel van de recessief letale chromosomen in *Drosophila*-populaties hun oorsprong vindt in recombinatie en niet in mutatie.

Coadaptatie heeft belangrijke consequenties: ze geeft het genenbezit van een populatie zijn samenhang. Veranderingen van de genfrequenties

op één locus blijven niet tot dit locus beperkt, maar slepen veranderingen op andere loci met zich mee. Zo zal bijv. kolonisatie van een nieuw, geografisch geïsoleerd gebied door enkele individuen leiden tot verschillen met de oorspronkelijke populatie door het toeval. Maar de verschillen zullen hiertoe niet beperkt blijven: zij maken verdere aanpassingen in de rest van het genotype noodzakelijk, wat volgens Mayr (1954) tot een ingrijpende reconstructie van het genotype zou kunnen leiden.

Heterozygoot voordeel

Wanneer men er van uitgaat, dat gebalanceerde heterozygotie een algemeen voorkomend verschijnsel is, dan rijst direct de vraag naar het mechanisme van dit verschijnsel. In een enkel geval zijn we daar goed over ingelicht. In bepaalde menselijke populaties komt met betrekkelijk hoge frequenties een gen voor, dat homozygoot een dodelijke anemie veroorzaakt, de zgn. sikkel-cel-factor. De hoge frequentie waarmee deze factor voorkomt houdt verband met het feit dat ze heterozygoot resistentie geeft tegen bepaalde vormen van malaria, terwijl de homozygoot individuen geringere levenskansen hebben (zie bijv. Allison, 1956).

Het mechanisme waarop het voordeel van de heterozygoot berust is dus dat door de twee verschillende allelen twee verschillende hemoglobine-moleculen worden gevormd, waardoor de normale bloedfunctie en resistentie tegen malaria worden verenigd. Om met Haldane (1954) en met Robertson en Reeve (1952) te spreken: heterozygotie geeft een grotere biochemische soepelheid.

Deze voordelen van heterozygotie kunnen permanent gemaakt worden wanneer het betreffende locus (door een duplicatie) dubbel aanwezig is en beide loci iets verschillende polypeptideketens gaan maken. Er zijn inderdaad gevallen bekend, waarbij een eiwit is opgebouwd uit twee verschillende peptideketens die sterke overeenkomst vertonen in aminozuurvolgorde, maar die gevormd worden op verschillende genloci. Een bekend voorbeeld is het menselijke hemoglobine. Het lijkt daarbij waarschijnlijk, dat het betreffende eiwit oorspronkelijk opgebouwd was uit identieke peptideketens afkomstig van één genlocus, en dat er heterosis optrad als verschillende allelen op dat locus aanwezig waren. Deze toestand kon worden gefixeerd door duplicatie van dat locus, gevolgd door functionele divergentie (Ingram, 1961).

Het voorbeeld van de sikkel-cel-anemie geeft een fysiologische ver-

klaring van heterosis op één genlocus. Het geeft echter geen inzicht in het afnemend effect van heterozygotie naarmate een groter deel van het genoom al heterozygoot is.

De heterosis op dit ene locus geeft een zeer specifiek voordeel. Deze specificiteit – een zeer bepaald effect onder bepaalde omstandigheden – geeft een verdere oplossing voor het probleem dat het moeilijk is voor te stellen, dat een heterotisch effect op zeer vele loci tegelijkertijd werkzaam zou zijn. Het heterotisch effect treedt slechts op onder bepaalde omstandigheden. Van generatie tot generatie verschillen de milieu-omstandigheden. In de ene generatie wordt de frequentie van een gen misschien door heterotische effecten sterk verhoogd, in een volgende generatie zijn dezelfde genetische verschillen misschien neutraal of schadelijk. Daarom zal in één generatie misschien het heterotisch effect van slechts een deel van de genen werkzaam zijn.

Heterogeniteit van het milieu

Ook zonder heterosisverschijnselen zal selectie die niet steeds in dezelfde richting werkt bijdragen tot het behoud van genetische variabiliteit. Maar mogelijk belangrijker is het feit dat het milieu niet alleen in de tijd maar ook in de ruimte verschillen vertoont. In verschillende delen van het woongebied van een populatie kunnen de selectieve krachten verschillende genotypen begunstigen. Zonder heterozygoot voordeel kunnen de verschillende allelen dan naast elkaar in de populatie aanwezig blijven. Ook dit mechanisme is slechts in een enkel geval aangetoond (mimicry bij polymorfe vlinders, zie Sheppard, 1958), zodat over het belang ervan voor de handhaving van genetische variabiliteit in het algemeen slechts veronderstellingen kunnen worden gemaakt.

Het milieu en de expressie van genetische verschillen

Het is belangrijk de rol van het milieu bij het tot uiting komen en het lot van de genetische variabiliteit nader onder de loep te nemen. Bij een geval als de sikkel-cel-anemie is het milieu alleen van betekenis als selectieve kracht. Het fenotype waarop de selectie aangrijpt is een ondubbelzinnige afspiegeling van de genen. Deze situatie vinden we in vele gevallen van polymorfie waarbij we in één populatie scherp omschreven alternatieve fenotypen vinden. Als ander voorbeeld kan de 'industriële' polymorfie bij vlinders genoemd worden. Ford (1964) heeft beschreven

hoe het milieu in deze situaties de genetische samenstelling van de populaties tracht aan te passen aan het milieu. Een zeer belangrijk aspect van de werking van het milieu blijft hierbij dan buiten beschouwing. Bij morfologische eigenschappen is er een gecompliceerde ontwikkelingsweg tussen gen en fenotype. Dan heeft het milieu voordat het zijn selecterende werking op het volwassen organisme kan uitoefenen, invloed gehad op de ontwikkeling en dus de vormgeving van het fenotype mede bepaald. De consequenties hiervan worden duidelijk gedemonstreerd in het werk van Waddington (1961) over genetische assimilatie.

In één van zijn experimenten ging Waddington na in hoeverre *Drosophila*-populaties zich kunnen aanpassen aan hoge concentraties NaCl in het voedingsmedium. De larven bezitten papillen aan beide zijden van de anus waarvan door Gloor en Chen verondersteld is dat zij een rol spelen bij osmoregulatie. Bij hoge zoutconcentraties zijn de papillen sterk vergroot, wat zou moeten worden beschouwd als een adaptieve fenotypische reactie.

Gedurende twintig generaties werden de *Drosophila*-larven op toenemende NaCl-concentraties gekweekt, zodat steeds slechts 20 à 30% van de eieren volwassen vliegen leverde. Aan het eind van het experiment werden de stammen op verschillende zoutconcentraties getoetst en tegelijkertijd werd de papilgrootte gemeten. Het bleek nu, dat de geselecteerde stammen beter bestand waren tegen hoge zoutconcentraties, dat de toename in grootte van de anale papillen door de verhoging van de zoutconcentratie sterker was bij de geselecteerde stammen, en tenslotte dat de papilgrootte bij alle zoutconcentraties was toegenomen, ook bij de normale zoutconcentratie. De fenotypische reactie was dus enigszins vastgelegd. In dit experiment stelt het afwijkend milieu zelf genetische verschillen, die onder normale omstandigheden onzichtbaar waren, bloot aan natuurlijke selectie.

Selectie-typen

Selectie maakt niet alleen gebruik van variabiliteit om veranderingen teweeg te brengen, dus bijv. om het gemiddelde van een meetbare eigenschap te verschuiven, maar de selectiedruk is tevens in hoge mate mede verantwoordelijk voor de vorm waarin de genetische variabiliteit in een populatie voorkomt, voor de genetische structuur van de populatie. Selectiedruk op een meetbare eigenschap kan in verschillende vormen voorkomen. Mather (1953) onderscheidde drie hoofdtypen (fig. 3).

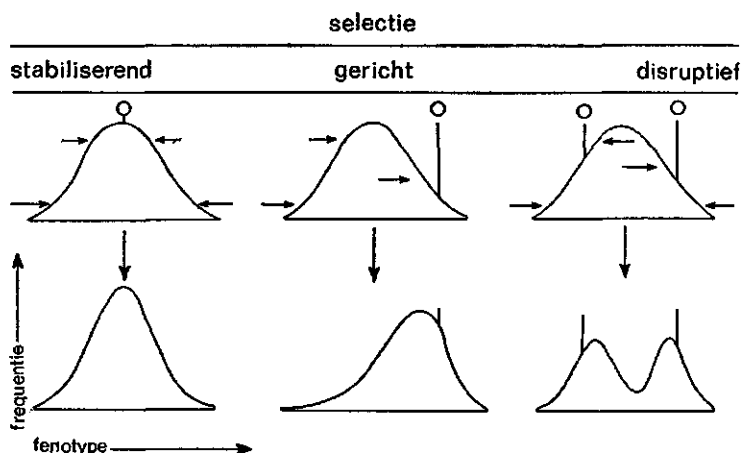


Fig. 3 Werking van de drie vormen van natuurlijke selectie op een meetbare eigenschap. In de bovenste rij de frequentieverdelingen van de eigenschap in de populatie voor de werking van de selectie, in de onderste rij na de werking van de selectie. De optimale waarden zijn aangegeven met 0 (naar Mather, 1953).

In de eerste plaats *gerichte selectie* waarbij dus de hoogste of de laagste waarden bevoordeeld worden. Wanneer het gemiddelde van de populatie samenvalt met het optimum, dan houdt de *gerichte selectie* op. Maar natuurlijke selectie blijft toch werkzaam. Want er is variabiliteit om dit optimum, zowel door genetische verschillen als door milieuverschillen. Selectie werkt vanuit beide extremen naar dit optimum. Dit noemt men *stabiliserende selectie*. Aan dit type natuurlijke selectie wordt het toegeschreven dat het normale fenotype zo uniform is ondanks de grote genetische variabiliteit en milieuverschillen. Dit selectie-type zou nl. dieren uitselcteren met een ontwikkeling die gestabiliseerd is tegen verstorende invloeden in genotype en milieu (Waddington, 1957, Schmalhausen, 1949).

Maar dikwijls is een habitat heterogeen, er zijn dan meer optima. In het eenvoudigste geval zijn er twee optima, de populatie wordt dan als het ware in tweeën gescheurd: *disruptieve selectie*.

Genetische variantie

Voor het effect van deze typen selectie behandeld kan worden, moeten enkele fundamenteën van de kwantitatieve genetica bezien worden. (zie Falconer, 1960).

Meetbare eigenschappen vertonen in het algemeen een continue variatie die veroorzaakt wordt door de invloed van een groot aantal genetische verschillen ieder met klein effect, en door milieuverschillen. De betreffende genen kunnen daarom meestal niet individueel worden onderscheiden, zodat men zijn toevlucht moet nemen tot statistische methoden.

De fenotypische waarde P van een meetbare eigenschap is opgebouwd uit twee componenten, nl. een genetische bijdrage G en een omgevingsbijdrage O , dus $P = G + O$.

De variabiliteit van deze fenotypische waarden in een populatie kan men kwantitatief weergeven als fenotypische variantie V_P . Deze is dus eveneens opgebouwd uit twee componenten, de genetische variantie V_G en de omgevingsvariantie V_O , dus $V_P = V_G + V_O$.

Binnen de genetische variantie kunnen we weer twee componenten onderscheiden, de additieve genetische variantie en een component die een gevolg is van het feit dat de afzonderlijke genen niet onafhankelijk van elkaar werken. Het effect van een gen kan afhankelijk zijn van zijn allel op het homologe chromosoom (dominantie) en van genen op andere loci (interactie). Die additieve genetische variantie berust op verschillen tussen de individuen die bij de nakomelingen zijn terug te vinden en daarom kunnen worden vastgelegd door individuele selectie. De verschillen verantwoordelijk voor de niet-additief genetische variantie kunnen niet eenvoudig worden vastgelegd door individuele selectie.

Om dit enigszins begrijpelijk te maken moge een eenvoudig voorbeeld van genetische variantie veroorzaakt door verschillen op één locus gegeven worden. De dieren met genotypen A_1A_1 , A_1A_2 en A_2A_2 hebben alle een verschillende lichaamslengte waarbij A_2A_2 het grootst is en A_1A_2 een fenotype heeft precies tussen A_1A_1 en A_2A_2 . Het effect van A_2 wordt dus niet beïnvloed door het allel op het homologe chromosoom. De genetische variantie veroorzaakt door dit locus is geheel additief, we kunnen de fenotypische verschillen volledig benutten. Als we selecteren voor hogere waarden in een populatie waarin de drie genotypen voorkomen, dan krijgen we als eindresultaat een populatie met alleen A_2A_2 -individueen waarin geen genetische variantie meer aanwezig is.

Een geheel andere situatie ontstaat wanneer A_1A_1 en A_2A_2 dezelfde lengte hebben en A_1A_2 groter is dan beide homozygoten. Als we dan selecteren op grotere lichaamslengte, zullen we A_1A_2 -dieren selecteren. In de nakomelingschap splitsen steeds ook de minder grote homozygoten uit. Er blijft dus genetische variabiliteit, maar die kan niet door

selectie voor hogere waarden worden vastgelegd. Deze niet-additieve genetische variantie (de interactie-component) treedt dus steeds op als de gen-effecten niet eenvoudig optelbaar zijn, maar afhankelijk zijn van de aanwezigheid van andere genen, hetzij op hetzelfde locus (dominantie), hetzij op andere loci (interactie).

Selectiedruk en genetische architectuur

Bij gerichte selectie verandert de gemiddelde waarde van de betrokken eigenschap en worden de verschillen die hun uitdrukking vinden in de additieve genetische variabiliteit opgebruikt. Wanneer er na langdurige gerichte selectie nog genetische variabiliteit over is, dan is dat genetische variabiliteit, veroorzaakt door dominantie of interactie tussen factoren. In vele selectie-experimenten is inderdaad gevonden dat wanneer gerichte selectie geen verdere vooruitgang meer veroorzaakt er nog veel genetische variabiliteit aanwezig is. Dit blijkt dan bijv. wanneer men de richting van de selectie omdraait en weer snelle verandering verkrijgt (fig. 4).

Nu oefent natuurlijke selectie per definitie een voortdurende gerichte

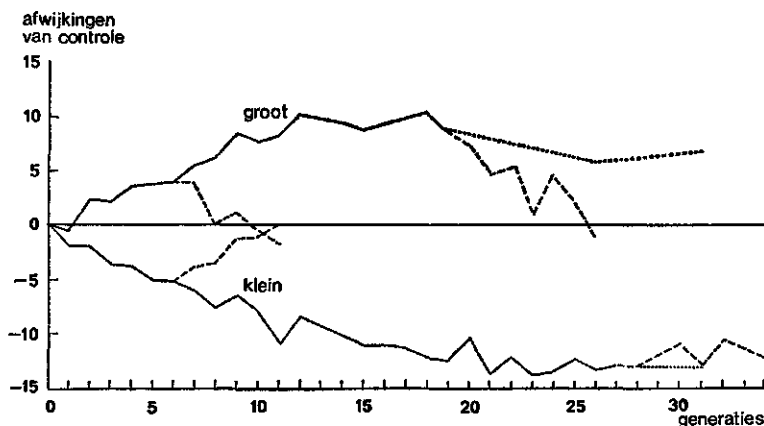


Fig. 4 Selectie voor thoraxlengte bij *Drosophila melanogaster*. Selectie heeft resultaat in beide richtingen. Na ca. 15 generaties wordt in beide lijnen een plateau bereikt. In de hoge lijn is nog veel genetische variantie aanwezig, want terugselectie brengt de thorax-lengte weer snel naar zijn uitgangspunt. Horizontale as: generaties selectie; verticale as: afwijkingen van de controle (naar F. W. Robertson, 1956).

selectie uit voor hogere vitaliteitswaarden en dus ook op eigenschappen die nauw betrokken zijn bij die vitaliteit bijv. bij *Drosophila* de eiproduktie. Het is daarom te verwachten, dat de genetische variabiliteit van deze vitaliteitseigenschappen grotendeels van het niet-additieve type zal zijn. Bij eigenschappen die niet onderworpen zijn aan gerichte natuurlijke selectie zal wel een grote additieve genetische variantie aanwezig kunnen zijn (Robertson, 1956, 1966).

In fig. 5 is de samenstelling van de fenotypische variantie van een aantal eigenschappen van *Drosophila melanogaster* weergegeven. Geheel links staat de variabiliteit van de onderbreking van de vierde vleugelader veroorzaakt door een cubitus interruptus mutatie (ci^{D-G}). Deze eigenschap komt in het wildtype niet voor. Omdat de variabiliteitsbepalingen direct na het inkruisen werden verricht kan de onderbreking nooit onderworpen zijn geweest aan natuurlijke selectie. In overeenstemming met de verwachting is de genetische variabiliteit bijna geheel additief. De andere eigenschappen zijn wel in het wildtype aanwezig en er is dus voor na-

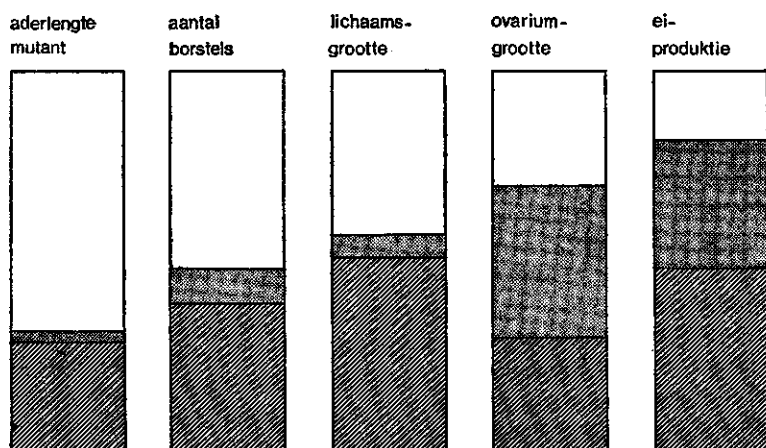


Fig. 5 Samenstelling van de fenotypische variantie van enkele eigenschappen van *Drosophila melanogaster* in ongeselecteerde kooipopulaties. Naarmate een eigenschap meer betrokken is bij de vitaliteit neemt het aandeel van de interactie in de totale genetische variantie toe. Gearceerd: milieuvanantie. Grijs: niet additieve genetische variantie. Wit: additieve genetische variantie. Aderlengte mutant volgens Scharloo, Hoogmoed en Ter Kuile, 1967; borstel-aantal volgens Clayton, Morris en Robertson, 1967; thoraxlengte, ovariumgrootte en eiproduktie volgens F. W. Robertson, 1957a en b.

tuurlijke selectie gelegenheid geweest om er op in te werken. Maar ze hebben niet dezelfde betekenis voor de vitaliteit. Naarmate ze voor de vitaliteit meer betekenis hebben, neemt het aandeel van de additieve genetische variantie af en dat van de interactie-component toe.

De eigenschappen met voornamelijk additieve genetische variantie kunnen gemakkelijk in beide richtingen veranderd worden, bijv. de lichaamsgrootte en het aantal abdominale chaetae, waarbij het gemiddelde ver buiten de variatiebreedte van de uitgangspopulatie gebracht kan worden. Selectie voor eiproduktie daarentegen gaat alleen goed in lage richting, maar een hogere produktie kan alleen met speciale selectiemethoden (familieselectie) worden bereikt.

Deze gegevens wijzen erop, dat de selectiedruk in hoge mate bepalend is voor de organisatie van de genetische variabiliteit.

Stabiliserende en disruptieve selectie

Wat is nu het effect van disruptieve en stabiliserende selectie op de genetische variabiliteit? Ook dit kunnen we trachten na te gaan door de natuurlijke selectie na te bootsen met kunstmatige selectie. Daartoe werden experimenten uitgevoerd waarbij geselecteerd werd op de grootte van de vierde lengte-ader bij een cubitus interruptus-mutatie (ci^{D-G} ; Scharloo, 1964, 1965; Scharloo, Hoogmoed en Vreezen, 1966; Scharloo, Hoogmoed en Ter Kuile, 1967 en ongepubliceerd). Bij de kunstmatige stabiliserende selectie werden als ouders van de volgende generatie die dieren uitgeselecteerd die het gemiddelde van hun generatie het dichtst benaderden. De fenotypische variabiliteit verminderde dan sterk (fig. 6), als gevolg zowel van een afname van de variabiliteit veroorzaakt door milieuverschillen als door een afname in genetische variabiliteit. De selectie tegen extremen veroorzaakte dus een vermindering van de milieu-gevoeligheid van het kenmerk.

Bij de disruptieve selectie worden de dieren met de kortste (laag) en de langste ader (hoog) uitgeselecteerd. In één serie experimenten (D^R) werden 'hoge' en 'lage' geselecteerde dieren bij elkaar in één fles geplaatst zodat paringen laag $\times$ laag, laag $\times$ hoog, hoog $\times$ laag en hoog $\times$ hoog volgens toeval konden plaatsvinden. In een andere serie (D^-) werden verplichte paringen laag $\times$ hoog en hoog $\times$ laag uitgevoerd. In beide lijnen nam de fenotypische variabiliteit enorm toe (fig. 6). Dit komt ook goed tot uiting in de frequentieverdelingen die van opeenvolgende generaties werden gemaakt (fig. 7). De verdelingen worden platter,

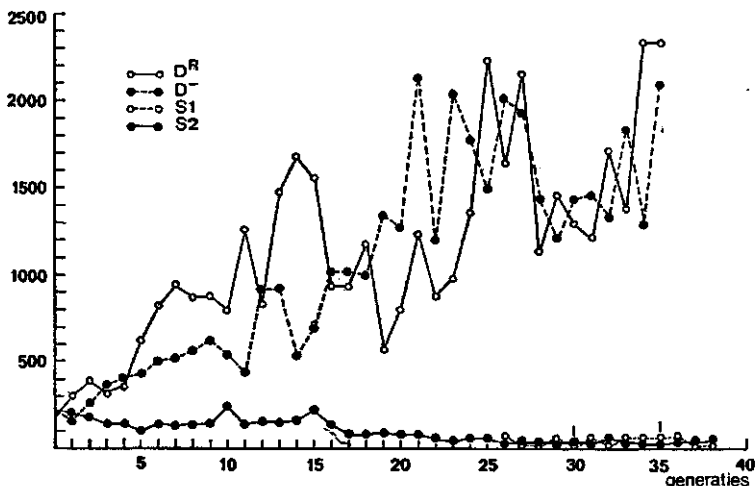


Fig. 6 De fenotypische variantie van de aderenlengte van een *cubitus interruptus*-mutant van *Drosophila melanogaster* onder invloed van stabiliserende selectie en disruptieve selectie (naar Scharloo, Hoogmoed en Ter Kuile, 1967). Horizontale as: generaties selectie; verticale as: fenotypische variantie van de aderenlengte.

de variatiebreedte neemt toe en tenslotte ontstaan in beide lijnen tweetoppige curven. Dit betekent dat er bijna alleen hoge en lage dieren voorkwamen en praktisch geen intermediaire; men kan zeggen dat de populaties polymorf geworden zijn (zie ook Thoday, 1965). Maar deze polymorfie blijkt in beide lijnen op een totaal verschillend mechanisme te berusten.

In de disruptieve selectielijn met toevallige paring neemt alleen de genetische variabiliteit toe. Genetische analyse van de verschillen tussen extreem hoge en extreem lage individuen leek aan te tonen, dat de situatie hier betrekkelijk eenvoudig was. Bij kruising van hoge en lage dieren leek de F_2 een eenvoudige 3:1 splitsing te geven, wat zou wijzen op een verschil in één gen. Op één chromosoom, het tweede, liggen dicht bij elkaar twee genen die we L (laag) en h (hoog) zullen noemen. De lage dieren heb-

ben het genotype $\frac{L}{L} \frac{+}{+}$ en de hoge dieren $\frac{+}{+} \frac{h}{h}$

Maar doordat de factoren zo dicht bij elkaar liggen (op ongeveer 3 Morgan-eenheden) lijkt kruising van hoge en lage dieren een monohy-

Uitgangspopulatie

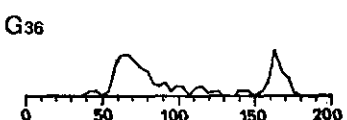
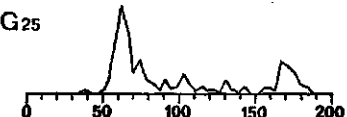
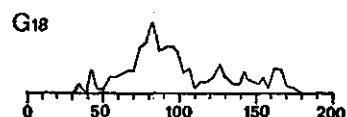
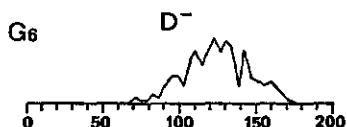
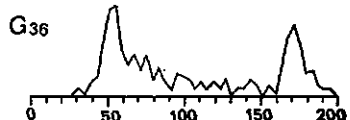
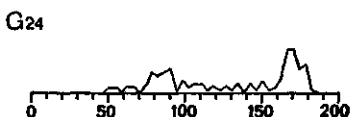
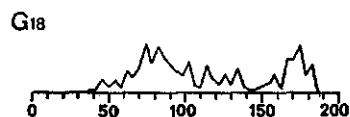
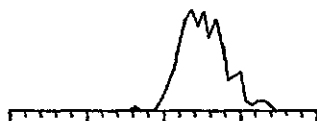


Fig. 7 Frequentieverdelingen van de aderlengte in een aantal generaties van de disruptieve selectielijnen. Links de disruptieve selectie met toevallige paring (D^R), rechts de disruptieve selectie met paring van tegengestelde extremen (D^-) (naar Scharloo, Hoogmoed en Ter Kuile, 1967).

bride splitsing te geven, en het verschil lijkt dus slechts op één factor te berusten. Doordat de lage factor bijna geheel dominant is, valt de frequentieverdeling van de populatie praktisch in twee geheel gescheiden groepen uiteen. Dit soort disruptieve selectie veroorzaakt dus polymorfie die lijkt te berusten op één werkzame factor, die complex is en opgebouwd werd door de selectie. Er zijn duidelijke aanwijzingen dat beide componenten L en h op zichzelf ook weer complex zijn en dat in de rest van het genotype veranderingen hebben plaatsgevonden die het effect van de werkzame factoren vergroten. Dit systeem is dus door de selectie gedurende een groot aantal generaties bijeen gebracht.

Geheel anders is de situatie in de D^- lijn. Daar is ook polymorfie ont-

staan: de frequentieverdeling is eveneens tweetoppig. Maar in deze selectielijn is niet alleen de genetische variantie omhoog gegaan, maar ook de milieuvariantie. De tweetoppigheid wordt hier veroorzaakt doordat de ontwikkeling van de vierde ader veranderd is. In het traject van aderenlengten tussen de twee toppen veroorzaken kleine veranderingen in het milieu of kleine genetische verschillen grote veranderingen van de aderenlengte. Hierdoor worden waarden in dit traject onwaarschijnlijk. Zij hopen zich als het ware juist boven en onder dit traject op. Dit kon worden aangetoond in experimenten waarin de aderenlengte werd gewijzigd door verandering van de temperatuur. In de uitgangspopulatie trad een bij benadering lineair verband op tussen de temperatuur en de aderenlengte. Maar bij de D⁻ selectielijn viel in een bepaald traject van aderenlengte een zeer sterke verandering waar te nemen en er trad daar als het ware een drempelwaarde op. Hadden de genetische factoren en de milieufactoren die de aderenlengte bepalen een intensiteit die over de drempelwaarde rijkte, dan was de aderenlengte hoog, bleven deze factoren onder de drempelwaarde dan bleef de aderenlengte laag.

Ook dit mechanisme leidt tot polymorfie, maar hier is in feite geen genetische variabiliteit meer noodzakelijk. Men zou zich kunnen voorstellen dat, gegeven het ontwikkelingssysteem met de drempelwaarde en een gemiddelde aderenlengte tussen de twee toppen, kleine milieuverschillen voldoende zouden zijn om steeds hoge en lage fenotypen naast elkaar te laten verschijnen. Deze experimenten geven ook een indruk hoe tegelijkertijd fenotypische effecten van milieuverschillen en genetische verschillen kunnen worden veranderd door éénzelfde mechanisme.

Disruptieve selectie en isolatie

Uit een oorspronkelijk continue variatiecurve worden door disruptieve selectie dus duidelijk te onderscheiden genotypen en fenotypen opgebouwd. Kan dit nu leiden tot een permanente splitsing van de populatie in die zin dat geen genenuitwisseling meer tussen beide typen plaats heeft, met andere woorden dat er uit één populatie twee soorten ontstaan?

Volgens de nu wel klassiek te noemen opvatting ontstaan gedurende een periode van geografische isolatie verschillen tussen populaties. Deze kunnen zo groot worden dat, wanneer de populaties weer met elkaar in contact komen, de dieren elkaar niet meer als soortgenoten herkennen of wel fysiologisch niet meer in staat zijn vitale nakomelingen te geven (zie Mayr, 1963).

Toch wordt telkens weer de mogelijkheid van sympatrische soortvorming, soortvorming dus zonder ruimtelijke isolatie, geopperd.

Thoday en Gibson (1962) menen (zie ook Mather, 1955), dat disruptieve selectie met toevallige paring tot een dergelijk resultaat kan leiden. Onder dit selectie-regime is er inderdaad voordeel aan verbonden voor lage dieren om met lage dieren te paren: dit verhoogt de kans om extreem lage nakomelingen te krijgen en dus om aan volgende generaties corresponderende genen over te dragen. Hetzelfde geldt, mutatis mutandis, voor de hoge dieren. Thoday en Gibson verkregen bij *Drosophila* reeds na 7 tot 12 generaties isolatie door kunstmatige disruptieve selectie op het aantal sternopleurale chaetae. Dit is bijzonder snel vergeleken met proeven van Wallace (1954) en van Knight, Robertson en Waddington (1953) waarin direct geselecteerd werd tegen hybridisatie. Deze auteurs voegden twee stammen die homozygoot waren voor verschillende mutaties bij elkaar. Uit de nakomelingschap werden alleen vliegen waarvan beide oudertypen homozygoot waren voor één van beide mutaties verder gekweekt. De hybriden, die uiteraard tot het wildtype behoorden, werden verwijderd. Onder invloed van deze selectie verminderde de hybridisatie pas na een groot aantal generaties. Bij de disruptieve selectie is de selectie tegen de hybridisatie indirect, deze vindt plaats via de selectie voor hoog en laag aantal chaetae. Bij een dergelijke indirecte selectie kan men slechts langzaam vooruitgang verwachten, tenzij er door pleiotropie of koppeling een associatie bestaat tussen de geselecteerde eigenschap en de voorkeur met het eigen type te paren.

Herhaling van Thoday's experimenten zowel met dezelfde (Scharloo, den Boer en Hoogmoed, 1967) als met andere eigenschappen (Robertson, 1966; Waddington en Robertson, 1966; Scharloo, Hoogmoed en Ter Kuile, 1967) leidde niet tot isolatie. Mogelijk is hiervoor toch een zeer speciale genetische situatie noodzakelijk en is het type genetische variabiliteit dat voor sympatrische soortvorming door disruptieve selectie nodig is niet algemeen in populaties aanwezig. Voorafgaande ruimtelijke isolatie is waarschijnlijk toch altijd nodig voor soortvorming.

Conclusie

In populaties is een enorm reservoir van genetische variabiliteit aanwezig. Deze is zowel op moleculair als op morfologisch niveau waar te nemen. Genetische variabiliteit leidt tot verschillen in vitaliteit, waardoor natuurlijke selectie een aangrijpingspunt vindt. Hierdoor is de gemid-

delde vitaliteit in de populatie dus lager dan de vitaliteit van het optimale genotype. Een essentieel punt is hoe de genetische variabiliteit in populaties wordt gehandhaafd. Enkele mechanismen zijn bekend zoals het evenwicht tussen mutatie en selectie en het evenwicht van selectieve krachten door een hogere vitaliteit van de heterozygoot of heterogeniteit van het milieu. Welk aandeel elk van deze processen levert, is nog niet duidelijk.

De voorraad genetische variabiliteit stelt selectie in staat direct genetische veranderingen in populaties teweeg te brengen. Selectie gebruikt niet alleen genetische verschillen als bouwstenen voor veranderingen, maar geeft ook vorm aan de organisatie van de genetische variabiliteit. Daarmee beïnvloedt de selectie tegelijkertijd de mogelijkheden voor zijn eigen werking.

Natuurlijke selectie en oecologie

DR. K. BAKKER

Individu, populatie en milieu

Het is de opgave van de oecologie te trachten een verklaring te vinden voor de verspreiding van de verschillende soorten planten en dieren en voor de veranderingen die in de dichtheden van de verschillende populaties van die soorten optreden. De oecoloog houdt zich dus bezig met de verdeling in de ruimte en in de tijd van individuen van een bepaalde soort, en tracht hiervoor de verklaring te vinden in de relaties tussen de individuen van de soort die hij bestudeert en hun milieu.

Het netwerk van betrekkingen tussen organismen en hun milieu is meestal uiterst ingewikkeld. Figuur 1 geeft een schematische voorstelling van zulk een netwerk. Elk individu heeft zijn eigen kenmerken die ontstaan zijn uit de wisselwerking tussen zijn genotype en het milieu. Alle individuen van de soort vormen samen de populatie, die een nieuwe biologische eenheid is op een hoger niveau dan het individuele organisme. De begrenzing van zo'n populatie is niet altijd gemakkelijk: zij hangt in hoge mate af van het probleem dat men wil oplossen. Dat een populatie nochtans een eenheid vormt vindt zijn oorzaak in het feit, dat interacties tussen de leden frequenter zijn dan tussen leden en niet-leden.

De eigenschappen van een populatie zijn grotendeels van kwantitatieve aard, zoals grootte, dichtheid, nataliteit, mortaliteit, sexe-verhouding, genetische structuur en leeftijdsopbouw. Bij vele dieren komt ook nog een sociale structuur in de populatie voor. Het milieu waarin de populatie leeft is in het schema uiteengelegd in de volgende componenten: weer, structuur van de habitat, voedsel en andere levensbenodigdheden, vijanden, en andere soorten. Tussen de individuen van de onderzochte populatie onderling, tussen hen en de milieu-componenten, en tussen deze componenten onderling bestaan allerlei betrekkingen die in belangrijkheid kunnen veranderen met de tijd. Immigrerende en emigrerende individuen kunnen de samenstelling van de populatie wijzigen. Het schema is

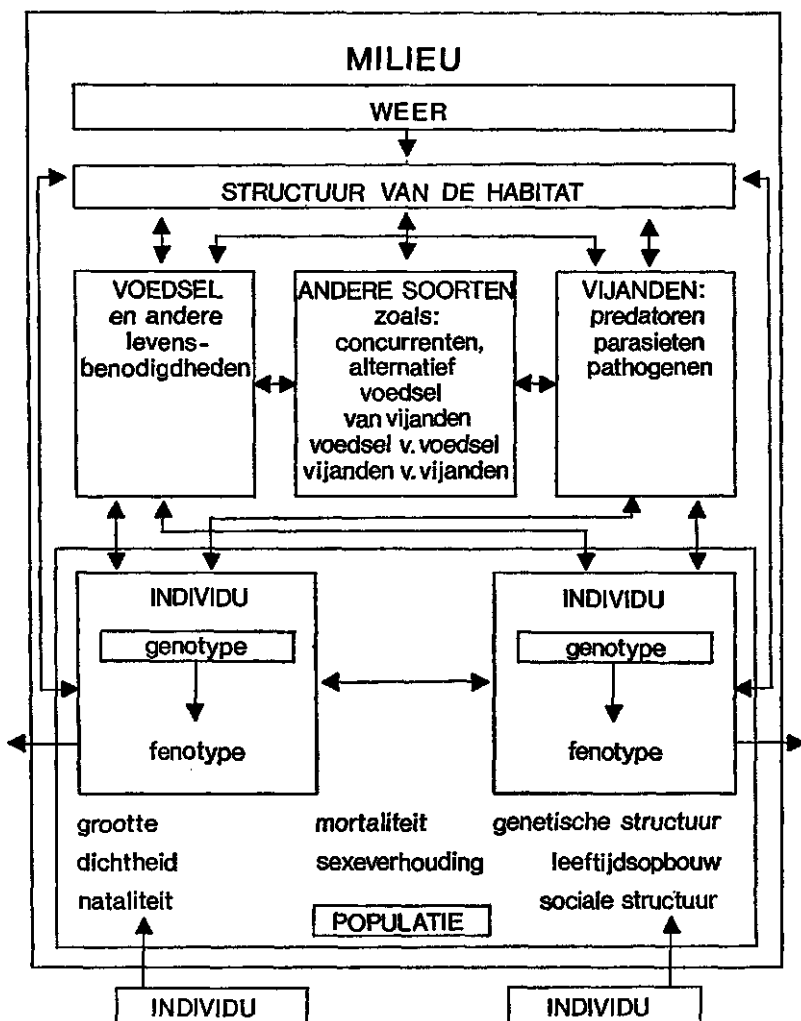


Fig. 1 Schema van het netwerk van betrekkingen tussen de individuen van een populatie onderling, tussen hen en de milieucomponenten, en tussen de milieucomponenten onderling. De invloed van het weer wordt meestal gemodificeerd door de structuur van de habitat. Voedsel etc. en vijanden oefenen hun werking direct uit, andere soorten organismen in het milieu indirect. De eigenschappen van de populatie van de onderzochte soort zijn kwantitatieve eigenschappen. Immigranten en emigranten veranderen de samenstelling van de populatie.

zuiver kwalitatief; een kwantitatieve waardering van de verschillende factoren voor het lot van de populatie is de taak van de oecoloog.

De betrekkingen tussen individuen van de onderzochte soort onderling en die tussen hen en het milieu worden bestudeerd vanuit het gezichtspunt van de levens- en voortplantingskansen van de individuen. Aangezien de kansen in hoge mate afhankelijk zijn van de eigenschappen van die individuen is het duidelijk, dat de oecoloog zich interesseert voor deze eigenschappen en dus ook voor de variabiliteit in de populatie.

Variabiliteit

Nu zijn de natuurlijke populaties van een bepaalde soort niet op alle plaatsen in het areaal van de soort gelijk in grootte en samenstelling, en bovendien veranderen zij in de tijd, soms sterk, soms maar weinig. Deze kwalitatieve en kwantitatieve verschillen tussen populaties hebben al geruime tijd de aandacht van de systematici, maar ze komen ook steeds meer in de belangstelling van de oecologen.

Het vraagstuk van de variabiliteit in natuurlijke populaties heeft dus drie aspecten. Ten eerste is er de enorme variabiliteit binnen een populatie, die, zoals Scharloo heeft laten zien, vaak onder een relatief uniform uiterlijk schuil gaat. Ten tweede zijn er soms grote verschillen tussen populaties van eenzelfde soort wat betreft de frequentie waarmee bepaalde eigenschappen voorkomen. En ten derde verandert de samenstelling van al deze populaties in de tijd. Niet al deze aspecten kunnen hier worden behandeld. Evenmin kan hier worden ingegaan op het boeiende probleem op welke wijze nieuwe genetische variabiliteit in populaties optreedt door mutatie, recombinate en immigratie.

Deze bijdrage houdt zich bezig met de vraag, in hoeverre de eigenschappen van de individuen in een populatie iets te maken hebben met hun levens- en voortplantingskansen en met de nauw verwante vraag, hoe de verschillen in frequentie van individuen met bepaalde eigenschappen in verschillende populaties tot stand zijn gekomen, kortom: met de vraag naar de betekenis van de natuurlijke selectie-theorie voor de oecologie.

Vanzelfsprekend is het onderzoek op dit gebied voornamelijk vergelijkend: verschillende individuen uit eenzelfde populatie of uit verschillende populaties worden bestudeerd in hun levens- en voortplantingsmogelijkheden onder milieuomstandigheden zoals deze heersen in de habitats waar de populaties voorkomen.

Verschillen tussen populaties

De Engelse onderzoekers Ebling, Muntz en Kitching (1964, 1966) bestudeerden enkele populaties van de zeer variabele purperslak, *Nucella lapillus* in Lough Ine, Ierland. De twee populaties leefden maar ongeveer een kilometer van elkaar; de ene op een sterk aan de golven geëxponeerde rotskust, de andere meer naar binnen bij de ingang van Lough Ine, veel meer beschut dan de eerste. De dieren uit deze populaties verschilden sterk, zoals blijkt uit fig. 2. Op de geëxponeerde kust waren de schelpen bij een gelijke totale hoogte veel boller en, wat op het eerste gezicht merkwaardig lijkt, ook veel dunner dan die van de meer beschutte habitat. De verhouding tussen hoogte en gewicht van de schelp was bij beide hetzelfde. De dunne bolle schelp was veel gemakkelijker te breken dan de dikke, slankere schelp. Het lichaam was bij gelijke hoogte en schelpgewicht veel groter bij de bolle schelp; hiermee ging gepaard een grotere mondopening en een ongeveer driemaal zo grote voet bij de dieren met een bolle schelp. Voor het lostrekken van een dier van het substraat was bij de dieren van de geëxponeerde kust ongeveer achtmaal zoveel kracht nodig als bij de dieren uit de beschutte habitat.

In veldproeven heeft men gemerkte monsters van dieren uit beide populaties in elkaars habitat geplaatst. Op de geëxponeerde kust werden er, van de 100 dieren die behoorden tot de plaatselijke populatie, na enkele dagen met tamelijk ruw weer 90 teruggevonden op dezelfde rots, van de 100 dieren uit de meer beschutte habitat maar 22. In het omgekeerde experiment, in de beschutte habitat, bleek de sterfte, waarschijnlijk ten gevolge van predatie door krabben, veel hoger te zijn bij de dieren die afkomstig waren van de geëxponeerde kust (die immers een veel dunnere schelp hadden) dan bij de dieren uit de beschutte habitat. Van de 150 dieren die afkomstig waren van de open rotskust werden er na een maand in de beschutte habitat 4 levend teruggevonden, en 26 gebroken. Voor de dieren van de eigen beschutte habitat waren deze getallen 39 levend en maar 1 gebroken.

Deze resultaten samenvattend kan men dus zeggen dat op de open kust *Nucella* een grote voet heeft die hem in staat stelt zich stevig vast te houden op het substraat. Dit kenmerk is geassocieerd met een dunne schelp, die door predatoren zoals krabben gemakkelijk kan worden gebroken. Dat deze dieren inderdaad purperslakken eten en selectief de vorm met de dunne schelp méér aantasten is aangetoond in experimenten. Verder is het waarschijnlijk gemaakt, dat aan de open kust de predatie-

Nucella lapillus

Lough Ine

Geëxponeerd

Beschut



Schelp:	verhouding gewicht en hoogte gelijk bol dunwandig breekbaar	slank dikwandig stevig
Lichaam:	groot	klein
Voet:	groot goed houvast	klein slecht houvast
Predatie door krabben:	grote sterfte	weinig sterfte
100 ex. op geëxponeerde kust:	90 teruggevonden	22 teruggevonden
150 ex. op beschutte habitat	4 levend terug 26 gebroken	39 levend terug 1 gebroken

Noordkust Bretagne

Chromosomen

13 paar

18 paar



Fig. 2 Enkele eigenschappen van individuen uit populaties van de purperslak, *Nucella lapillus*, van geëxponeerde en beschutte habitats. Gegevens van Lough Ine: Ebling et al., 1964, 1966; van Noord Bretagne: Staiger, 1954.

druk van de krabben op *Nucella* niet erg groot kan zijn: er zijn daar geen schuilplaatsen voor de krabben en ook andere prooidieren zijn er talrijk. Daarentegen is gebleken dat alleen de dieren met een dikke schelp zich konden handhaven in de beschutte habitats, en het is waarschijnlijk, dat hier predatie door krabben (*Portunus puber* en *Carcinus maenas*) maakt dat dieren met een dunne schelp er niet kunnen blijven leven.

In beide populaties zijn dus verschillende selectieve krachten aan het werk: golfslag aan de open kust en predatie in de beschutte habitats; het lijkt niet gewaagd te veronderstellen, dat deze verantwoordelijk zijn voor het verschil tussen beide populaties.

Dat deze verschillen niet slechts fenotypisch zijn, maar berusten op verschillen in de erfelijke aanleg is voor deze populaties niet aangetoond. Wel heeft de Zwitserse onderzoeker Staiger al in 1954 aangetoond, dat populaties van *Nucella* aan de noordkust van Bretagne grote verschillen vertonen wat betreft hun chromosomen aantal. De twee hoofdtypen zijn die met 13 en met 18 chromosomen, waarvan ze er 8 gemeen hebben. Bij de vorm met 13 chromosomen bestaan de overige 5 uit V-vormige metacentrische chromosomen; bij de vorm met 18 chromosomen komen de overige 10 staafvormige overeen met de 10 armen van de 5 V-vormige chromosomen. De vormen zijn interfertiel en alle combinaties kunnen voorkomen. Elke populatie heeft een karakteristieke samenstelling wat betreft de frequentie van de voorkomende chromosomen-typen. Dit is te zien op fig. 3. Toch kan men vrijwel alle populaties in twee groepen indelen: populaties van type 13 en van type 18. De populaties zijn nogal sterk van elkaar geïsoleerd door het feit dat de dieren weinig mobiel zijn en géén pelagisch larvestadium hebben. Dit maakt differentiatie tussen populaties op genetische basis mogelijk.

Als men nu kijkt hoe de verdeling van de populaties is in het gebied dan valt onmiddellijk op dat de populaties van het type 13 duidelijk op sterk geëxponeerde plaatsen voorkomen terwijl de populaties van het type 18 op beschutte plaatsen leven (fig. 4). In de intermediaire habitats, waarin de meer heterogene populaties van beide typen voorkomen, zou de heterogeniteit kunnen worden gehandhaafd door een gebalanceerde polymorfie, waarbij de heterogene vorm een grotere adaptieve waarde heeft dan de beide homogene. Helaas heeft Staiger zelf geen oecologisch onderzoek aan de verschillende vormen verricht, evenmin als de Engelse onderzoekers hun oecologisch werk met cytogenetische gegevens hebben gecompleteerd. Het is duidelijk dat bij dergelijk werk samenwerking tussen genetici en oecologen tot zeer boeiende resultaten kan leiden.

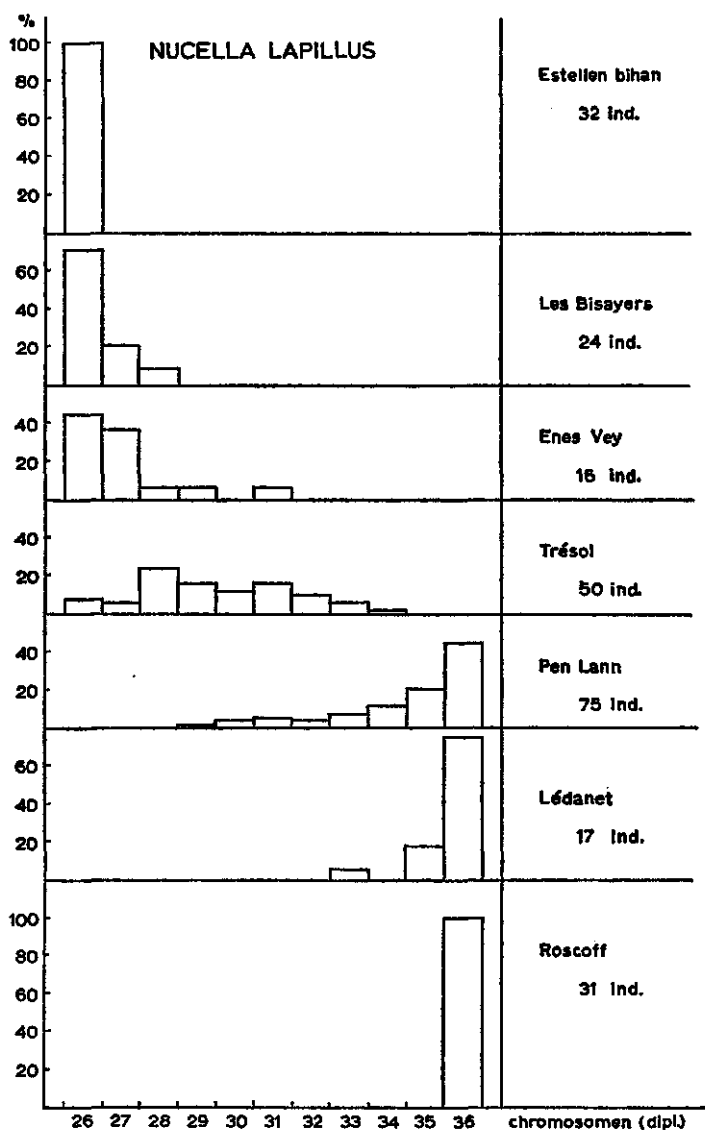


Fig. 3 Frequentieverdelingen van individuen met verschillende aantallen chromosomen in enkele populaties van de purperstek in Noord Bretagne (naar Staiger, 1954).

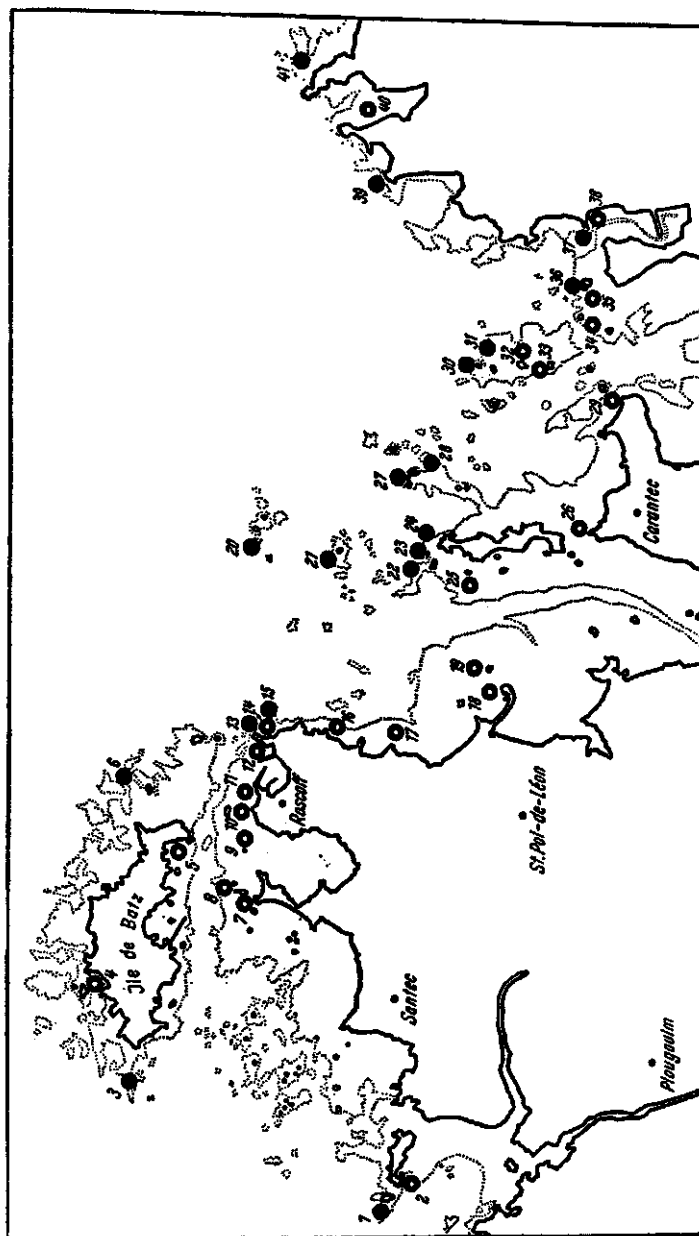


Fig. 4 Kaartje van het gebied rondom Roscoff, Bretagne. De getrokken lijn is de kust; de gestippelde lijn geeft de onderste grens van de getijzone. De dichte stippen geven de plaatsen aan waar kolonies van *Chromosoma polymorpha* met chromosoomtype 13, de open stippen de kolonies met chromosoomtype 18 (uit Sialger, 1954).

Natuurlijke selectie als oecologisch proces

Darwin's theorie van de natuurlijke selectie stoelt op vier grondstellingen, te weten: 1 de grote voortplantingscapaciteit van de meeste organismen, die onder gunstige omstandigheden verwerkelijk wordt, 2 de ondanks deze mogelijkheid tot enorme uitbreiding toch bestaande beperking van de aantallen, 3 de in elke populatie aanwezige variabiliteit en 4 de erfelijke basis van een deel van deze variabiliteit.

Van deze vier grondstellingen behoren de eerste drie tot het domein van de populatie-oecologie, de vierde behoort tot dat van de populatie-genetica.

Natuurlijke selectie is het proces waarbij verschillen in overlevings- en reproductiekans tussen individuen van een populatie worden geëffectueerd voor zover die verschillen berusten op eigenschappen van deze individuen. Aangezien natuurlijke selectie aangrijpt op de fenotypen, is natuurlijke selectie een fundamenteel oecologisch proces, wat door onderzoekers als Haldane (1954), Mayr (1963) en Sheppard (1958) duidelijk wordt beseft. Volgens een andere definitie, o.a. gehanteerd door Lerner (1958) en Dobzhansky (1951), is natuurlijke selectie de ongelijke reproductie van verschillende genotypen.

Men kan zich afvragen wat de zin is van een oecologische definitie: wat is de betekenis van natuurlijke selectie als de fenotypische eigenschappen waarop ze aangrijpt niet erfelijk zijn? Het volgende voorbeeld moge duidelijk maken dat een dergelijke selectie voor de oecologie zeker niet zonder betekenis is. Stel, dat een populatie met een bepaalde leeftijdsopbouw wordt getroffen door een strenge winter, waarbij vooral van de jonge dieren een hoge tol wordt geëist. Laten we veronderstellen dat de jonge dieren een aselechte steekproef uit de oudergeneratie vormen wat betreft hun genetische samenstelling, zodat door deze winter geen gerichte verschuiving in de frequenties van allerlei genen, dat wil dus zeggen géén gerichte genetische selectie optreedt. Toch heeft een dergelijke selectieve sterfte van verschillende leeftijdsgroepen wel degelijk een grote betekenis voor de populatie, omdat de leeftijdsopbouw er sterk door verandert, wat grote invloed heeft op het toekomstige verloop van de aantallen en daarmee dus op het lot van de populatie.

Als bij de ouders echter genetische variabiliteit aanwezig is wat betreft het seizoen waarin ze jongen ter wereld brengen, zal de sterfte onder de jonge dieren wel genetisch selectief werken, namelijk ten nadele van die genotypen, waarvan in de winter de jongen net in hun gevoelige periode

verkeren. Op deze wijze zal bij elke soort zeker het gunstigste voortplantingsseizoen zijn uitgeselecteerd.

Volgens de oecologische definitie is natuurlijke selectie in zuivere lijnen mogelijk, wat volgens de genetische definitie niet kan: als de grootste zaden uit een zuivere lijn grotere kiem-percentages en grotere planten met méér zaad opleveren dan kleine is natuurlijke selectie opgetreden voor de eigenschap 'grootte' (fig. 5). Het zal duidelijk zijn dat de meting van de selectie hier niet kan geschieden door de vergelijking van de gemiddelde grootte en de spreiding van de nieuwe generatie met die van de oude: deze zullen immers gelijk zijn! Men moet in plaats hiervan kijken naar verschillen in eigenschappen van de ouders in verband met de verschillende bijdragen die deze ouders leveren aan de volgende generatie. Dit is in

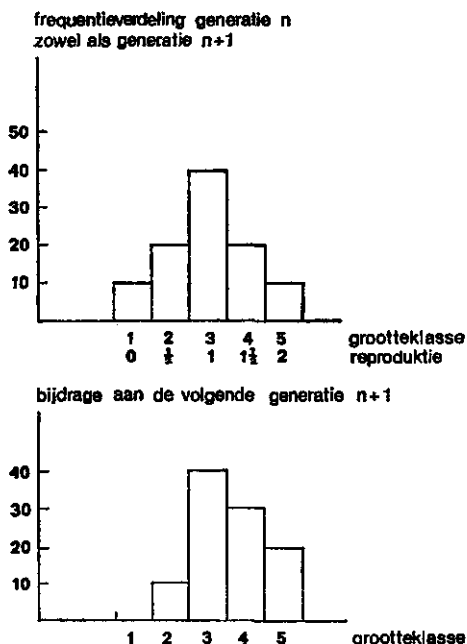


Fig. 5 Natuurlijke selectie in zuivere lijnen voor de eigenschap 'grootte'. De frequentieverdeling van de verschillende grootteklassen (boven) verandert niet door de grote verschillen in reproductie tussen de grote en kleine exemplaren, zoals tot uiting komt in de bijdrage die elke grootteklasse levert aan de volgende generatie (onder).

natuurlijke populaties van dieren vaak moeilijk te verwezenlijken. Bij dieren zoals vogels, waarbij de jongen van elk ouderpaar geringd kunnen worden, is het betrekkelijk eenvoudig uitvoerbaar zonder ernstige ingreep, maar bij insecten kan men dikwijls alleen maar ouders met bepaalde eigenschappen isoleren, nagaan hoe de frequentie is waarmee ze in de populatie voorkomen en hun reproductiecapaciteit bepalen onder zo natuurlijk mogelijke omstandigheden. Een volgende stap is dan, na te gaan of de eigenschap waarop de natuurlijke selectie gewerkt heeft, erfelijk is vastgelegd, en hoe groot de 'heritability' ervan is. Alleen wanneer een duidelijke erfelijke component aanwezig blijkt te zijn, kan natuurlijke selectie de genetische samenstelling van de populatie beïnvloeden. Meestal zal deze beïnvloeding geen verandering inhouden, maar een conservering van het wilde fenotype, dat immers in de loop der tijden is uitgeselecteerd. Dat dit relatief tamelijk uniforme wilde fenotype nog een enorme genetische variabiliteit herbergt is in de bijdrage van Scharloo wel duidelijk gemaakt. Natuurlijke selectie is dus, in tegenstelling tot de gangbare opvatting, meestal stabiliserende selectie. Het is in zekere zin een paradox, dat hetzelfde proces dat de fenotypische en genetische variabiliteit reduceert, en dus in hoofdzaak een conserverende en stabiliserende werking heeft, tegelijkertijd de machtige drijfveer is voor de evolutie!

Betekenis van het toeval

Natuurlijke selectie werkt niet absoluut in de zin van 'alles of niets': niet elk individu van een bepaald fenotype dat als groep door de selectie wordt begunstigd blijft leven en plant zich maximaal voort. Darwin heeft vanaf het begin er al op gewezen, dat het gaat om verschillende kansen op overleving en voortplanting. Hier stuiten we op de verhouding tussen natuurlijke selectie en toevalsverschijnselen. De potentiële en gerealiseerde variabiliteit in een populatie wordt voor een heel groot gedeelte door toevallige factoren gereduceerd, factoren dus die géén verband houden met de eigenschappen van de individuen.

Zo bepaalt het toeval, behalve in enkele bijzondere gevallen van abnormale segregatie, welke van alle mogelijke geslachtscellen gevormd worden. Vooral bij wijfjes met hun vaak kleine aantal geslachtscellen is dit al een enorme beperking van de mogelijkheden. Verder is het grotendeels een kwestie van toeval, welke geslachtscellen tot een zygote worden gecombineerd. Zelfs aangenomen dat er géén selectie en mutatie plaatsvinden in de beschouwde populatie en dat alle geslachtscellen een

gelijke kans hebben om te worden gevormd en in een zygote te worden gecombineerd, dan nóg is het genenbezit (de 'gene pool') van de nieuwe generatie nooit een getrouwe kopie van dat van de oudergeneratie, omdat die nieuwe generatie is gevormd uit een noodzakelijkerwijze beperkte willekeurige steekproef uit de aanwezige geslachtscellen. Deze steekproef is onderhevig aan een zekere 'fout'. Zij is niet geheel representatief voor de populatie waaruit zij werd getrokken. De grootte van deze steekproef-fout en de erbij behorende kans zijn te berekenen. Het is duidelijk dat zij afhankelijk is van de grootte van de populatie: uit grote populaties is de relatieve steekproeffout veel kleiner dan uit kleine populaties. Door dit verschijnsel, dat in de genetische literatuur 'genetic drift' wordt genoemd en waarover Van der Veen in zijn bijdrage heeft gesproken kunnen allelen binnen enkele generaties geheel uit een kleine populatie verdwijnen en daardoor andere worden gefixeerd. Het gevolg is dat de variabiliteit binnen de populatie met iedere nieuwe generatie afneemt. De gefixeerde vorm behoeft in dergelijke populaties niet de vorm te zijn die door de natuurlijke selectie zou zijn bevoordeeld: immers, daarvoor is nodig dat de selectiedruk een belangrijker invloed heeft dan de toevalsverschijnselen. Hieruit blijkt hoe belangrijk de grootte van de populaties is voor de werking van toeval en selectie: in grote populaties zal een kleine selectiedruk al invloed uitoefenen op het genenbezit van die populaties, omdat de toevalsfactor er relatief veel minder invloed heeft, in kleine populaties moet de selectiedruk wel groot zijn wil hij enig effect sorteren. Maar niet de gemiddelde grootte van de populatie is belangrijk: aangezien populaties veelal in dichtheid schommelen is de grootte van deze schommelingen van doorslaggevende betekenis. De populatiedynamicus en de populatiegeneticus staan dan ook voor de opgave te onderzoeken, welke de oorzaken zijn van de populatieschommelingen en in welke verhouding selectie en toeval er een rol in spelen.

Na de vorming van zygoten is de rol van het toeval zeker nog niet uitgespeeld, zoals tevoren even is aangenomen: een zeer groot deel van de sterfte vóór de reproductieve periode van de nieuwe generatie zal evenzeer toevallig zijn, d.w.z. niet afhankelijk van de eigenschappen van de individuen. De sterfte van insekteneieren en -larven ten gevolge van ongunstige weersfactoren kan heel groot zijn, soms wel 95%. Dit is evenwel toch geen argument tegen de betekenis van natuurlijke selectie, immers ondanks deze enorme sterfte, die weliswaar grotendeels onafhankelijk kan zijn van de eigenschappen van de dieren, kan de samenstelling van de populatie van de overblijvers wel degelijk door natuurlijke

selectie worden beïnvloed. Het is immers waarschijnlijk dat onder de 5% overblijvers relatief meer individuen zijn die het ongunstige weer kunnen verdragen dan onder 95% die gestorven zijn. Natuurlijk heeft een eventuele selectie voor tolerantie tegen de ongunstige weersfactoren in het ei- of larvestadium geen invloed op een later mogelijk optredende selectie voor een goede camouflage van het imago, maar het eindresultaat van beide selectieprocessen zal zijn, dat van de dieren met een gemiddeld gelijke vruchtbaarheid, die individuen welke zowel een goede tolerantie als een goede camouflage vertonen een grotere kans hebben op nakomeling-schap.

Wel kan men vaststellen dat natuurlijke selectie, ondanks de vaak zo enorm grote betekenis van toevallige gebeurtenissen, een zeer efficiënt proces moet zijn: de ontelbare aanpassingen die in de wereld van de organismen optreden zijn er het bewijs voor. Kleine afwijkingen van het toeval wat betreft overleving en voortplanting van verschillende genotypen hebben deze aanpassingen in de loop van de evolutie voortgebracht. Toch is de natuurlijke selectie, omdat zij opportunistisch werkt, a.h.w. 'blind voor de gevolgen'. Zij is niet gericht op het behoud van de soort, ja, zij kan integendeel de soort wel eens in een precare situatie manoevreren. In gevallen waarin de ten behoeve van de balts uitgeselecteerde kleuren, vormen, geluiden en bewegingen de dieren in een bestaand milieu wel een maximale reproductie toestaan, kunnen al bij een geringe wijziging van het milieu – zoals bij het optreden van een nieuwe predator – deze vormen snel worden geëlimineerd. Dit kan dan het einde van de soort in het gebied betekenen.

Voortplantingscapaciteit en natuurlijke selectie

Natuurlijke selectie zal per definitie als resultaat hebben dat in elke populatie van een bepaalde soort dat type gaat overheersen, dat onder de gegeven omstandigheden een zo groot mogelijk aantal geslachtsrijpe nakomelingen heeft, tenminste als de eigenschappen van dat type erfelijk zijn vastgelegd. Nu is bij veel soorten het aantal nakomelingen gering en bij deze soorten is de sterfte eveneens laag. Men heeft dit feit vroeger wel willen 'verklaren' door te stellen dat de voortplanting is aangepast aan de sterfte. Het is echter, gezien het vorige, moeilijk in te zien hoe natuurlijke selectie een dergelijke aanpassing zou kunnen verwezenlijken. Eerder zou men moeten trachten uit te zoeken of bij deze soorten de (weliswaar geringe) reproductie toch niet die is welke uiteindelijk meer geslachts-

rijpe nakomelingen oplevert dan een grotere. Het is dan van belang na te gaan, wat het nadeel zou kunnen zijn van een grotere nakomelingschap. Als illustratie moge het volgende voorbeeld dienen.

De grootte van het legsel van vele vogels is ver beneden het maximum aantal eieren dat het wijfje kan leggen: immers, wanneer de eieren worden weggehaald worden er nieuwe gelegd. Ook is het aantal eieren dat een vogel met succes kan uitbroeden niet de beperkende factor. De Engelse ornitholoog Lack (1954, 1966) heeft als hypothese gesteld, dat bij nestblijvers de grootte van het legsel overeenkomt met het maximale aantal jongen waarvoor de ouders genoeg voedsel kunnen aanbrengen zonder zichzelf te schaden. Gedurende vele jaren heeft Lack het broedsucces bestudeerd van de gierzwaluw, die gewoonlijk 2 of 3 eieren legt. Het aantal met succes grootgebrachte jongen was in mooie zomers, zoals die van 1949, 1951 en 1955, hoger bij legsels van 3 eieren dan bij legsels van 2 eieren (zie de tabel). In de redelijke zomer van 1952 was dit ook nog het geval, hoewel iets minder uitgesproken. In de slechte zomers van 1953 en

Aantal met succes grootgebrachte jongen in legsels van verschillende grootte bij de gierzwaluw in verschillende jaren (uit Lack, 1966).

Jaar	Weer in de zomer	Legsel-grootte			
		1	2	3	4
1949	heel mooi	—	2	3	—
1951	mooi	—	2	2.7	—
1952	redelijk	—	2	2.3	—
1953	slecht	—	2	1.8	—
1954	erg slecht	1	0.6	—	—
1955	mooi	—	2	2.7	—
1956	slecht	—	2	1.5	—
1958	mooi	—	1.9	2.8	2.0
1959	heel mooi	—	2.0	3.0	2.8
1960	redelijk	—	1.9	2.3	1.2
1961	redelijk	—	1.9	2.3	1.4

1956 was daarentegen het aantal grootgebrachte jongen hoger bij legsels van 2 eieren en in de zeer natte en koude zomer van 1954 leverden zelfs de legsels van 2 eieren gemiddeld maar 0,6 jongen per legsel op; in het laatste geval waren er trouwens geen legsels van 3 eieren. Later heeft Lack's medewerker Perrins bestudeerd wat het lot was van nesten met 4

jongen. Hiertoe haalde hij pas uitgekomen jongen uit andere nesten en voegde die toe aan nesten met 3 jongen. Het bleek dat het succes van nesten met 4 jongen in alle 4 jaren kleiner was dan dat van nesten met 3, en zelfs in 2 jaren (1960 en 1961) kleiner dan dat van nesten met maar 2 jongen.

Aan de toestand van de gestorven jongen was te zien dat de sterfte te wijten was aan verhongering: dit is natuurlijk een voorwaarde voor de juistheid van Lack's hypothese.

Verband tussen aantalsregulatie en natuurlijke selectie

Men kan met méér recht spreken over een aanpassing van de sterfte aan de voortplanting, dan over een aanpassing van de voortplanting aan de sterfte. Immers, bij organismen met een hoge voortplantingscapaciteit móet de sterfte wel groot zijn, aangezien de ervaring leert dat zij de aarde niet overwoekeren.

Er bestaat een duidelijk verband tussen de theorie van de natuurlijke selectie en de hypothese van de aantalsregulatie in natuurlijke populaties. Dit verband is te vinden in de grondstellingen van het Darwinisme die zoëven genoemd zijn: de grote voortplantingscapaciteit, de aantalsbeperking, en de deels erfelijk vastgelegde variabiliteit. In de eeuw die er sinds het ontstaan van de theorie is verstreken is herhaaldelijk geschermd met de omschrijving van natuurlijke selectie als 'the survival of the fittest'. Velen hebben, terecht, opgemerkt dat in deze omschrijving een kringredenering zit, immers het overleven bewijst het fit-zijn.

Toch wil ik ervoor pleiten, de omschrijving te handhaven en niet te vervangen door 'the survival of the fit', omdat zij duidelijk het concurrentie-element van de natuurlijke selectie doet uitkomen. Wanneer elke soort in de verschillende milieus waarin zij voorkomt populaties handhaaft met, ondanks vaak grote schommelingen, dichtheden op een bepaald gemiddeld niveau, is het aantal nakomelingen over lange tijd genomen niet sterk verschillend van het aantal ouders. Als nu in elke populatie die individuen worden uitgeselecteerd die de gunstigste eigenschappen, en daardoor de meeste nakomelingen hebben, moet, wil de populatie niet voortdurend in dichtheid toenemen, extra sterfte optreden waardoor individuen die deze eigenschappen niet hebben noodzakelijkerwijs worden geëlimineerd. Het betere is overal en altijd de vijand van het goede, zoals Lorenz (1965) zegt. Immers, wanneer deze individuen met de gunstigste eigenschappen er niet waren, zouden de anderen zich wel hebben

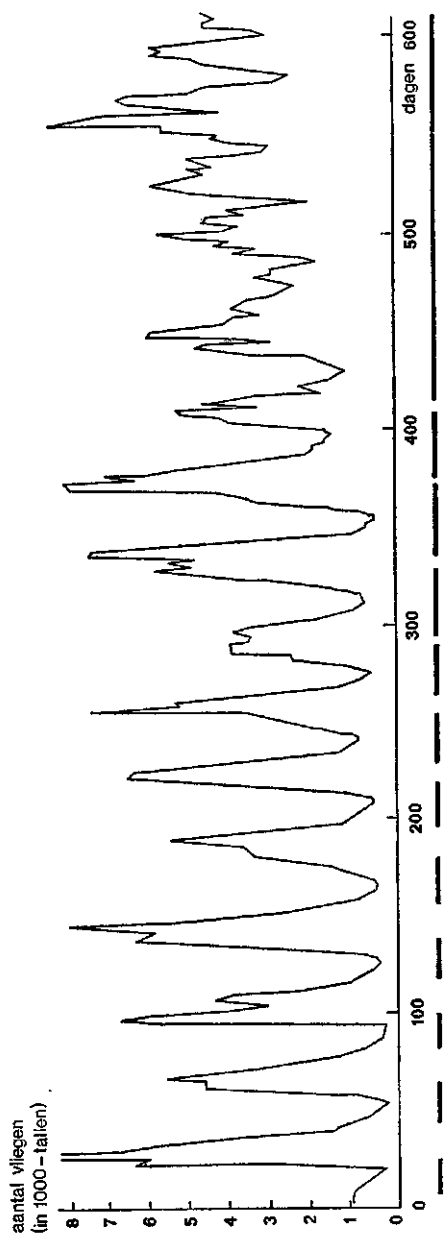


Fig. 6 Selectie op een afnemende voedselbehoefte voor de eiproductie in een laboratoriumpopulatie van de vleesvlieg *Lucilia cuprina* door voedselconcurrentie onder de vliegen. De getrokken kromme geeft het verloop van het aantal vliegen; de horizontale lijntjes stellen de periode voor waarin de eieren werden gelegd die twee weken later de getelde vliegen opleverden (naar Nicholson, 1957).

kunnen handhaven in de populatie. De individuen in de populatie beïnvloeden elkaar hierbij indirect, namelijk via hun hulpbronnen of hun vijanden, die de dichtheid van de populatie beperken. Dit concurrentie-aspect staat bij beschouwingen over natuurlijke selectie meestal niet zo sterk op de voorgrond. Veel opvallender is de eliminatie van bepaalde individuen door sterfte, of door beperking of totale uitschakeling van de reproductie, veroorzaakt door milieuomstandigheden die voor deze individuen ongunstig zijn, zoals te krachtige golfslag voor de purperslakken met een kleine voet. Ook kunnen, door veranderingen van het milieu, organismen die vroeger goed waren aangepast dit nu niet meer zijn, zoals in het bekende voorbeeld van het industriële melanisme is aangetoond. Hierbij hoeft er geen sprake te zijn van een onderlinge beïnvloeding van de individuen van de populatie, direct of indirect: de milieufactoren werken direct of indirect op de individuen in, waarbij de werking op de één onafhankelijk is van die op de ander.

Selectie door concurrentie en selectie door het milieu zijn beide zeer belangrijk en ze treden vaak samen op. De werking is evenwel niet dezelfde, zoals duidelijk zal zijn. Immers, de norm waaraan de individuen in een populatie moeten voldoen, willen ze kunnen blijven leven en zich voortplanten, wordt bij de eerste gesteld door de eigenschappen van de best aangepaste individuen. Ook als het milieu niet verandert, zal deze vorm van selectie steeds kunnen blijven optreden wanneer de dichtheid van de populatie door haar hulpbronnen of haar vijanden wordt beperkt.

Om dit te illustreren zullen we als voorbeeld nemen een door de Australische oecoloog Nicholson bestudeerde laboratoriumpopulatie van vleesvliegen, waarbij voor de larven altijd voldoende voedsel aanwezig was, maar waarbij dagelijks aan de vliegen slechts een geringe hoeveelheid eiwitrijk voedsel in de vorm van lever beschikbaar werd gesteld, naast voldoende suiker. De vliegen kunnen op een dieet van suiker in leven blijven, maar voor de eiproduktie hebben ze eiwit nodig (Nicholson, 1957, 1960) (fig. 6).

Als het aantal vliegen klein is, krijgen ze alle voldoende voedsel. Het aantal eieren dat de wijfjes kunnen leggen is hierdoor groot. Omdat in de gegeven proefomstandigheden een groot aantal eieren ook zal leiden tot een groot aantal vliegen – immers, de larven hebben voldoende voedsel – zal er voedselconcurrentie onder de vliegen gaan optreden. Tenslotte zal de dan per wijfje beschikbare hoeveelheid voedsel zo klein worden, dat de eirijping wordt stopgezet. Eerst wanneer de vliegenpopulatie door sterfte weer zodanig is afgenomen dat de wijfjes weer voldoende eiwit

krijgen worden er weer eieren gelegd, waarna de cyclus zich herhaalt. Er zullen dus sterke schommelingen in de dichtheid optreden. Eerst wordt het aantal vliegen zo groot dat de reproductie door concurrentie beneden de vervanging blijft en de populatie afneemt in dichtheid. Daarna, als het aantal vliegen lager is geworden, wordt de reproductie weer hoger dan nodig om de ouders te vervangen. Van een gelijk blijvende dichtheid zal in dit systeem geen sprake zijn, wel van een bepaald niveau waaromheen de dichtheid zal fluctueren.

Tijdens de perioden van voedselgebrek zullen lang niet alle vliegen eieren kunnen leggen en er zal dus een scherpe selectie op kunnen treden. Wanneer er nu in de populatie een zekere erfelijke variabiliteit bestaat in de hoeveelheid voedsel die een vlieg nodig heeft om zich voort te planten, zullen de individuen die het minste voedsel nodig hebben meer nakomelingen hebben dan andere. Deze individuen krijgen dus de overhand in de populatie. Door een dergelijke selectie die aangrijpt op de behoefte aan de beperkende factor 'voedsel', zal in een overigens gelijkblijvende situatie de gemiddelde dichtheid op den duur kunnen toenemen tot een nieuw niveau wordt bereikt waarop zich weer een dynamisch evenwicht tussen de vliegen en hun voedselbron instelt. Natuurlijke selectie door concurrentie werkt in dit geval verstorend op het dichtheidsregulerende systeem en leidt tot een verhoging van het niveau waarop de dichtheid door concurrentie wordt gereguleerd. Aan deze selectie door concurrentie komt geen einde voordat de genetische variabiliteit is uitgeput of verdere selectie in deze richting wordt verhinderd doordat zij de voortplantingskansen om andere redenen ongunstig beïnvloedt.

Dit model, het zij hier onmiddellijk toegegeven, is erg kunstmatig en simpel, maar het illustreert het principe van de selectie door concurrentie heel duidelijk.

In tegenstelling tot selectie door concurrentie, werkt selectie door ongunstige milieu-omstandigheden niet automatisch voort in een bepaalde richting behalve in die gevallen waarin het milieu in een bepaalde richting verandert. Bij het optreden van een ongunstige milieufactor, zoals bijv. een hoge temperatuur, zal een groot deel van de populatie sterven. De overblijvende dieren zullen dan gemiddeld een iets grotere tolerantie tegenover hoge temperaturen hebben, wanneer zij tenminste op gemiddeld dezelfde wijze als de omgekomen soortgenoten aan de werking van de hoge temperatuur waren blootgesteld. Maar de verhoogde tolerantie van de overblijvers, gesteld dat ze erfelijk is vastgelegd, heeft natuurlijk geen enkele invloed op de in volgende hittegolven bereikte temperaturen.

Bij deze vorm van selectie wordt de norm waaraan de individuen in de populatie moeten voldoen alleen bepaald door de intensiteit van de milieufactor, althans wanneer de overleving niet berust op een enkele erfactor die alle overblijvers geheel ongevoelig maakt voor de selecterende factor, onafhankelijk van diens intensiteit.

Een belangrijke consequentie van deze ideeën omtrent selectie door concurrentie, die o.a. door Nicholson (1960) zijn ontwikkeld luidt, dat het optreden van een bepaalde aanpassing geen bewijs is voor de noodzakelijkheid ervan voor het behoud van de soort in dat gebied (Williams, 1966). Een alternatieve hypothese is, dat juist door het optreden van organismen die de aanpassing bezaten, de andere organismen die deze niet bezaten zijn verdwenen. Voor concrete gevallen waarin men geen van beide hypothesen kan verwerpen door waarnemingen en experimenten heeft het niet veel zin hiertussen een keuze te doen. Verstandiger lijkt het, beide mogelijkheden in zulke gevallen open te houden.

Betekenis van concurrentie

Er bestaan, zoals reeds eerder in dit symposium door Wolda is opgemerkt, twee belangrijke hypothesen in de populatieoecologie: die van de dichtheidsregulatie door dichtheidsafhankelijke processen, zoals concurrentie, en die van de beperking van de dichtheid door een fluctuerend milieu: een milieu, dat heterogeen is in ruimte en tijd. Beide hypothesen verschillen sterk van elkaar wat betreft de betekenis die aan het proces van de concurrentie wordt gehecht voor de dichtheidsregulatie of -bepaling en dus ook voor de natuurlijke selectie.

Volgens de eerste hypothese is concurrentie een heel belangrijk proces, dat weliswaar niet voortdurend overal werkzaam is, maar toch in kritieke fasen van het leven van veel organismen, planten zowel als dieren, een grote rol speelt bij de aantalsregulatie. We zien dit bij de ruimteconcurrentie bij planten, sessiele zeedieren en dieren die territoria bezetten: het aantal gegadigden is hierbij meestal veel groter dan het aantal dat zich uiteindelijk kan vestigen. Bij andere dieren kan de populatiedichtheid in bepaalde perioden worden beperkt door concurrentie om de voedselvoorraad, of door de predatiedruk. Ook in dit laatste geval kan men van concurrentie spreken: de organismen concurreren dan om het abstracte aantal 'plaatsen' dat de populatie van predatoren in het milieu toelaat (Klomp, 1961). Aan een dergelijke uitbreiding van het begrip concurrentie geef ik niet de voorkeur, maar een andere term schijnt nog

niet te bestaan. De plaats ontbreekt hier alle argumenten voor de betekenis van concurrentie weer te geven (Bakker, 1965).

De Amerikaanse ornitholoog Dean Amadon heeft onlangs op een congres over de Galapagos-eilanden gezegd dat: "one's ideas on competition tend to reflect his general ideas about the universe". Een uitspraak die veel waarheid bevat!

Al is concurrentie in natuurlijke populaties vaak duidelijk aanwijsbaar, selectie door concurrentie is in het veld heel moeilijk aan te tonen. Dit komt omdat een waargenomen aanpassing het resultaat is van een niet te recapituleren lange historische ontwikkeling, waarbij men er alleen over kan speculeren wat er gebeurd zou zijn als iets anders niet gebeurd was. Men neme bijv. de bij veel dieren zo opvallende kleurpatronen, geluiden, vormen of bewegingen, gekoppeld aan de balts. Het is erg onwaarschijnlijk dat deze tot stand zijn gekomen zonder concurrentie: mannetjes die door uiterlijk of gedrag de meeste wijfjes tot zich trokken zullen de meeste nakomelingen hebben gehad en dit lijkt, ondanks het maar heel matige directe bewijsmateriaal, de meest aannemelijke verklaring voor het ontstaan van deze vaak zo bizarre eigenschappen. Ook hier kan men weer de vraag stellen naar de noodzaak ervan. Het is niet gemakkelijk in te zien, dat kleine veranderingen van baltskleed of zang noodzakelijk waren in die zin, dat de dieren die ze niet vertoonden zeker zouden zijn uitgestorven, hetgeen het alternatief is voor selectie door concurrentie.

Het camouflagekleed van veel dieren, veelal nog gekoppeld aan bijpassende gedragingen, is volgens de gangbare mening ontstaan door selectie op kleine verbeteringen in deze patronen. Dit is alleen mogelijk als de predatiedruk op deze dieren door één of meer op het gezicht jagende predatoren groot is, en deze verbeteringen alle een merkbare invloed hebben op de overlevings- en reproductiekans. Er kunnen zich dan allerlei mogelijkheden voordoen, waarvan er bij wijze van gedachtenexperiment enkele in het kort zullen worden uitgewerkt.

Als de prooi niet zo belangrijk is voor de predator, maar omgekeerd de predator wél de prooidichtheid reguleert, zal de populatiedichtheid van de prooi kunnen stijgen. Immers: verbeteringen in het camouflagepatroon zullen de sterfte door predatoren verminderen en daardoor het reproductie-overschot van de populatie gemiddeld iets verhogen. Natuurlijke selectie heeft dus een versturende invloed op de regulatie, en de gemiddelde dichtheid zal kunnen toenemen totdat een nieuw niveau zal zijn bereikt waarbij het totale surplus aan nakomelingen, en dus zeker de

oude vormen met een relatief laag reproductie-overschot, wordt vernietigd door dichtheidsafhankelijke sterfte.

In het geval dat de predator wel sterk afhankelijk is van deze bepaalde prooi is de kans groot, dat verbeteringen in het camouflagepatroon ook verbeteringen in de zoekcapaciteit van de predator zullen induceren. Als gevolg hiervan zouden de oude vormen van de prooi niet meer kunnen blijven voortbestaan. Dit is géén selectie door concurrentie, maar een selectie door het milieu, n.l. de predator, waarbij dit milieu zich progressief wijzigt onder invloed van de geselecteerde prooi. Er zijn inderdaad ingewikkelde situaties mogelijk!

Men kan de onderzoekers, die veel waarde hechten aan de hypothese van aantalsregulatie en selectie door concurrentie verwijten, dat ze erin 'geloven' en dat ze dit geloof 'verdedigen' tegen de feiten in. Evenwel, dit geloof wordt gesteund door een samenhangend model dat berust op deductieve redeneringen, en door de samenhangende interpretatie van een enorme hoeveelheid 'circumstantial evidence'. De onderzoekers doen zeker hun best, in gevallen waar de hypothese zich leent voor experimenteel onderzoek, dit ook te verrichten en ook te trachten alternatieve hypothesen op de stellen en deze te toetsen. Wanneer in bepaalde goed onderzochte gevallen de hypothese van de aantalsregulatie juist blijkt te zijn, moet men er wel voor waken niet te generaliseren op grond van deze geselecteerde voorbeelden. Een deductieve redenering die op de juiste premissen berust kan uiterst waardevol zijn. Dat de uit de theorie te voorspellen effecten niet altijd aantoonbaar zijn, kan aan de grove techniek liggen die de oecologen nog vaak moeten hanteren. Dit is des te waarschijnlijker als het effect gemiddeld maar klein is en pas over lange tijd duidelijk aantoonbaar wordt, zoals soms bij selectieprocessen het geval kan zijn. Ook kan het kwantitatieve effect van een potentieel regulerend mechanisme alleen onder bepaalde omstandigheden belangrijk zijn, zodat men de populatie lange tijd moet volgen om de betekenis van dit regulerend mechanisme te leren kennen. Hier is het de juiste plaats om er nog eens op te wijzen, hoe belangrijk onderzoek over een langere periode is in de populatie-oecologie.

Selectie van en door een virus

Een interessant, gecompliceerd geval van natuurlijke selectie dat zo snel en relatief ongestoord is verlopen dat het binnen enkele jaren kon worden vastgesteld, is dat van minder virulente stammen van het myxo-

matose-virus en van tegen dit virus resistente konijnen in Australië (Fenner and Ratcliffe, 1965). Het konijn is afkomstig uit Europa, het virus komt uit Brazilië, waar zijn natuurlijke gastheer leeft. Voor deze gastheer is het virus niet letaal, maar bij het konijn veroorzaakt het, zoals bekend, een zeer ernstige ziekte die bijna altijd dodelijk is. Na introductie van het virus in 1951 door het loslaten van honderd geïnfecteerde konijnen in een gebied in Australië werd daar een sterfte geconstateerd die meer dan 99% van de populatie wegvaagde. Al in de volgende zomer was de mortaliteit ten gevolge van myxomatose in de opnieuw opgebouwde konijnenpopulatie echter gedaald tot 90%.

Voor dit verschijnsel zijn drie mogelijke verklaringen:

- 1 een verandering van de virulentie van het virus,
- 2 een verandering in de resistentie tegen het virus van de gastheer, en
- 3 het optreden van de één of andere milieufactor die het verloop van de ziekte bij geïnfecteerde konijnen beïnvloedt.

Deze drie mogelijkheden zijn alle onderzocht.

Uit het gebied waar de introductie had plaatsgevonden werden geregeld virusstammen geïsoleerd om de virulentie te toetsen. Het bleek al spoedig dat er in de natuur, naast de oorspronkelijke zeer virulente stam, andere waren ontstaan, die duidelijk een minder fatale uitwerking hadden. In fig. 7 is een vergelijking gegeven van de frequentie waarmee virusstammen met verschillende virulentiegraden voorkwamen in Australië in de acht jaren volgend op de introductie.

De oorzaak van deze verandering moet worden gezocht in de overbrenging, die in Australië geheel door muggen geschiedt. Van alle virusstammen is genoeg materiaal in de huidlesies van de konijnen aanwezig om niet alleen opgenomen te worden door de muggen, maar ook om zonder vermenigvuldiging in de muggen andere konijnen weer te infecteren; de overbrenging is dus zuiver mechanisch. De toename van de minder virulente stammen moet dan ook worden toegeschreven aan de langere overlevingstijd van konijnen die met een minder virulent virus zijn geïnfecteerd en die daardoor dus langer als infectiebron konden optreden. Elk jaar werden er wilde konijnen met het virulente virus geïnfecteerd en losgelaten, maar desondanks behielden de minder virulente stammen de overhand. Natuurlijke selectie van het virus werkt hier dus door de betere overbrengingskansen van de minder virulente stammen. Het meest virulente myxomatose-virus zou zich trouwens wellicht nooit hebben kunnen handhaven, omdat het de gastheerpopulatie vrijwel zou hebben uitgeroeid waarmee het automatisch zelf ook zou zijn verdwenen. Men

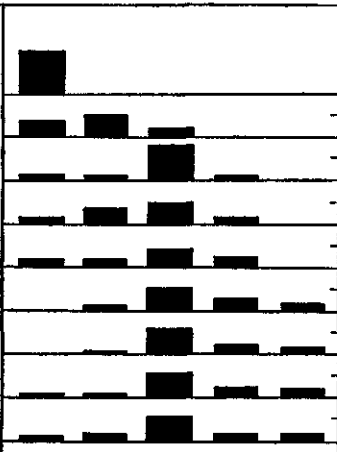
virulentiegraad	I	II	III	IV	V	aantal monsters
mortaliteit (%)	>99	95-99	70-95	50-70	<50	
gem. overleving(dagen)	<13	13-16	17-28	29-50	-	
jaar						
1950-1						1
1951-2						6
1952-3						23
1953-4						12
1954-5						19
1955-6						155
1956-7						165
1957-8						112
1958-9						179

Fig. 7 Veranderingen in de virulentie van in het veld aangetroffen stammen van het myxomatose-virus na de introductie (naar Fenner and Ratcliffe, 1965).

kan zich voorstellen, dat een iets minder virulent virus wel zou kunnen blijven bestaan, zij het bij een lage dichtheid van konijnen.

De natuurlijke selectie werkte niet alleen op het virus, maar ook op de konijnen. Toen de eerste epidemie voorbij was en er virusstammen ontstonden die minder virulent waren, was de mogelijkheid aanwezig tot selectie op tegen myxomatose resistente gastheren. Dit werd onderzocht door elk jaar vóór het uitbreken van de ziekte een groep jonge konijnen, die dus niet immuun waren door vroegere infectie, uit het veld over te brengen naar het laboratorium en daar te infecteren met een standaard-preparaat van een virus dat in 1953 was geïsoleerd. Zoals fig. 8 laat zien nam de sterfte door het virus af naarmate de populatie meer epidemiën had doorgemaakt.

Parallel tussen populatiegenetica en populatie-oecologie

Er bestaat een opmerkelijke parallel tussen de tegenstellingen binnen

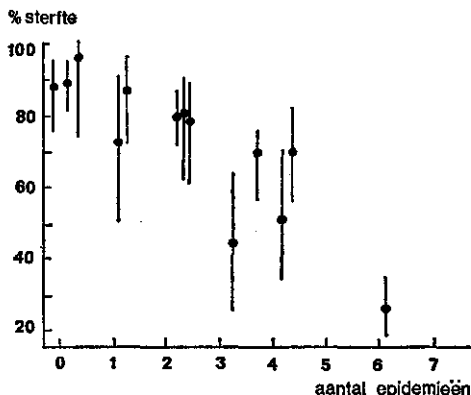


Fig. 8 Veranderingen in de sterfte ten gevolge van een infectie met myxomatosevirus (virulentiegraad III) van konijnen in verband met het aantal epidemieën dat de populaties hadden doorgemaakt (uit Fenner and Ratcliffe, 1965).

de populatie-oecologie en die welke binnen de populatiegenetica bestonden, nu 30 tot 40 jaar geleden. Destijds ging het om de betekenis van het toeval en die van selectie, in de oecologie nu om toeval en regulatie. Deze overeenkomst betreft ook de wijze van denken van de 'selectionisten' en 'regulationisten': beiden werken immers met duidelijke mechanismen.

Omstreeks 1930 stond de hypothese van de natuurlijke selectie er net zo voor als de hypothese van de aantalsregulatie nu. Nog in 1936 konden Robson en Richards schrijven, dat de toen bekende voorbeelden van natuurlijke selectie slechts lichte aanwijzingen gaven van mogelijk significante verschillen tussen geëlimineerde dieren en overlevenden, en dat bovendien daar waar selectieve eliminatie leek te zijn vastgesteld, de eigenschappen van de overlevenden niet erfelijk waren.

In de populatiegenetica is men al lang tot het inzicht gekomen dat beide verschijnselen, toeval en selectie, enorm belangrijk zijn en in de populatiedynamica zijn de scherpe kanten van de tegenstelling ook al sinds een jaar of vijf aan het slijten. Misschien is dit ook een voorbeeld van stabiliserende selectie, die zich immers tegen de extremen richt. Alleen verder onderzoek kan leren of de tegenstellingen, die er ten dele nog zijn, op een analoge wijze als in de populatiegenetica zullen worden opgelost. Deze mogelijkheid lijkt heel groot: er zijn zulke enorme verschillen tussen de organismen en de milieus waarin ze voorkomen, dat

er bepaald wel ruimte is voor verschillende dichtheidsbeperkende processen (Bakker, 1964).

Wel kan men zeggen dat er in de oecologie een aantal verschillende typen van vraagstellingen zijn die ook verschillende typen van onderzoekers aantrekken. Zo zullen sommigen als object van onderzoek kiezen de waarde van een bepaald camouflage-patroon, de werking van mimicry, de functie van territoria, oecologische verschillen tussen verwante soorten, de betekenis van concurrentie en dergelijke problemen. Deze vragen kunnen alleen met behulp van een causale analyse worden opgelost, maar het uiteindelijke doel van het onderzoek is het opsporen van de factoren die hebben geleid tot het ontstaan van de verschillende aanpassingen. Deze factoren worden in de Angelsaksische literatuur 'ultimate factors' genoemd. Vaak zullen 'regulationisten' zich tot het bestuderen van dergelijke vraagstukken voelen aangetrokken vanwege de zoëven al genoemde overeenkomst in wijze van denken met selectionisten.

Andrewartha en Birch (1954) en een aantal van hun aanhangers stellen zich primair als taak de directe oorzaken van de verspreiding en de dichtheid van dieren te bestuderen. Hun aandacht is daardoor meer gericht op de zogenaamde 'proximate factors', die bepalen waardoor de dieren het ene jaar talrijk zijn en het volgende jaar schaars, waardoor zij op een bepaalde plaats voorkomen en op een andere niet, enz. De aanpak is door dit verschil in primaire vraagstelling anders. Natuurlijk zal dit type onderzoek ook kunnen leiden tot de oplossing van de vragen rond de aanpassing, maar het is er niet in de eerste plaats op gericht.

Andrewartha en Birch zelf maken een duidelijk onderscheid tussen 'the student of ecology' en 'the student of evolution', een onderscheid dat moeilijk scherp is te zien. De 'regulationisten' krijgen nogal eens te horen dat ze te speculatief zijn, de andere groep dat ze maar een heel beperkte probleemstelling heeft. Beide verwijten zijn ten dele juist. Het is echter weinig zinnig te beweren, dat de 'regulationisten' alleen maar speculeren en de anderen geen ideeën hebben en slechts feiten verzamelen.

In het voorgaande is getracht te schetsen, wat de betekenis is van de selectietheorie voor de oecologie. Deze theorie is veel sterker ontwikkeld dan de verificatie ervan aan de hand van goed kwantitatief onderzoek in natuurlijke populaties. Het is duidelijk, dat deze discrepantie tussen theorie en verificatie in de toekomst moet worden opgeheven door uitgebreid veldwerk. Vaak is wel aan te tonen dát selectie is opgetreden of

nog optreedt, maar dan is het mechanisme niet altijd aan te wijzen. Een goed voorbeeld is de inversie-polymorfie bij *Drosophila pseudoobscura*, waarbij is gevonden dat de frequenties van bepaalde inversietypen regelmatig fluctueerden met de seizoenen (fig. 9). De oecologische achtergrond hiervan is nog volkomen duister.

Het grote struikelblok is altijd de complexiteit van het oecologische systeem, zoals dat aan het begin van deze voordracht gedemonstreerd is aan de hand van een schema.

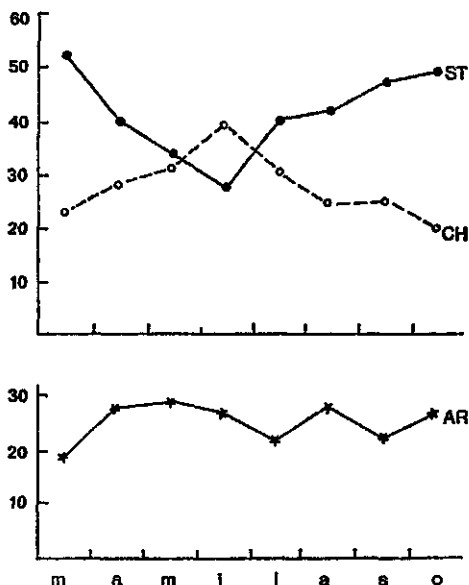


Fig. 9 Seizoensveranderingen in de frequentie van een drietal inversietypen in een natuurlijke populatie van *Drosophila pseudoobscura* (naar Dobzhansky, 1951). De typen ST (Standard) en CH (Chiricahua) reageren tegengesteld op de seizoensveranderingen. Het type AR (Arrowhead) reageert nauwelijks.

Directe zowel als indirecte onderlinge beïnvloeding van de individuen van een populatie kan aanleiding geven tot selectie door concurrentie, bijv. in de vorm van seksuele selectie. Indirecte onderlinge beïnvloeding grijpt verder plaats via de levensbenodigdheden of de vijanden en kan eveneens leiden tot selectie door concurrentie. De verschillende componenten van het milieu kunnen ook direct op de individuen inwerken,

zonder dat deze elkaar beïnvloeden.

De theorie van de natuurlijke selectie is naar mijn mening de belangrijkste biologische theorie; zij is in elk geval zeker de theorie die alle onderwetenschappen van de biologie verbindt. Dat zij deze positie is gaan innemen is te danken aan de grootste omwenteling die, volgens Mayr, het biologisch denken heeft doorgemaakt: de overgang van het typologisch denken naar het denken in termen van populaties.

Soort en populatie in het plantenrijk

DR. CH^E H. ANDREAS

Van systematiek tot biosystematiek

Het plantenrijk vertoont onmiskenbaar in velerlei opzicht een grote verscheidenheid. Ten dele is deze zó duidelijk, dat zij met het ongewapende oog aan het uitwendige der planten kan worden waargenomen. Men heeft dan ook al vroeg gezien dat bepaalde planten meer op elkaar gelijken dan op andere en dat men dus het plantenrijk in verschillende groepen moest, of althans zou kunnen verdelen. Zo ontstond een aanvankelijk misschien praktische en later ook wetenschappelijke systematiek en het is op dit terrein dat de begrippen soort en populatie elkaar ontmoeten.

Ging het eerst vooral om de omgrenzing van genera, minstens al sedert de tijd van Linnaeus (1707-1778) is de soort een der kernpunten van de botanische belangstelling. En dat niet slechts voor systematici. Want wie een binaire naam noemt, bijv. om een proefobject of een tuinplant aan te duiden, bedoelt meestal in wezen een soort, niet een bepaald individu. Des te opvallender is het daarom, dat de soort als zodanig nog steeds niet op een voor iedereen bevredigende wijze gedefinieerd is. Dit ligt niet aan ondeskundigheid van degenen die pogingen in deze richting hebben gedaan, doch aan de – later gebleken – gecompliceerdheid en de verschillende aard der als soorten opgevatte eenheden.

Indeling in soorten was allereerst het resultaat van vergelijkend morfologisch onderzoek. Belangrijke punten in de soort-definitie waren dan ook de grote onderlinge gelijkenis tussen de individuen die men tot eenzelfde soort meende te moeten rekenen en het feit dat deze bij voortplanting door zaad huns gelijken voortbrachten. Dit laatste dan weliswaar met een zekere mate van variabiliteit. Of anders uitgedrukt: discontinuïteiten in de variabiliteitsreeksen zouden tevens soortsgrenzen zijn. Herbariumexemplaren waren het voornaamste voorwerp van onderzoek, doch men kwam tot het inzicht dat de kleinste indelingseen-

heid in wezen de individuele levenscyclus was. Om deze te leren kennen kon het nodig zijn experimenten uit te voeren, zoals bij voorbeeld het maken van cultures. Daarmee deed het experiment zijn intrede in de systematiek.

De min of meer stormachtige ontwikkeling van de botanische wetenschap sedert 1859 ging ook aan de onderzoekers op het gebied der plantensystematiek niet onopgemerkt voorbij. In dat jaar verscheen Darwins boek "The Origin of Species by Means of Natural Selection" en werd de evolutieleer geboren. Daarna volgden Mendels wetten der genetica, de mutatietheorie (de Vries), de opkomst van de cytologie (inclusief de karyologie), de oecologie, enz. enz.

Vele systematici meenden zich nu niet meer tot de morfologie der zgn. klassieke systematiek of α -systematiek te mogen beperken, maar ook gebruik te moeten maken van de nieuwe en talrijkere onderzoeksrichtingen ('teamwork') of althans van de daarin bereikte resultaten (Huxley, 1948; Stebbins, 1950). Dit lag eigenlijk voor de hand. Want hoe meer men van de individuele plant en de plantengroepen weet, hoe natuurlijker een eventueel systeem zal kunnen zijn. Zo ontstond een veelzijdiger en dikwijls ook experimentele vorm van systematiek, die op grond van zijn algemeen-biologische grondslagen biosystematiek, ook wel biotaxonomie of Ω -systematiek wordt genoemd.

De klassieke systematiek en de biosystematiek hebben naast overeenkomsten ook verschillen. Onderzoekers in beide gebieden houden zich bezig met feiten, patronen en wetmatigheden in de verscheidenheid in het plantenrijk. Voor de eersten gaat het daarbij om het patroon als voldongen feit, als min of meer statisch verschijnsel, terwijl de laatsten zich voor een belangrijk deel ook richten op de ontwikkeling van het patroon, het meer dynamische element dus. Het is wel duidelijk dat daarbij de studie van de fylogenie en de evolutie – voor zover mogelijk – een belangrijke rol heeft te spelen, waarbij het dan niet gaat om de evolutie van de grotere groepen, van de taxa van hogere rangorde bezien over zeer lange geologische tijdperken, maar om wat men noemt de micro-evolutie, de ontwikkelingsgang op het niveau van de soort of daaromtrent. Het micro-evolutionistisch onderzoek is dus een belangrijk aspect van de biosystematiek.

Door de talrijker richtingen van onderzoek alsmede door verdiept inzicht in de evolutie en in de genetische grondslagen van de variabiliteit gaat het bij de biosystematiek in eerste instantie dan ook niet zozeer om de (morfologisch bepaalde) soort of het individu, maar om groepen van

individuen die zich gezamenlijk kunnen voortplanten, om voortplantingsgemeenschappen dus. Hierin immers schuilen de bronnen van erfelijke variabiliteit, welke van groot belang is voor elk systematisch onderzoek. Daarenboven is een voortplantingsgemeenschap gewoonlijk samengesteld uit individuen van allerlei leeftijdsklassen, zodat zij min of meer de individuele levenscyclus weerspiegelt. Kennis van deze laatste, eveneens belangrijk voor de systematiek, kan beter verkregen worden uit studie aan voortplantingsgemeenschappen dan uit die aan herbariumexemplaren. Deze vertegenwoordigen gewoonlijk immers slechts een bepaald stadium, een bepaalde fase van een levenscyclus, waarvan de onderlinge samenhang met andere fasen niet steeds duidelijk is. Anderzijds heeft herbariumstudie het voordeel dat men er een geografisch veel groter gebied in kan betrekken dan gewoonlijk met al of niet experimentele bestudering van voortplantingsgemeenschappen mogelijk is. En dit is wel een belangrijk punt gebleken, nu wij weten dat 'soorten' binnen hun areaal lokale geno- zowel als fenotypische verschillen kunnen vertonen.

Tussen individuen van eenzelfde voortplantingsgemeenschap zal bastaardering in de regel mogelijk zijn en deze zal min of meer continue variantenreeksen in het leven roepen, terwijl bij kruising tussen (individuen van) onderling verschillende gemeenschappen de nakomelingenschap steriel is of zelfs geheel achterwege blijft, waardoor tevens de variantenreeksen duidelijker discontinuïteiten blijven vertonen.

Later zal nog worden aangetoond, dat deze uitkomsten in de natuur dikwijls lang niet zo duidelijk verschillend zijn als hier werd gesteld. Evenwel betekent het toch, dat de aan- of afwezigheid van kruisings- of bastaarderingsmogelijkheden betrokken is bij het ontstaan en het in stand houden van een natuurlijk veelvormigheidspatroon. Voortplantingsgemeenschappen, ook wel populaties genoemd, zijn dus niet alleen van belang voor de bestudering van (micro-)evolutie of als objecten van populatiegenetica en -oecologie, maar zij kunnen dat eveneens zijn voor de biosystematiek. Het gaat daarbij dan niet zozeer om de studie der 'inwendige dynamiek' van populaties, zoals die in vorige bijdragen in dit boek veelal werd behandeld, doch om hun systematische omgrenzing, groepering en rangschikking. Echter speelt de kennis van die inwendige dynamiek als oorzakelijke factor natuurlijk toch een belangrijke rol.

Naast de studie der micro-evolutie (mutatie, genenuitwisseling, selectie, fixatie door verschillende bastaarderingsbarrières, enz.) behoren in de biosystematiek vooral kruisings- en overplantingsproeven tot de

voornaamste methodieken. De laatsten houden verband met de invloed van het milieu op de expressie van eigenschappen van de planten (Turesson, 1929; Clausen, Keck en Hiesey, 1940; Marsden-Jones en Turrill, 1945).

Voor zover de biosystematicus nog van soorten wil spreken, doet hij dat meestal met de term 'biologische' soorten, dit ter onderscheiding van de soorten der klassieke systematiek, die dan 'taxonomische' soorten of ook wel kortweg soorten worden genoemd.

Soorten en voortplantingsgemeenschappen

Enkele populatiedefinities Aangezien er verschillende plantensoorten bleken te zijn waarvan de systematische grenzen samenvallen met bastaarderingsgrenzen, leek de overgang van soorten op voortplantingsgemeenschappen als eenheden van een systeem niet altijd zo ingrijpend. Dat men zich deze kwestie oorspronkelijk echter wellicht toch te eenvoudig heeft voorgesteld, is later wel gebleken.

Als gevolg van de hierboven geschetste ontwikkelingen hebben verschillende onderzoekers, vooral in de laatste halve eeuw, getracht de fundamentele eenheid van de klassieke systematiek opnieuw te definiëren, ofwel de soorten zó af te ronden dat zij tevens voortplantingsgemeenschappen zouden zijn. In dit verband moge vooral worden gewezen op het syngameon (Lotsy), de oecospecies (Turesson, 1929), het commiscuum (Danser, 1929, 1950) en ook op de populatie of het populatiesysteem, waarop nog nader zal worden ingegaan. Een dergelijke afrondding der soorten zal in een aantal gevallen een verandering van hun oorspronkelijke grenzen betekenen.

Het begrip 'populatie' is niet nieuw. Het is echter in de laatste decennien van verschillende kanten opnieuw benaderd, omschreven en gedefinieerd in verband met de nieuwere inzichten en ontwikkelingen en met betrekking tot de biologische soort (o.a. door Cain, Löve, Mather, Valentine en verschillende auteurs in Mayr, 1957). De resultaten bewijzen dat het begrip populatie op zeer verschillende wijze wordt opgevat en dat het dientengevolge soms wel, maar soms ook niet een plaats kan hebben in de systematiek.

Daar vele der bovengenoemde auteurs voornamelijk zoölogische objecten behandelen, moge er hier op gewezen worden dat populaties in het dierenrijk vaak heel andere problemen opwerpen dan die in het plantenrijk. Dit hangt onder meer samen met de grotere plaatsgebonden-

heid van planten, het veelvuldig voorkomen van tweeslachtigheid van de individuen, verschillen in bestuivingswijze, het langdurig in de grond kunnen verblijven van kiemkrachtige zaden en vooral ook met het bij planten dikwijls optredende verschijnsel van polyploidie (Hawkes, 1965).

In het volgende zullen twee der talrijke geheel of gedeeltelijk botanische populatie-definities iets nader worden gezien en er tenslotte een worden gekozen als grondslag voor het verdere betoog.

Heslop-Harrison (1964) noemt in een verklarende woordenlijst aan het slot van zijn boek de populatie "...any group of individuals considered together because of a particular spatial, temporal, or other relationship". De populatie zou dus een min of meer lokale en 'plurispecifieke bevolking' kunnen zijn, ja zelfs planten en dieren gezamenlijk kunnen omvatten. In die zin kan het begrip populatie dus een veel ruimere betekenis hebben dan een strikt systematische.

Dobzhansky (1950, 1951), die van een 'Mendelian population' spreekt, definieerde deze aldus: "a unit of reproduction held together by bonds of mating and parenthood. It has a continuity of its own in space and time". En: "a Mendelian population is a reproductive community of sexual and crossfertilizing individuals which share in a common gene pool". En ook (over voortplantingsgemeenschappen): "these communities consist of individuals united by bonds of sexual unions as well as of common descent and parenthood".

Hier worden de populaties voornamelijk gezien in hun relatie tot de (micro-)evolutie. Dobzhansky brengt ze echter ook in verband met de (biologische) soort, wanneer hij zegt: "species are, accordingly, groups of populations the gene exchange between which is limited or prevented in nature by one, or by a combination of several, reproductive isolating mechanisms. In short, a species is the most inclusive Mendelian population".

Deze uitspraken van Dobzhansky, die vergezeld gaan van voorbeelden uit de planten- zowel als uit de dierenwereld, zullen nu worden gebruikt als basis voor een verdere beschouwing van de relaties tussen soorten en populaties.

Enkele opmerkingen mogen hier echter aan vooraf gaan. Daar het nodig is het onderwerp te beperken, zullen wij ons bepalen tot de Angiospermen. Bovendien houden de definities van Dobzhansky ook zelf nog een beperking in; zij zijn immers, voor zover het de botanie betreft, slechts van toepassing op planten met kruisbestuiving.

Zoals gezegd worden populaties enerzijds wel tot groepen of zo ge-

heten populatiesystemen verenigd, terwijl zij anderzijds ook kunnen worden onderverdeeld in min of meer lokale populaties. Deze termen worden echter niet altijd duidelijk onderscheidend en evenmin steeds in gelijke zin gebruikt. Vaak spreekt men van een populatie als men een concrete en min of meer lokale groep van verwante individuen op een bepaald moment bedoelt. Dit betekent, dat de per definitie gegeven normen van continuïteit in ruimte en tijd verschillend worden geïnterpreteerd. Laatstgenoemde norm duidt er overigens op dat ook populaties, evenals soorten, in zekere mate abstracties zijn.

Hoe ver strekt zich het begrip 'common gene-pool' uit en hoe bepaalt men 'common descent and parenthood' in de natuur? Om aan de genetische gecompliceerdheid en dynamiek binnen populaties nu maar stilzwijgend voorbij te gaan; deze zijn in andere hoofdstukken van dit boek uitvoerig behandeld.

Kortweg kan gezegd worden dat ook populatie-definities voor velerlei uitleg vatbaar zijn. Daarop kan hier echter nauwelijks verder worden ingegaan. Het feit zelf werd reeds door Kuenen aangestipt in het inleidend hoofdstuk, waarin evenwel ook op het belang van de populatie als eenheid voor biologisch onderzoek werd gewezen.

Actuele en potentiële mogelijkheid tot bastaardering Men heeft, toen men ook in de systematiek met populaties of voortplantingsgemeenschappen ging werken, wellicht gedacht of althans gehoopt de soorten – door velen beschouwd als een menselijke idee – nu min of meer 'in concreto' in handen te zullen krijgen. Dit in zekere zin ten onrechte, naar is gebleken.

Soort en populatie (systeem), zoals men die dikwijls pleegt op te vatten, zijn lang niet altijd identiek. Enkele voorbeelden daarvan zullen nog worden behandeld.

De taxonomische soort wordt op grond van uitwendig-morfologische eigenschappen als zodanig omgrensd, terwijl dat bij de biologische soort, de populatie, of het populatiesysteem, in wezen slechts langs experimentele weg mogelijk is. Daarbij speelt ook cytogenetisch onderzoek een belangrijke rol. Het dient niet alleen tot de bestudering van bastaarderingsprocessen en hun gevolgen; het is ook nodig omdat de samenstelling van populaties, wat betreft erfelijke eigenschappen, regionaal verschillend kan zijn (zie in dit boek o.a. de hoofdstukken van Wolda en van Voous). Men zal zich bij het systematisch groeperen van populaties in feite echter dikwijls op de morfologie baseren, daarbij de

systematische 'ervaring' van de onderzoeker in het geding brengend.

Een 'soort' komt in zijn areaal gewoonlijk niet continu in het gehele gebied voor. Meestal is zij aanwezig in de vorm van verder of minder ver uiteengelegen groepen, die gewoonlijk uit een onderling verschillend en bovendien steeds wisselend aantal individuen bestaan. Is de afstand tussen zulke groepen groter dan door het bestuivingsmechanisme overbrugd kan worden (andere mogelijke barrières nu even buiten beschouwing gelaten), dan is ieder van die plaatselijke groepen op zichzelf een voortplantingsgemeenschap. Zulke zeer lokaal opgevatte 'populaties', die gewoonlijk deel uitmaken van een grotere gemeenschap, kan men niet als even zo vele soorten beschouwen, hoewel het toch belangrijke biologische eenheden zijn. Zij vertegenwoordigen hoogstens gedeelten van soorten maar krijgen, tenzij er een zeer duidelijk geografisch en/of morfologisch onderscheid is, gewoonlijk zelfs geen eigen infraspacifieke taxonomische status toegewezen. Met andere woorden: gemeten met de maatstaven der *actuele* mogelijkheden van genetische vermenging (kruisbaarheid, bastaardeerbaarheid) is zo'n 'populatie' een minder omvattende eenheid dan de soort; men zou kunnen spreken van een voortplantingsgemeenschap '*sensu stricto*' en zelfs dat misschien nog niet eens.

De soort is dan gelijk te stellen aan wat men wel noemt een populatiesysteem, een groep van (op het oog!) overeenkomstige populaties tussen welke, potentieel althans, bastaardering mogelijk is. Dit betekent echter dat men bij de bepaling van de verhouding tussen soort en populatie(s) of voortplantingsgemeenschap(pen) rekening heeft te houden met de *potentiële* bastaardeerbaarheid en dat voor de soortomgrenzing dan ook die experimentele bastaarderings mede bepalend zijn, die zich in de natuur niet voordoen.

In bepaalde gevallen evenwel is ook deze opvatting systematisch niet bevestigend, omdat men op basis daarvan aan sommige soorten wel zeer ruime grenzen zou moeten toekennen, veel ruimer dan de klassieke systematicus op grond van morfologische eigenschappen van het materiaal waarschijnlijk zou aanvaarden.

Enkele voorbeelden zullen in een volgende paragraaf wat nader worden beschreven.

Is er sprake van verwante lokale groepen die binnen elkaars bestuivingsbereik liggen en tot onderlinge hybridisering in staat zijn, dan vormen zij tezamen één voortplantingsgemeenschap, één populatie (systeem). Het is denkbaar dat deze toestand zich bij zeer lokale endemen voordoet.

Men zou in zo'n geval soort en populatie als identiek kunnen beschouwen, maar juister is het misschien te zeggen dat de betreffende soort door slechts één populatie vertegenwoordigd is.

Er is hier steeds gesproken over het bestuivingsbereik, alsof het alleen de ruimtelijke onderlinge afstand zou zijn die potentieel door bastaardering te verenigen voortplantingsgemeenschappen verhindert dit ook werkelijk, actueel, te doen. Er zijn echter ook andere, zowel uit- als inwendige kruisingsbarrières of isolerende mechanismen mogelijk, zoals bijv. oecologische voorkeur, verschillen in bloeitijd en in bloembouw, bepaalde bloemkeuze door bestuivende insecten (Mather, Grant), enz. Zulke barrières werken dikwijls niet afzonderlijk doch in combinatie; zij zijn niet steeds afdoende en hun invloed kan in verschillende gevallen zeer verschillend zijn. Zo is er bij uiteenlopende bloeitijden toch meestal enige overlapping. Ook zijn insecten niet altijd gedurende de gehele bloei-periode van hun planten 'soortvast'.

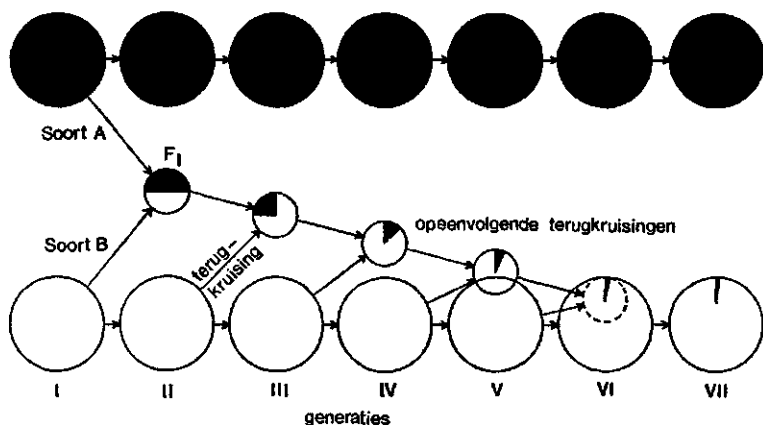
Bastaarden kunnen, naar de mate van hun ontstaan en hun succes in de natuur, ook nog weer verschillend worden beoordeeld. Ontstaan zij slechts zeer sporadisch, dan zijn zij als systematisch verbindende schakel tussen de oudertypen nauwelijks van belang.

In sommige gevallen blijven bastaardgemeenschappen beperkt tot het grensgebied tussen twee arealen of tot een overgangsgebied tussen de oecologisch verschillende milieus van de ouderlijke populaties. Het voortbestaan van zulke bastaarden is dikwijls (mede) afhankelijk van de aanwezigheid van geschikte, i.c. 'hybride', milieutypen. Ondanks de regionale genenuitwisseling (bastaardering), blijven de daaraan deelnemende voortplantingsgemeenschappen voor het overige toch als zelfstandige biosystematische eenheden bestaan. Men zou echter de twee gemeenschappen ook als één groter biosystematisch geheel kunnen opvatten, waarbinnen de beperkte bastaardering tevens het voorkomen van een zekere systematische scheidingslijn betekent.

Wanneer twee gezamenlijk (sympatrisch) voorkomende voortplantingsgemeenschappen niet zo verwant zijn dat zij door volledige en vruchtbare bastaardering systematisch tot één geheel versmelten en een aaneensluitende reeks van variaties gaan vertonen, dan kan zich toch wel het verschijnsel van introgressie voordoen (Anderson, 1949, 1953). Dit betekent dat mogelijke bastaarden tussen twee voortplantingsgemeenschappen (eventueel soorten) A en B terugkruisbaar en bastaardeerbaar zijn met één van de ouders, bijv. B. Deze laatste ontvangt dan echter toch genetisch materiaal van A, dat immers via de bastaard wordt inge-

kruist. Bij voortdurende terugkruising wordt in de opeenvolgende generaties het aandeel van A weliswaar steeds kleiner, maar er zullen toch steeds eigenschappen van A in de populatie van B aanwezig blijven (zie fig.). Tengevolge van de introgressie ontstaat zo het beeld van een zeer variabele populatie van (soort) B, waarin de aard van de variaties wijst op een invloed van A: de systematische kloof tussen A en B wordt gedeeltelijk overbrugd. Introgressie is taxonomisch een moeilijk probleem; bovendien is het verschijnsel niet gemakkelijk als zodanig te herkennen en vereist het veelal een gedegen statistische bewerking van het materiaal.

Gevallen van introgressie worden in Amerika veelvuldig waargenomen en bestudeerd (iris, eik, zonnebloem, lisdodde). In Europa is het verschijnsel tot nu toe veel minder bekend (koekoeksbloem in Engeland?), hetzij doordat het hier inderdaad minder voorkomt, hetzij doordat het minder werd onderzocht. Het vrij veel voorkomen van introgressie in Amerika hangt mogelijk samen met de geografische geaardheid en de geologische voorgeschiedenis der betrokken gebieden.



Uit het voorgaande kan blijken, dat bastaarderingsgrenzen tussen populaties of populatiesystemen van zeer verschillende aard en scherpte kunnen zijn. Daar bovendien fertiliteit zowel als steriliteit van eventuele bastaarden dikwijls niet absoluut zijn, maar in allerlei gradaties voorkomen, is een taxonomische waardebeoordeling van kruisingsresultaten soms moeilijk. Waarbij hier dan nog wordt afgezien van de vaak gecompliceerde oorzaken van genetische aard. Verschillen in opvatting aangaande

te trekken grenzen zijn dan ook vaak het gevolg van mogelijke verschillen in taxonomische waardering van de gevonden verschijnselen.

Voorbeelden van kruisingsbarrières Twee ondersoorten van de bosmuur (*Stellaria nemorum*) bloeien in Nederland resp. van ongeveer eind april tot laat in juni en van eind mei tot half juli. Er is dus toch een overlapping in bloeitijd van 3 à 4 weken, welke ook gehandhaafd blijft als de twee vormen tezamen in eenzelfde gebied, i.c. de proeftuin, worden gekweekt.

Van twee soorten van de waterweegbree (*Alisma*), die wel gezamenlijk voorkomen en steriele bastaarden kunnen vormen, bloeit de een ongeveer 14 dagen later dan de ander; een deel van hun bloeiperiode valt echter samen. Merkwaardiger is het verschil in dagelijkse bloeitijd; de middelste waterweegbree (*A. lanceolatum*) bloeit in ons land van ongeveer 9 uur 's morgens tot 2 uur 's middags, terwijl de grote waterweegbree (*A. plantago-aquatica*) van ongeveer 1 uur 's middags tot 7 uur 's avonds de bloemen geopend heeft.

Verschillende soorten van akelei (*Aquilegia*) zijn in het experiment fertiel bastaardeerbaar. Toch zijn het in de natuur verschillende populatiesystemen, in de eerste plaats doordat zij allopatrisch (niet in eenzelfde gebied) voorkomen, terwijl vele bovendien nog een zeer eigen bloemtype met bijbehorend bestuivingsmechanisme hebben.

Twee soorten van het geslacht leeuwebek, *Antirrhinum glutinosum* en *A. majus*, worden op grond van duidelijke morfologische en geografische verschillen in de klassieke systematiek terecht als twee soorten opgevat. Zij hebben ieder een afzonderlijk verspreidingsgebied en hun arealen raken elkaar niet; zij zijn dus allopatrisch en er is in de natuur hoogstwaarschijnlijk geen uitwisseling van genen mogelijk. Zelfs wanneer de soorten gezamenlijk in de proeftuin worden gebracht, bastaarden zij onderling vrijwel niet, daar de bestuivende insecten soortvast zijn. Kunstmatige kruisingen slagen echter goed, zodat genenuitwisseling potentieel toch mogelijk blijkt.

Volgens de ruimste opvatting over het populatiesysteem die Dobzhansky's definitie toelaat, is hier sprake van twee soorten, die tezamen (potentieel) één populatiesysteem vormen. In de werkelijke toestand in de natuur is het echter zo dat de twee soorten tevens twee afzonderlijke populatiesystemen zijn.

Twee soorten van de plataan, *Platanus occidentalis* en *P. orientalis*, zijn morfologisch, geografisch en ook oecologisch duidelijk verschillend.

Zij komen voor resp. in Noord-Amerika en in het oostelijke mediterrane gebied, zodat in de natuur geen bastaardering kan optreden. Kunstmatige hybridisatie is echter wel mogelijk en de verkregen bastaarden zijn goed fertiel (*P. × acerifolia*). Potentieel is er hier sprake van één populatiesysteem, maar actueel zijn het er twee en deze worden gewoonlijk ook als twee afzonderlijke soorten opgevat. In andere gevallen echter leidt een geografische scheiding tussen verwante populatiesystemen dikwijls tot het onderscheiden van ondersoorten (subspecies).

In het Amerikaanse Composietengeslacht *Layia* zijn sommige der morfologisch verschillende soorten aanwezig als populatiesystemen, andere echter als een kleine en zeer lokale, geïsoleerde populatie (in de plantengeografie* wel lokale endemen genoemd). Bij kruisingsproeven blijkt, dat genenuitwisseling tussen individuen die tot verschillende soorten behoren in de meeste gevallen mogelijk is. Dat de uitkomsten van zulke proeven nogal verschillen, hangt ook samen met verschillen in de aantallen chromosomen. De resultaten van hun biosystematisch werk waren voor de onderzoekers (Clausen, Keck en Hiesey, 1941) geen aanleiding om het genus *Layia* anders onder te verdelen dan het op morfologische grondslag gedaan was.

De hierboven genoemde grotere of geringere fertiliteit van bastaarden is een punt, dat in de soortdefinitie van Dobzhansky niet zo nadrukkelijk ter sprake komt. Voldoende fertiliteit is evenwel een zeer belangrijke eigenschap voor een continu voortbestaan van opeenvolgende generaties in de natuur. De mate van steriliteit of fertiliteit van bastaarden kan gebruikt worden als een hulpmiddel bij de taxonomische afbakening van populaties of populatiesystemen, hoewel zij niet steeds gecorreleerd is met de onderlinge genetische verwantschap van zulke groepen.

Tenslotte dienen nog enkele eigenschappen van het chromosomen-garnituur genoemd te worden als mogelijke barrières die bastaardering zouden kunnen verhinderen en die tevens nauw betrokken zijn bij de relatie tussen soort en voortplantingsgemeenschap.

Bij de bestudering van chromosomen in verband met de systematiek gaat het vooral om vergelijkend onderzoek van hun uitwendige vorm, hun aantal en hun afmetingen – het chromosomenportret dus – en om hun inwendige structuur. Dit laatste betreft verschijnselen als inversies, translocaties, vergelijking van gen-allelen, enz., voor een groot deel lig-

* Dit vak wordt tegenwoordig wel gerekend tot de chorologie of areaalkunde.

gend op het terrein van de cytologie en de genetica, waarop hier niet verder kan worden ingegaan. Belangrijk onderling verschil in het chromosomengarnituur kan een meer of minder effectieve bastaarderingsbarrière betekenen, ook zonder dat dit in de uitwendige morfologie der individuen (duidelijk) tot uitdrukking komt. Men spreekt in zo'n geval wel van 'cryptic species'; deze zijn bekend o.a. in de geslachten *Lathyrus* en *Narcissus*. Het zijn wederom voorbeelden van het niet samenvallen van voortplantingsgemeenschappen enerzijds en klassieke soorten anderzijds.

Polyploidie Een zeer moeilijk punt bij het hanteren van eigenschappen van het chromosomengarnituur als norm voor de systematische omgrenzing van taxa is wel het in het plantenrijk veelvuldig optreden van polyploidie. Dat dit verschijnsel bij planten zo algemeen voorkomt staat in sterke tegenstelling tot de toestand in het dierenrijk, waar maar betrekkelijk weinig gevallen van polyploidie bekend zijn. Het brengt voor de bestudering van soorten en populaties in de botanie geheel eigen problemen met zich mee (Favarger; Löve, 1951).

Geografisch aaneengesloten populatiereeksen, zoals door Voous in dit boek voor het dierenrijk vermeld, vertonen bij planten gewoonlijk tevens verschillen in chromosomental. Uitzonderingen daarop zijn bijv.: zwarte den (*Pinus nigra*), voorkomend van Noordwestafrika via Zuid- en Midden Europa tot de Kaukasus; de vrijwel circumpolaire *Parnassia obtusiflora* en *Potentilla glandulosa*, waarin ondanks duidelijke oecotypische differentiaties het aantal chromosomen steeds $n = 7$ is. Op een transect door Californië komt van *P. glandulosa* een hele reeks oecotypen voor die, hetzij direct of indirect, tot genenuitwisseling in staat zijn. Zelfs met de ook morfologisch nogal uiteenlopende typen aan de uiteinden van die reeks is dat het geval. In zekere zin heeft men hier dus te maken met een soort die tevens een populatie(systeem) is. De oecotypen van de reeks kregen de taxonomische status van ondersoorten (Clausen, Keck en Hiesey, 1940).

Gewoonlijk wordt onderscheid gemaakt tussen allo- en autopolyploidie; het zijn echter de uitersten van een hele reeks van mogelijkheden op het gebied van polyploidie (Davis en Heywood, 1963).

Allopolyploidie, d.w.z. chromosoomverdubbeling(en) na bastaardering, wordt beschouwd als een belangrijk proces bij de vorming van nieuwe soorten of voortplantingsgemeenschappen. Onderling bastaardeerbare 'soorten' kunnen steriele bastaarden opleveren, die evenwel

fertiel en daardoor zelfstandig kunnen worden doordat op de een of andere wijze hun chromosomengarnituur verdubbeld wordt, waardoor ieder chromosoom bij de reductiedeling een identieke partner vindt. Zo'n allopolyploïde vorm is vaak zelfs niet meer fertiel bastaardeerbaar met de ouders; er is dus een nieuwe voortplantingsgemeenschap gevormd.

Dat nieuwe typen in de natuur inderdaad op deze wijze ontstaan zouden kunnen zijn heeft men niet alleen op grond van hun uiterlijk vermoed, doch ook experimenteel aangetoond. Voorbeelden hiervan zijn o.a. de hennepnetel (*Galeopsis tetrahit*, $2n = 32$), verkregen uit kruisingen van zachte hennepnetel (*G. pubescens*, $2n = 16$) met dauwnetel (*G. speciosa*, $2n = 16$); de in Engeland voorkomende *Senecio cambrensis* ($2n = 60$), een 'verdubbelde' bastaard tussen klein kruiskruid (*S. vulgaris*, $2n = 20$) en *S. squalidus* ($2n = 40$).

Ook zijn er gevallen bekend van vrijwel steriele bastarden die ten gevolge van bepaalde genenrecombinaties geleidelijk in hun latere generaties een toenemende fertiliteit gaan vertonen (Grant, 1966).

Daar biosystematiek voor een belangrijk deel studie der micro-evolutie is, zijn ook de ontstaanswijzen van nieuwe voortplantingsgemeenschappen daarvoor van belang.

Autopolyploidie (verdubbeling(en) van een zuiver genoom) heet een waar 'crux botanicorum'. Enerzijds namelijk maakt het verschil in aantal chromosomen bastaardering tussen de twee betreffende typen (bijv. diploïde en autotetraploïde) meestal onmogelijk, zodat er sprake is van twee voortplantingsgemeenschappen of, zo men wil, twee populaties of populatiesystemen. Anderzijds brengen de in wezen toch gelijke genomen, zij het dan dat de ene verdubbeld is, geen uitwendig-morfologische verschillen teweeg, ofwel deze zijn zeer gering. De beoordeling van een dergelijk complex hangt vooral samen met de systematische waarde die men toekent aan het chromosomental. Löve (Löve en Löve, 1961), die daar primaire waarde aan hecht, meent dat er, althans in de noord-europese flora, naast zulke chromosomale verschillen ook altijd morfologische verschillen te vinden zijn. Dat tetraploïden zich van hun diploïde verwanten zouden onderscheiden door grotere sluitcellen van de huidmondjes en door grotere stuifmeelkorrels is niet altijd waar; zelfs kan het tegengestelde het geval zijn. Karyologisch onderzoek blijft dus geboden.

Een frappant, maar naar het schijnt wel heel zeldzaam voorbeeld van echte autopolyploidie (want in veel gevallen is aan chromosoomverdubbe-

ling toch wel intraspecifieke bastaardering voorafgegaan) heet zich voor te doen bij *Galax aphylla* (Diapensiaceae) in oostelijk Noord-Amerika en is beschreven door Baldwin (1941). Hier komen in bepaalde gedeelten van het ten dele gemeenschappelijk areaal de di- en tetraploïde typen sympatrisch voor. Bastaarden zijn niet gevonden, zodat er sprake mag zijn van twee voortplantingsgemeenschappen of van twee biologische soorten. Daarvan verschillen de individuen echter uitwendig niet of nauwelijks!

Een ander voorbeeld van het niet samenvallen van taxonomische soort en voortplantingsgemeenschap doet zich voor bij twee, ook in Nederland voorkomende soorten van walstro, *Galium mollugo* en *G. verum*. Beide omvatten tenminste een di- en een tetraploïd 'ras'. Terwijl nu bastaardering tussen de gedeeltelijk sympatrische rassen binnen iedere soort niet mogelijk is, kunnen de twee soorten onderling, dus interspecifiek, wel enigermate fertiel bastaarderen, maar dan alleen op het tetraploïde niveau; $G. \times ochroleucum$ is zo'n bastaard. Met andere woorden: de 'klassieke' systematicus zal het complex waarschijnlijk als twee soorten opvatten – *G. mollugo* en *G. verum* – en daarbij eventueel de polyploidie binnen iedere soort als een infraspecifiek verschijnsel van betrekkelijk ondergeschikt belang vermelden; de biosystematicus echter zal op grond van populatiesystematiek de diploïden mogelijk beide een eigen status geven, terwijl de tetraploïden met elkaar als één systematische groep, als één biologische soort zouden kunnen worden opgevat. Doet men dit, dan doorkruisen de indelingen op grond van soorten en voortplantingsgemeenschappen elkaar ten dele en dat in de ware zin des woords.

Hoewel *Parnassia palustris* ook in ons land wel variabel is, heeft men hier toch (nog) geen aanleiding gevonden meer soorten te onderscheiden of de soort infraspecifiek te verdelen. Niettemin is in 1965 na onderzoek op verschillende Nederlandse groeiplaatsen van deze plant gebleken, dat in ons kustgebied *Parnassia* diploïd is, in het binnenland daarentegen tetraploïd (Kliphuis, Gadella en Dorrat-Haaksma, 1965). Verder onderzoek zal nog moeten uitwijzen hoe hier de verhoudingen tussen soort (en) en populatie (systemen) liggen.

De populatie als eenheid in de systematiek: nabeschouwing

Hoewel dit overzicht geenszins op volledigheid aanspraak maakt, zal uit het voorgaande toch wel duidelijk geworden zijn hoe moeilijk en betrekkelijk het omgrenzen van voortplantingsgemeenschappen is. Slechts enkele oorzaken daarvan zijn hier behandeld. In de natuur

echter oefenen de talrijke factoren hun invloed niet afzonderlijk maar in ingewikkelde complexen uit, die veelal nog onvoldoende bekend zijn.

Het is gebleken, dat men een soort, zoals die op morfologische gronden in de klassieke systematiek wordt onderscheiden en omgrensd, niet steeds zonder twijfel als identiek met een (min of meer lokale) populatie of met een populatiesysteem kan beschouwen. Dit hangt samen zowel met verschillen in opvatting die men heeft omtrent soort, populatie en populatiesysteem, als met de desbetreffende definities, die nog altijd niet nauwkeurig genoeg zijn en dat misschien ook nooit zullen worden.

Wanneer men, zoals dikwijls wordt gedaan, de populatie als een lokale 'bevolking' van verwante individuen opvat en daarbij niet eens de continuïteit in de tijd in aanmerking neemt, kan de populatie hoogstens als een fragmentaire vertegenwoordiging van een soort worden beschouwd. In dat geval heeft het begrip populatie veeleer een beschrijvende dan een systematische betekenis en zou wellicht de in Engeland gelanceerde term 'deme' de voorkeur verdienen (Gilmour, 1960; Gilmour en Gregor, 1939; Gilmour en Heslop-Harrison, 1954). Naar zijn inhoud heeft de deme-terminologie het voordeel dat zij beschrijvend bedoeld is, dat zij door het gebruik van verschillende voorvoegsels (topo-, oeco-, gamo-, enz.) zeer plastisch is en een onderzoek bij de toeneming van resultaten op de voet kan volgen en tenslotte, dat er omtrent 'deme' veel minder verwarring bestaat dan omtrent 'populatie'.

Toch is het wetenschappelijk verantwoord te trachten niet slechts beschrijvend, doch ook taxonomisch te werken met, en een systeem te baseren op een zo belangrijke biologische eenheid als de populatie met zijn genenbezit ongetwijfeld is.

Populatiestudies hebben zeer veel gegevens verschaft. Genetisch, karyologisch en oecologisch onderzoek hebben ook de systematicus meer inzicht gegeven in de ontstaanswijze, de aard en het patroon van de natuurlijke verscheidenheid der planten en in het geleidelijk of plotseling ontstaan van nieuwe voortplantingsgemeenschappen. Zij hebben dikwijls veel meer continuïteit in de variabiliteits-reeksen aan het licht gebracht dan de morfologie deed of doen kon, daar immers slechts een deel van de eigenschappen der individuen ook in het fenotype zichtbaar is. De mate van bastaardeerbaarheid en van fertiliteit danwel steriliteit van bastaarden is dikwijls een zaak van 'meer of minder', en de genetische basis ervan is zeer verschillend en soms zeer gecompliceerd.

Vele der gevonden continuïteiten en slechts kwantitatieve verschillen hebben ogenschijnlijk duidelijke systematische grenzen sterk vervaagd

(bijv. Huxley's clines, 1938). De betrokken levensprocessen tonen zoveel nuances, dat omgrenzen, classificeren en rangschikken op grond daarvan uiterst moeilijk, misschien zelfs onmogelijk of, in bepaalde gevallen, onjuist kan zijn. En dat daarbij de subjectiviteit of de 'ervaring' van de systematicus toch een rol blijft spelen, daaraan schijnen noch de soort, noch de populatie iets te veranderen.

Op grond van deze overwegingen kan men zich afvragen of de populatie als studie-object voor een systematiek, i.c. de biosystematiek wel zinvol is. De antwoorden zullen niet eensluidend zijn. Wordt de vraag negatief beantwoord, dan kan de systematicus terugkeren naar zijn vertrouwde soorten, zij het waarschijnlijk – mede dankzij het populatie-onderzoek – toch met verruimde ziens- en werkwijze. De biosystematiek wordt dan zuiver micro-evolutieel en zal geen classificering beogen. Beantwoordt men de vraag echter in positieve zin en meent men dus dat biosystematiek waarlijk systematiek kan zijn (met de populatie of het populatiesysteem als zeer belangrijke indelingseenheid), dan kan deze op het gebied van taxa, terminologie enz. eigen, nieuwe wegen gaan volgen, maar dan is voorlopig toch minstens een zekere correlatie tussen de beide typen van systematiek nodig; de binaire nomenclatuur bijv. richt zich op soorten, niet op populaties.

Het zou wel eens zo kunnen zijn dat de biosystematiek veelvuldig – en misschien meer dan men zich dikwijls realiseert – steunt op een basis van de zo geheten klassieke systematiek. Daarom juist worden de aanwezige tegenstrijdigheden zo sterk gevoeld.

Wie in het veld tussen de *populaties* wandelt, weet zich historisch beladen of wellicht gesteund door een zeker 'gevoel' voor de klassieke *soort*.

Wat die beide dan ook mogen zijn.

Populatie en soort in de diersystematiek

PROF. DR. K. H. VOOUS

Inleiding

Systematiek in de biologie is de onderscheiding en rangschikking van door discontinuïteiten gescheiden eenheden. Talrijk zijn de methoden en maatstaven die in de loop der eeuwen gebruikt zijn om ook bij het groeperen van individuen discontinuïteiten te ontdekken en op grond daarvan taxa te onderscheiden. Bij die groepen van dieren waarvan de vormenrijkdom op de wereld en de wijze van hun voortplanting redelijk bekend zijn, wordt in deze tijd door de meeste onderzoekers een methode van systematiek toegepast, waarbij *typologische discontinuïteit* ter onderscheiding van taxa rond het niveau van de soort zo veel mogelijk vervangen wordt door discontinuïteit tussen populaties. In plaats van kenmerken en eigenschappen van individuen met elkaar te vergelijken, worden daarvan in de moderne systematiek de variatie-beelden van kenmerken en eigenschappen van populatie met elkaar vergeleken. Als basis-eenheid van de soort is het individu (c.q. het museumexemplaar) vervangen door de populatie.

Het is moeilijk te voorspellen of de populatie zich als basis-eenheid van de systematiek op den duur zal handhaven. Het is niet onmogelijk, dat in de toekomst de systematiek zich in theorie zal gaan toespitsen op de classificatie van genen of DNA-moleculen. Doch zelfs in dit uiterste geval zou de kwantitatieve en kwalitatieve vergelijking van de genen-samenstelling van populaties in de praktijk van de systematiek noodzakelijk blijven.

Thans dient allereerst te worden nagegaan, welke eigenschappen en aspecten aan de populatie zo'n belangrijke plaats in de huidige diersystematiek hebben gegeven.

Populaties

Een populatie is een voortplantingsgemeenschap. Het populatiebegrip is niettemin alleen van toepassing op organismen die zich geslachtelijk voortplanten. Geslachtelijke voortplanting leidt onvermijdelijk tot vermenging van genen: in de eerste plaats van die van de ouders, doch daar de genensamenstelling van de ouders op haar beurt reeds door de vermenging van de genen van hun voorouders is bepaald heeft men hier te maken met een steeds doorlopend proces. Geslachtelijke voortplanting verleent aan de langs deze weg tot stand gekomen genencombinatie, en mitsdien aan het individu, een uniek karakter. Niettemin wordt de verzameling van individuen van een gegeven voortplantingsgemeenschap in de regel niet door morfologische discontinuïteiten verbroken. Tenzij de diersystematiek een ordening van discrete individuen is (in de plantkunde ligt het reeds ten opzichte van de onderscheiding en discontinuïteit van individuen heel anders), is daarom op deze wijze het individu als basis-eenheid voor de systematiek onbruikbaar. Daarentegen is de populatie als paringsgemeenschap door de continuïteit van zijn kenmerken en eigenschappen een bruikbare eenheid. Niet alle op één plaats levende individuen vormen één paringsgemeenschap. Op één plaats komen in de regel talrijke paringsgemeenschappen naast elkaar voor: hun discontinuïteit (de voortplantingsisolatie) is een tweede aspect van de populatie als systematische eenheid. Ernst Mayr (1942, 1963) heeft als een der eersten de heersende gevoelens en gedachten van de diersystematici samengevat. Op grond van zijn overwegingen heeft hij voor de groepen van zich geslachtelijk voortplantende dieren de soort aldus gedefinieerd: het totaal van de groepen van zich gezamenlijk voortplantende ('inter-breeding') natuurlijke populaties die voortplantingsisolatie vertonen ten opzichte van andere voortplantingsgroepen. Bij deze soortdefinitie ('biologische' soort) wordt het vergelijken van kenmerken van individuen zelfs niet aangeroerd. In plaats daarvan wordt van twee op één plaats (c.q. in één gebied) levende ('sympatrische') en zich in hun voortplanting niet onderling met elkaar vermengende populaties gesteld, dat deze populaties op die plaats zich als twee soorten gedragen. Het voortplantingsgedrag van populaties is een onderscheidend soortscriterium geworden; in een aantal gevallen is dit zelfs het enige bruikbare criterium.

Een populatie is een lokale voortplantingsgemeenschap: populaties hebben een bepaalde geografische verspreiding. De geografische grenzen

van een populatie zijn evenwel veelal vaag. Zij worden bepaald door criteria die van de zijde van populatie-genetici worden aangelegd: van een populatie wordt verwacht dat daarbinnen een volledige uitwisseling (wat betreft de individuen) en een volledige beweging (wat betreft de geografische grenzen) van alle aanwezige genen en genen-combinaties bestaat. Niet alleen de grenzen, maar ook de eigenschappen van een populatie zullen dus bepaald worden door de mobiliteit van individuen (als voortplantingspartners) en van genen. De mobiliteit van individuen heeft een duidelijk oecologisch aspect; die van genen ('gene-flow') daardoor uiteindelijk ook. Deze aspecten van de populatie en hun genetische en oecologische implicaties zijn door Scharloo (1967) en Bakker (1967) uitvoerig besproken. Hier is het alleen nog van belang te vermelden dat een populatie met een mondiale uitbreiding een niet hanteerbare systematische eenheid is. Bij uitzondering zou van een kosmopolitische populatie gesproken kunnen worden bij een aantal soorten van Protozoa (Rhizopoda, Ciliata), waarvan wordt aangenomen dat genen-vermenging over de gehele wereld plaatsvindt als gevolg van hun uitzonderlijk grote verspreidingsmogelijkheden door lucht en water en hun grote resistentie (als cysten) tegen ongunstige levensomstandigheden. Van een landdiersoort met een verspreiding in geheel Europa en Azië zal men nauwelijks geneigd zijn van de Europese en de Aziatische populatie te spreken, doch eerder gebruik maken van zulke vage aanduidingen als: de West-europese populatie, de Oostsiberische populatie, enz. Een gefundeerde lokale begrenzing zal slechts mogelijk zijn, wanneer de gemiddelde of maximale bewegelijkheid van individuen binnen het voortplantingsareaal bekend is, of wanneer kleine gedeelten van het areaal door geografische (c.q. oecologische) omstandigheden geïsoleerd zijn (eilanden, geïsoleerde zoetwatermeren, afgesloten dalen tussen hoge gebergteketens, enz.). Zo vermeldt Kluyver (1951) van de koolmees (*Parus major*) dat van deze soort nabij Wageningen de meeste jonge vogels zich voor de duur van hun leven vestigden op een afstand van minder dan een kilometer van hun geboorteplaats, dat een enkeling zich op een afstand van 25 km vestigde en dat het levensgebied van de individuele koolmees in de regel niet groter was dan 50 ha. De mobiliteit van individuen is dus gering. Het areaal van de koolmees is evenwel groot en omvat het gehele gematigde en warme gedeelte van Eurazië met inbegrip van tropisch Zuidoost Azië en een groot deel van Indonesië (zie fig. 1). Morfologisch niet of nauwelijks onderscheidbare individuen, die eveneens standvogels zijn, leven in de gehele noordelijke zone van dit areaal, van de Atlantische Oceaan

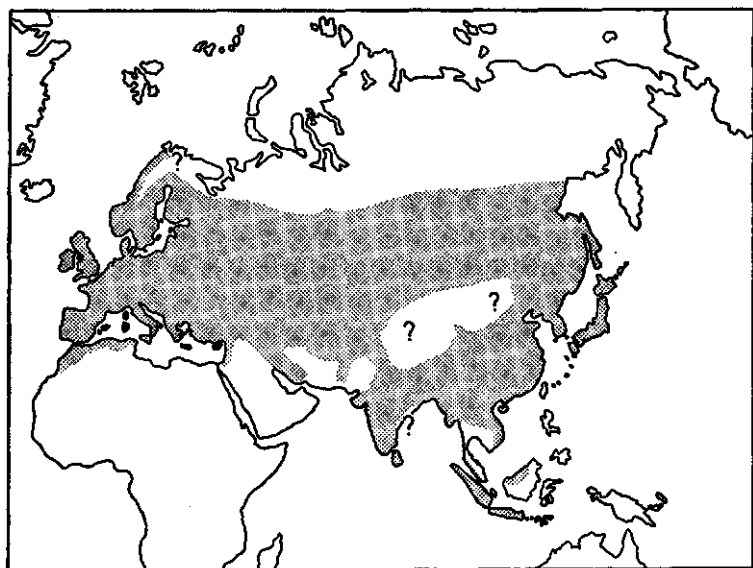


Fig. 1 Verspreidingsgebied van de koolmees (*Parus major*). Er zijn ongeveer 30 geografische vormen of ondersoorten. Tussen de Westeuropese en Oostaziatische populaties bestaan slechts zeer geringe morfologische verschillen; zij worden volgens Russische auteurs tot één ondersoort (*major*) gerekend (naar Voous, 1960).

(Noorwegen, Frankrijk), tot de Grote Oceaan (Oost Siberië); zij worden in één ondersoort samengevoegd (*ssp. major*). Een kleine twintig andere ondersoorten leven ten zuiden van dit uitgestrekte areaal. In weerwil van de gemiddeld zeer geringe verplaatsing van de individuen (althans in Europa) is het ondoenlijk de ondersoort *major* op bevredigende wijze in populaties in te delen, hoewel de meest oostelijke gemiddeld bleker van kleur zijn. Aangezien het areaal continu is, mag het a priori niet uitgesloten worden geacht dat een gen, of misschien zelfs wel een genencombinatie, uit de Westeuropese bevolkingsgroep op den duur, na talrijke generaties, in de Oostsiberische groep terecht komt en dat op deze wijze de morfologische eenheid van deze populatiegroepen gehandhaafd blijft. Het gaat hier evenwel om een afstand van ruim 8000 km, die door de verplaatsing van eerstejaars vogels met hoogstens gemiddeld enkele kilometers per jaar overbrugd zou moeten worden. Hoewel met lokale en individuele afwijkingen van het voor Nederlandse populaties

berekende gemiddelde van deze afstand rekening moet worden gehouden, is de af te leggen afstand wel zó groot, dat met de overbrugging daarvan minstens duizend of tweeduizend generaties gemoeid zijn. Dat zou dan nog alleen opgaan onder de wel zeer toevallige omstandigheid dat jonge individuen met hetzelfde gen (of dezelfde genencombinatie) zich na elke generatie in dezelfde richting, namelijk van west naar oost, zouden verplaatsen. Dit is in de natuur nauwelijks te verwachten. De beide uiterste populaties zijn in dit geval in de praktijk niet door barrières, maar door afstand van elkaar gescheiden. Deze scheiding staat gelijk met een genetische isolatie van de geografisch het verst van elkaar verwijderde populaties, in dit geval de Westeuropese en de Oostsiberische koolmezen.

Ondanks dat is, als gevolg van de bewegelijkheid van de individuen, de uitbreiding van een gen klaarblijkelijk niet aan duidelijke grenzen gebonden. Daarom moet men in de praktijk, niet alleen bij de koolmees, maar ook in vele andere gevallen, wel genoegen nemen met zulke vage en onbegrensde systematische eenheden als: de Westeuropese, de Midden-europese of de Scandinavische populatie, of misschien zelfs wel met: de Nederlandse, de Gelderse en de Vlielandse populatie. Zij worden alle als populaties van de ondersoort *major* beschouwd. Daarentegen zijn bijvoorbeeld de koolmezen van Corsica en Sardinië door een blekere gele kleur van de onderzijde en donkerder gekleurde flanken te onderscheiden van hun soortgenoten van het vasteland van Europa. Zij kunnen als een van *major* verschillend ondersoort worden afgescheiden (*Parus major corsus*). De koolmezen, die in deze geïsoleerde gebieden leven kunnen als geografisch begrensde populaties worden beschouwd. Genen-uitwisseling met populaties van het vasteland is niet uitgesloten, doch niet aangetoond; deze kan op grond van de morfologische discontinuïteit als hoogstens incidenteel voorkomend worden verondersteld.

De theorie van de populatie, als onderdeel van de soort, leidt tot de erkenning van niet-typologische en niet-statische soortseigenschappen en soortskenmerken. Kenmerkend voor het uiterlijk van de soort zijn de mate en het beeld van de lokale individuele variatie (populatie-variatie). Daarom zal thans aandacht worden besteed aan de betekenis van de populatie, als infraspecifieke structuur, voor de processen die tot verandering en vermeerdering van de soort leiden.

Geografische variatie in continue populaties

Talrijk zijn de gevallen van geografische variatie binnen continue populaties. Voor deze vorm van variabiliteit kunnen als voorbeeld de continue trans-palearctische populatiereeksen van de Vlaamse gaai (*Garrulus glandarius*) worden genomen (Voous, 1953; fig. 2 en 3). De geografische variatie van deze soort bestaat niet alleen daarin, dat alle Vlaamse gaaien uit Siberië door kleur en kleurpatroon van het verenkleed te on-

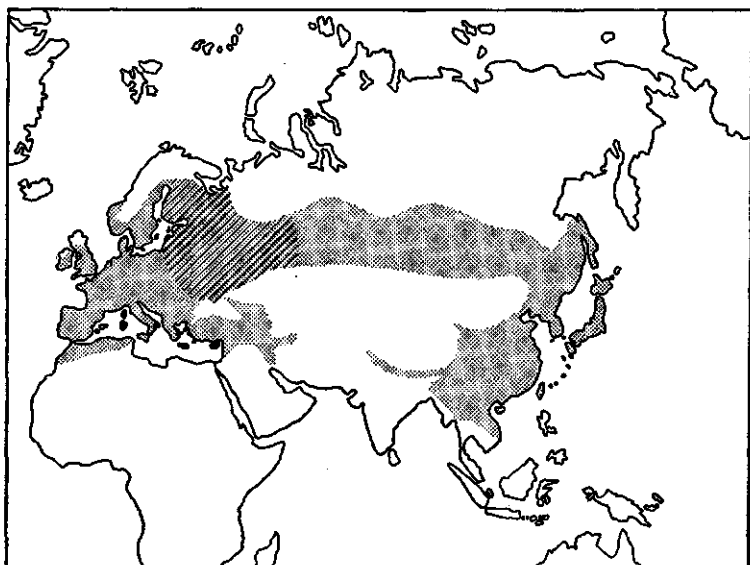


Fig. 2 Verspreidingsgebied van de Vlaamse gaai (*Garrulus glandarius*). Er zijn minstens 34 geografische vormen. De morfologische verschillen tussen de West-europese en Oostaziatische populaties zijn zeer groot. Brede 'bastard-zone' tussen Europese en Siberische populaties is gearceerd.

derscheiden zijn van alle Vlaamse gaaien uit West-Europa. Minstens even opmerkelijk is het feit, dat de individuele variatiekrommen geografisch verschuiven: in Europa neemt de frequentie van Vlaamse gaaien met een donkerder en grijzere rug en met een grijzer getinte onderzijde van het verenkleed van west naar oost geleidelijk toe, daarentegen neemt de frequentie van individuen met een sterke roodbruine pigmentatie van het verenkleed in Zuid- en West-Europa toe van zuidoost naar noordwest

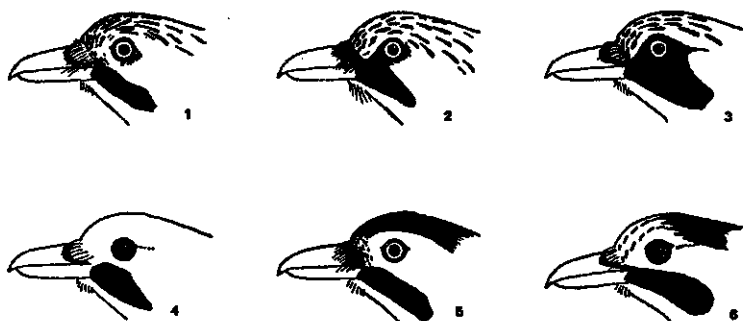


Fig. 3 Vlaamse gaai (*Garrulus glandarius*): opvallende geografische variatie in koptekening en oogkleur:

- | | |
|---|--|
| 1 West-Europa (<i>G. g. glandarius</i>) | 4 Himalaya (<i>G. g. bispecularis</i>) |
| 2 West-Siberië (<i>G. g. brandtii</i>) | 5 Klein Azië (<i>G. g. krynicki</i>) |
| 3 Hondo, Japan (<i>G. g. japonicus</i>) | 6 Achter-Indië (<i>G. g. leucotis</i>) |

(fig. 4). De roodbruine kleurtypen die in Ierland zeer frequent voorkomen zijn schaars in Engeland en zijn op het vasteland van Europa niet gevonden. De lichtbuikige en overigens ook bleke, beige kleurtypen met een hoge frequentie in Italië nemen in Frankrijk van zuid naar noord gaande geleidelijk af en vormen in de Nederlandse populaties de zeer schaarse uitersten van de regelmatige variatiekromme; uit de Scandinavische populaties kent men deze kleurtypen niet. Omgekeerd zijn de in de Scandinavische populaties voorkomende donkergrijze kleurtypen niet uit Italië bekend. Zulke geleidelijke verschuivingen van de individuele variatie in geografische richtingen worden 'clines' genoemd (Huxley, 1939). Er kunnen verschillende typen en gradaties van deze zogenaamde clinale variaties worden onderscheiden (fig. 5). Zij behoeven niet altijd geleidelijk te zijn, maar hebben wel altijd betrekking op continue populaties; veelal vertonen zij een geografische gradiënt.

De geografische gradiënt van clinale variaties kan voorts oecologische indicaties vertonen: de geografische variatie verloopt dan volgens zogenaamde oecogeografische regels of klimaatsregels. Deze hebben een duidelijke fysiologische achtergrond. Naar mag worden aangenomen is de geografische variatie in deze gevallen door natuurlijke selectie ontstaan, of anders wordt deze door natuurlijke selectie in stand gehouden. Voorbeelden bij warmbloedige Vertebraten zijn: het verschijnsel (de 'regel') van Bergmann (geleidelijke verschuiving van de variatiekrommen voor de lichaamsgrootte ten gunste van meer frequent voorkomen van

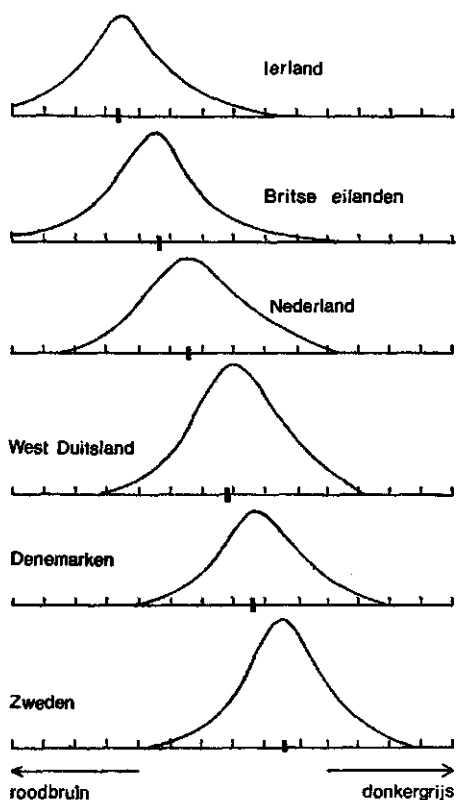


Fig. 4 Vlaamse gaai (*Garrulus glandarius*): frequentie-curven van de kleur van de bovenzijde van populaties in Noordwest Europa, die clinale variatie vertonen. Er zijn 14 kleurklassen onderscheiden, van roodbruin (links) tot donker grijs (rechts) (naar Voous, 1957).

grotere afmetingen, gaande van warmere naar koudere gebieden), het verschijnsel van Gloger (mate van pigmentatie in verband met klimaat), het verschijnsel van Allen (grootte van ledematen en lichaamsaanhangers in verband met klimaat). Hoe groter de oecologische verschillen (klimaat, vegetatie) in een uitgestrekte reeks van continue populaties, des te opvallender kan de mate van clinale geografische variatie zijn. Het geval van de koolmees, die, gaande van West-Europa tot Oost-Siberië niet noemenswaardig in uiterlijk en eigenschappen verandert, is dan ook geen regel. Natuurlijke selectie door verschillende oeco-

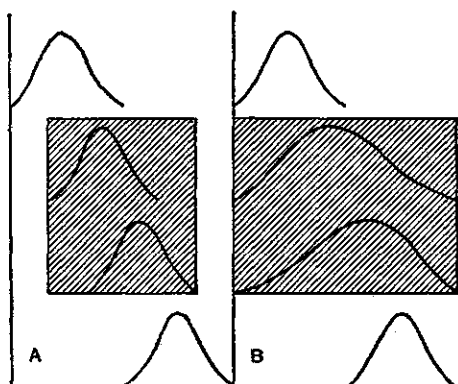


Fig. 5 Schema van de geografische verschuiving van frequentie-curven, A: bij een regelmatige cline: primaire intergradatie, B: bij een bastaard-zone: secundaire intergradatie (naar Voous en Van Marle, 1953).

logische omstandigheden en genetische isolatie door afstand brengen in de meeste van dergelijke gevallen op zijn minst een geringe mate van geografische variatie van de geografisch uiterste populaties tot stand. Deze variatie is met name gering bij die soorten, waarvan de individuen een grote mobiliteit vertonen en waarvan de populaties daardoor een belangrijke genen-menging ondergaan (wintertaling, kemphaan, velduil, pestvogel). Voor het herkennen of bij het beschrijven van alle hiervoor vermelde, vaak zeer opvallende infraspecifieke variatie-structuren spelen de kenmerken of de eigenschappen van één individu geen rol (zij kunnen zelfs misleidend zijn): het gaat om de variatie van populaties.

Geografische variatie door isolatie van populaties

Geografische isolatie van populaties kan tot stand komen door de verbreking of verbrokkeling van een aanvankelijk continu areaal (veelal op oecologische basis als gevolg van klimatologische of geografische omstandigheden), of door de actieve kolonisatie van geïsoleerde gebieden aan de rand van het continue areaal (bijv. eilanden). Dit verschil in de wijze van het ontstaan van geografische isolatie kan leiden tot verschillen in het effect van de isolatie.

Disjunctie van arealen Verbroken of verbrokkelde arealen zijn meer

regel dan uitzondering bij allerlei verspreidingspatronen. De verbreking kan door een grote verscheidenheid van omstandigheden tot stand zijn gekomen. Wanneer de oorzaak een verandering van klimaat of van zeeniveau is geweest, vertonen de verspreidingspatronen van talrijke soorten breuken of gapingen op dezelfde plaatsen. Omgekeerd kunnen op grond van zulke regelmatigheden binnen een fauna bepaalde verbroken verspreidingspatronen aan bepaalde klimatologische of geografische veranderingen worden toegeschreven. Voorbeelden hiervan zijn: het effect van de laatste pleistocene ijstijd op de verspreiding en de geografische variatie van de Europese bosfauna, het effect van de recente klimatologische uitdroging van Midden- en Zuid-Australië op de verspreiding en de geografische variatie van de Australische bosfauna, en het effect van de post-pleistocene eiland-isolatie van Groot Britannië en Ierland op de samenstelling en op de aanwezigheid van endemische vormen in de Britse fauna.

De geografische isolatie van populaties kan beschreven worden als de scheiding van twee genen-reservoirs. Deze leidt in de regel tot differentiatie van de gescheiden populaties welke zichtbaar wordt in het verschijnsel van de geografische variatie (ondersoortvorming). De mate van geografische variatie kan daarbij als regel worden beschouwd als een aanduiding van de tijdsduur van de isolatie, dus van de geologische ouderdom en daarmee van de oorzaak van de scheiding.

Op grond van deze overwegingen wordt een nauw samenspel mogelijk tussen het infraspecifieke taxonomische onderzoek (subspecies-onderzoek) en de zoögeografie. Daarbij moet opgemerkt worden, dat geografische variatie is vastgesteld bij elk kenmerk en bij elke eigenschap (zowel morfologisch als fysiologisch en ethologisch) waarin ook soorten van elkaar blijken te kunnen verschillen. De voortdurende, soms zeer ingrijpende, veranderingen die aan het aardoppervlak plaats vinden, hebben in overvloedige mate isolatie van populaties en daardoor geografische variatie tot stand gebracht. Ook wanneer de aanvankelijk gescheiden populaties zich later weer verenigd hebben, zoals dit bij het pulserend inkrimpen en uitbreiden van het landijs in Noord-Europa en van het regenwoudareaal in tropisch Afrika bij talrijke populaties het geval moet zijn geweest, blijft het effect en veelal ook de plaats van de scheiding zeer lange tijd (hoe lang?) zichtbaar door de bestendiging van de ontstane variatie. In zulke secundair continue arealen zijn de oorspronkelijk gescheiden populaties met elkaar verbonden door een gebied waarin individuen van beide populaties zich onderling voortplanten. In deze zo-

genaamde zone van secundaire intergradatie vindt op grote schaal vermenging van genen plaats en kan een uitzonderlijk brede lokale variatie tot stand komen in een zogenaamde bastaardzone. Omgekeerd kan het constateren van de aanwezigheid van een bastaardzone leiden tot zoögeographische gevolgtrekkingen, terwijl het feit van het bestaan van een bastaarderingszone de conclusie inhoudt, dat de aanvankelijk gescheiden populaties door hun voortplantingsgedrag (te weten: 'inter-breeding') aangeven dat zij één soort zijn gebleven.

In recente tijd zijn ook door menselijke invloeden (vernietiging en verandering van biotopen, verplaatsingen over de wereld) allerlei aanvankelijk geografisch van elkaar gescheiden populaties met elkaar in contact gebracht, waardoor allerlei gevallen van introgressieve bastaardering in grote en kleine bastaarderingsgebieden zijn opgetreden.

Uitbreiding door kolonisatie Geïsoleerde populaties kunnen ook ontstaan door kolonisatie over onbewoonbare gebieden heen. Op deze wijze moeten onder meer de fauna's zijn ontstaan van vulkanische eilanden buiten of aan de rand van de continentale platten ('oceanische eilanden'). Deze geïsoleerde populaties zijn, in tegenstelling tot die van de vorige groep, in de regel voortgekomen uit slechts een gering aantal individuen (in een aantal gevallen misschien zelfs wel uit enkele). De genensamenstelling van deze populaties is dus van de aanvang af beperkter geweest dan die van de oorspronkelijke populaties. In feite hangt deze samenstelling af van de genenrijkdom die de eerste, toevallige kolonisten naar het eiland hebben meegebracht. Men onderstelt, dat deze betrekkelijke genen-armoede de morfologische en oecologische plasticiteit van de gekoloniseerde en zich vervolgens ontwikkelde populatie zal beperken. Anderzijds bevordert deze beperking een eenzijdige en snelle ontwikkeling in een van de oorspronkelijke populatie verschillende richting, die is aangepast aan de eveneens beperkte oecologische differentiatie die oceanische eilanden kunnen bieden. Voor de behandeling van dit zgn. 'founder'-principe moge naar de populatiegenetische beschouwingen van Van der Veen en Scharloo worden verwezen. Verschillende auteurs (o.a. Mayr, 1965) hebben er voorts op gewezen, dat op kleine en geïsoleerde eilanden populaties veelvuldiger en in sneller tempo uitsterven dan op continenten. Zij schrijven dit toe aan de grote gevoeligheid van genetisch eenzijdig samengestelde populaties voor wijzigingen in de oecologische omstandigheden. Op deze wijze wordt door een proces van uitsterven van populaties (overigens een belangrijke factor in de evolutie) de ver-

vinging van verdwijnende of verdwenen populaties door nieuwe kolonisten bevorderd. Hierdoor blijft het proces van de soortsvorming op geïsoleerde eilanden vrijwel onafgebroken aan de gang. Inderdaad kunnen op allerlei eilanden vele, soms zeer spectaculaire stadia van geografische variatie, soortsvorming en soortsvermeerdering worden vastgesteld. Bij het tot stand komen van het uiteindelijke effect van de isolatie van genetisch eenzijdig samengestelde populaties spelen voorts nog de volgende factoren een belangrijke rol: de afstand van de eilanden tot het dichtstbijzijnde vasteland, de grootte van de eilanden (mate van oecologische mogelijkheden), het aantal eilanden van de archipel (mogelijkheid van kolonisatie en her-kolonisatie vanaf de eilanden onderling), en het aantal grote predatoren (meestal afwezig). Beroemde voorbeelden zijn de Galápagos Eilanden, Hawaï, delen van de Indo-Australische archipel, de Canarische Eilanden.

Soortsvermeerdering na isolatie van populaties

In de loop van de geschiedenis van de aarde is het veel voorgekomen dat van elkaar gescheiden populaties door het verdwijnen van geografische verspreidingsbarrières met elkaar zijn herenigd. Zo'n hereniging kan beschreven worden als de ontmoeting van twee voortplantingsgemeenschappen. Het voortplantingsgedrag van de individuen van de elkaar ontmoetende groepen bepaalt of de begonnen genetische isolatie zal worden gehandhaafd, of dat vermenging tot één genenhoeveelheid zal plaats vinden. In het laatste geval is de uitgangssituatie van één voortplantingsgemeenschap, dus van één soort, met volledige vermenging van genen hersteld. De samenstelling van de genenvoorraad behoeft daarbij niet dezelfde te zijn gebleven; deze zal in de meeste gevallen zijn gewijzigd.

Wanneer geen volledige 'inter-breeding' plaats vindt en de populaties op de ontmoetingsplaats onderlinge voortplantingsisolatie aan de dag leggen, gedragen zij zich ter plaatse als twee soorten. Waar in de ontmoetingsgebieden de populatie-arealen over elkaar heen schuiven, is sprake van twee sympatrische soorten. Geografische isolatie van populaties heeft aldus tot vermeerdering van het aantal soorten geleid. In populatiegenetische termen zou gezegd kunnen worden, dat twee populaties of populatiegroepen ontsnapt zijn aan de samenbindende krachten van één genen-'pool'. Geografische isolatie is de eerste stap geweest in het proces van de vermeerdering van soorten, de soortsvorming of speciatie.

Geografische scheiding en hereniging van populaties zijn verschijnselen die in de natuur veelvuldig voorkomen. Lang niet altijd bereiken zij het stadium van de soortvermeerdering. In de loop van de langdurige geschiedenis van de aarde moeten zij evenwel tot die geweldige ont-plooiing en specialisatie van genenvoorraden hebben geleid, die thans in de verscheidenheid en differentiatie van de soorten zichtbaar is. Dit is een belangrijk onderdeel van het evolutiegebeuren. Deze verscheidenheid en rijkdom aan soorten heeft klaarblijkelijk in alle geologische perioden bestaan. Het verschijnsel van de geografische soortsvorming kan in wezen als een differentiatie van populaties worden beschreven. Het proces dat tot deze differentiatie leidt, is op vele plaatsen in de wereld en bij vele diergroepen met geslachtelijke voortplanting vastgesteld. Waar processen van secundaire vereniging van aanvankelijk geografisch gescheiden populaties thans aan de gang zijn, kan in het verband van deze gedachten-ontwikkeling van natuurlijke experimenten op grote schaal worden gesproken. Talloze voorbeelden, veelal met zoögeografische interpretaties, zijn beschreven uit de groepen van de zoogdieren, vogels, reptielen, amfibieën, zoetwatervissen, vlinders, en vele andere land- en zoetwaterdieren, in mindere mate ook bij mariene organismen (zie Mayr, 1963).

Isolatiemechanismen die tot soortbarrières leiden

Thans dient de vraag te worden besproken, welke mechanismen bij de isolatie van populaties werkzaam zijn. Daarbij is onderscheid gemaakt tussen morfologische differentiatie en genetische differentiatie.

Morfologische differentiatie De notie van de morfologische verscheidenheid van de individuen van twee elkaar ontmoetende populaties voert terug tot de morfologische en typologische systematiek. Voor zover de morfologische differentiatie niet direct te maken heeft met het voortplantingsgedrag, bestaat er geen verband tussen de mate van morfologische differentiatie en de mate van voortplantingsaffiniteit van populaties.

In de groep van de vogels vertonen zulke in kleur en kleurpatroon van het verenkleed zo opvallend verschillende populaties als die van de zwartkopgors en de bruinkopgors (*Emberiza melanocephala* en *E. bruniceps*) en die van de bruine lijster en Naumanns lijster (*Turdus eunomus* en *T. naumanni*) in hun geografische contactgebieden géén voortplantingsisolatie, terwijl daarentegen de zeer veel meer op elkaar

gelijkende groepen van de geelgors en de cirlgors (*Emberiza citrinella* en *E. cirrus*) en van de zanglijster en de koperwiek (*Turdus philomelos* en *T. iliacus*) zich als sympatrisch levende soorten gedragen (kaarten en tekst bij Voous, 1960).

In de systematiek van de zilvermeeuwen en kleine mantelmeeuwen (*Larus argentatus* en *L. fuscus*) zijn de kleur van de mantel en het kleuropatroon van de vleugeltoppen altijd als de belangrijkste kenmerken voor de onderscheiding van ondersoorten en soorten beschouwd. Smith (1966) onderzocht twee in arctisch Canada sympatrisch levende populaties van 'grote meeuwen', te weten: *Larus (argentatus) thayeri* en *Larus (glaucoides) kumlieni*. Hij kon daarbij in het veld geen enkele betekenis van de genoemde kenmerken bij de paarvorming van deze meeuwen ontdekken. Daarentegen stelde hij vast, dat de kleur van het oog (de iris) en van de oogrand (het ooglid) en de contrastwerking van hun kleurverschillen de doorslag gaven bij het tot stand komen en het in stand blijven van de paren. Deze kenmerken, die in dit opzicht door Smith in het veld werden beproefd en bij geringde exemplaren werden gewijzigd of 'omgekeerd', worden in de systematiek van de grote meeuwen slechts in zeer beperkte mate gebruikt.

Al deze verschijnselen ondersteunen de stelling dat de morfologie van individuen als isolatiemechanisme tussen sympatrische populaties (c.q. soorten) op een andere wijze gewaardeerd moet worden dan men tot voor kort in de morfologische systematiek gewend was. Het onderzoek naar de betekenis van gedragsverschillen tussen populaties is een onmisbaar onderdeel van de werkzaamheden van de systematicus geworden.

De zogenaamde numerieke taxonomie, die in wezen niet anders is dan een gerationaliseerde morfologische systematiek, biedt daarom in de populatie-systematiek geen nieuwe mogelijkheden. Door het gebruik van computers en de vervanging van namen door code-nummers kan de vergelijking van populaties en populatiegroepen worden vereenvoudigd en minder subjectief worden beschreven. In de populatie-systematiek geven evenwel niet de morfologische zaken, maar geeft het voortplantingsgedrag van populaties de doorslag.

Genetische differentiatie Elke vorm van morfologische differentiatie bezit een genetische ondergrond, in ieder geval een populatie-genetische. Onafhankelijk van morfologische differentiatie wordt isolatie van elkaar ontmoetende of sympatrisch levende populaties bevorderd door krui-

sings-steriliteit: eventueel in de natuur ontstane bastaarden zijn steriel. Genen-uitwisseling tussen de populaties door kruising van individuen uit verschillende populaties wordt op deze wijze geblokkeerd (Mayr, 1963: 551-552). Genetische isolatie van elkaar ontmoetende of sympatrische populaties kan ook worden bereikt door discriminerende selectie van overigens wel fertiele bastaarden door de voortplantingspartners uit de beide populatiegroepen. Ethologische aspecten (gedragsspatronen) kunnen daarbij een grote rol spelen. Het isolerend effect van ethologische differentiatie van populaties die in morfologisch opzicht in geringe mate gedifferentieerd zijn, kan zeer groot zijn. Bij grote gedragsverschillen treden onder deze omstandigheden dubbelgangersoorten ('sibling species') op. Dit zijn sympatrisch levende populatiegroepen die uitwendig sterk op elkaar lijken, doch voortplantingsisolatie bezitten en die zich derhalve tegenover elkaar als soorten gedragen. Talrijke voorbeelden daarvan zijn uit allerlei diergroepen bekend. De klassieke en meest spectaculaire voorbeelden zijn aan *Drosophila's* en aan vogels ontleend: glanskopmee versus matkopmee (*Parus palustris* en *P. montanus*), kleine karekiet versus bosrietzanger (*Acrocephalus scirpaceus* en *A. palustris*). Perdeck (1957) beschreef het geval van de sprinkhanen *Chorthippus brunneus* en *C. biguttulus* waarvan de bastaarden wel fertiel zijn, maar waarbij de zang van de bastaard-mannetjes door de wijfjes van geen van beide soorten wordt geaccepteerd. Hierdoor zijn de bastaard-mannetjes in de natuur vrijwel van voortplanting uitgesloten en is verdere vermenging van genen geblokkeerd.

Populaties op de grens van ondersoorten en soorten

Tot wanhoop van beschrijvende systematici verschaft het morfologische soortsbegrip lang niet altijd duidelijke criteria om soorten van elkaar te onderscheiden, laat staan om alle individuen van een soort-etiket te voorzien. De toepassing van het populatie-principe heeft daarin geen verbetering gebracht. Deze situatie komt in hoofdzaak voort uit de omstandigheid dat in de natuur talloze graden van isolatie worden aange troffen. De genen-'pool' van vele geïsoleerde populaties is daardoor niet gesloten. Soortbarrières worden in verschillende mate overschreden: er zijn allerlei gradaties en typen van soorten.

Tussen een totale en een zeer onvolledige voortplantingsisolatie van sympatrisch levende populaties zijn alle denkbare overgangen beschreven. In de meeste gevallen betreft het populaties waarvan op zoögeo-

geografische gronden kan worden aangenomen, dat hun sympatrie gevolgd is op een betrekkelijk recente hereniging van geografisch gescheiden populaties. De zeer weinig frequente gevallen van gemengde paarvorming in Zuid-Duitsland van de overwegend Zuidwest- en Noord-europese bonte vliegenvanger (*Ficedula hypoleuca*) en de overwegend Zuidoosteuropese withalsvliegenvanger (*F. albicollis*) heeft geen aanleiding gegeven tot een algemene (plaatselijke) vermenging van de genenvoorraden, zodat er ondanks de potentiële voortplantingsaffiniteit geen aanleiding bestaat al deze vliegenvangerspopulaties in één soort onder te brengen. Daarentegen is het voortplantingscontact van de van huis uit Europese geelgors (*Emberiza citrinella*) met de Aziatische witkopgors (*E. leucocephalos*) van een zodanige omvang, dat weliswaar niet van een volledige, maar toch wel van een aanzienlijke vermenging van kenmerken in het gebied van de elkaar ontmoetende populaties in West-Siberië moet worden gesproken. De mate van 'inter-breeding' van de populaties is niet volledig bekend. Naar gelang van de schatting van de omvang daarvan en van het morfologische of 'biologische' (populatie-)uitgangspunt verschillen de auteurs van mening over de vraag of deze populatiegroepen nog tot één soort, dan wel reeds tot twee soorten moeten worden gerekend. Talrijke overeenkomstige gevallen uit andere diergroepen zouden genoemd kunnen worden. Deze populaties kunnen als 'semispecies' worden aangeduid; zij zijn nog slechts halverwege op de weg van het proces van de soortvorming gevorderd.

Het voortplantingscriterium bij het hanteren van het soortsbegrip van sympatrische populaties wordt op de spits gedreven in het geval dat twee populaties zich op dezelfde plaats, doch in een verschillende tijd van het jaar voortplanten. Genen-uitwisseling vindt op deze wijze niet plaats en de situatie voldoet aan de definitie van gescheiden soorten.

Op het eiland Kerguelen in de zuidelijke Indische Oceaan broeden twee morfologisch weinig verschillende populaties van stormvogels (*Pachyptila desolata* en *P. belcheri*) in op elkaar volgende broedseizoenen in dezelfde broedholen (Fleming, 1941). Op grond van deze situatie worden zij als twee soorten beschouwd. Doch de morfologische verschillen zijn gering en de pelagische verspreidingsarealen zijn complementair (*P. desolata* is antarctisch; *P. belcheri* is subantarctisch), zodat zij ook als geografische vormen van één soort zouden kunnen worden aange merkt. Zij zouden zich waarschijnlijk ook wel als zodanig gedragen, wanneer er meer broedplaatsen dan alleen het eiland Kerguelen in de wijde subantarctische wateren van de Indische Oceaan aanwezig zouden

zijn. Op grond van overeenkomstige situaties en overwegingen worden door Bourne en Warham (1966) de sympatrische populaties van een vroeg broedende subantarctische reuzenstormvogel en een laat broedende antarctische reuzenstormvogel op Macquarie Eiland, in de Zuidelijke IJszee ten zuiden van Nieuw-Zeeland, als twee soorten onderscheiden (*Macronectes halli* en *M. giganteus*). Tussen de individuen van deze zich klaarblijkelijk niet vermengende populaties ontdekten de genoemde auteurs kleine maar constante morfologische verschillen. De uitwendige verschillen op grond waarvan de individuen van de andere populaties van deze wijd verspreide stormvogels onderscheiden zouden kunnen worden, zijn evenwel nog niet duidelijk, zodat de indeling in twee soorten, buiten Macquarie Eiland, nog slechts ten dele mogelijk is.

De toepassing van het voortplantingscriterium raakt in moeilijkheden wanneer de arealen zo sterk verbrokkeld of geografisch zo scherp van elkaar gescheiden zijn, dat voortplantingscontact tussen populaties niet mogelijk is. Het gaat hier bijvoorbeeld om eilandpopulaties van landdieren die, wanneer zij enige mate van geografische variatie (door eilandisolatie) vertonen, aanleiding kunnen geven tot veel verschil van opinie bij de toepassing van het geografische en 'biologische' soortsbegrip. De grenzen van de soort worden in deze gevallen veelal arbitrair en vergelijkenderwijs bepaald. Om de mate van geografische eilandvariatie binnen zo'n arbitraire soort te illustreren, moge verwezen worden naar de klauwierachtige vogel *Pachycephala pectoralis*, die van Oost-Indonesië tot de Fiji Eilanden door Galbraith (1956) wordt ingedeeld in 57 goed herkenbare eilandvormen, met daarnaast nog 3, ten dele sympatrische 'satelliet'-soorten in 7 geografische vormen. Bij elkaar vertegenwoordigen zij minstens 64 geheel of gedeeltelijk geïsoleerde populatiegroepen. Alleen ten aanzien van de sympatrisch levende populatiegroepen (de 'satelliet'-soorten) kan van het bestaan van subjectieve soortsgrenzen worden gesproken.

Sterk verbroken continentale arealen kunnen overeenkomstige problemen opleveren. De kleine of zeer kleine geïsoleerde en ver uit elkaar gelegen populaties van kleine dennebos-boomklevers uit Europa, Azië en Noord-Amerika worden door verschillende auteurs (o.a. Voous, 1960, 1962), ondanks de zeer grote verspreidingsdisjuncties, als één geografische soort beschouwd: *Sitta canadensis*. Het is evenwel niet vast te stellen of de kleine, geïsoleerde groep van Corsica, de enige Europese populatie, zich als populatie in voortplantingscontact zou gaan mengen met bijv. de Kleinaziatische of de Noordamerikaanse groep. Ethologisch

onderzoek van Löhrl (1960) aan vogels in gevangenschap heeft aan het licht gebracht, dat het geluid van de Corsicaanse boomklever bij de Canadese geen reacties teweeg bracht; de vogels spraken een andere taal en werden daardoor verhinderd elkaar als voortplantingspartners te herkennen. Of hun eventuele gemengde nakomelingschap vruchtbaar zou zijn, is onbekend. Door de langdurige en totale isolatie is er, naar op grond van Löhrl's proeven mag worden aangenomen, een zekere mate van potentiële voortplantingsisolatie tussen de populaties bereikt, waardoor deze zeker meer dan de helft van de weg naar de ontwikkeling van geografische soortvorming zijn opgegaan. Dit ligt op de weg van de te verwachten ontwikkeling. Het is daarom weinig interessant er over te twisten, of deze populaties als ondersoorten van één soort, dan wel als twee of meer soorten moeten worden opgevat. In het laatste geval kunnen de gescheiden populaties onder eigen soortnamen als onderdelen van één superspecies worden aangegeven. In de populatie-systematiek is op deze wijze ruimte voor vele overgangen tussen wat soorten en geen soorten zijn.

Ook binnen continue ketens van populaties zijn beperkingen van volledig voortplantingsvermenging beschreven. Bij de zogenaamde ringsoorten herkennen de geografisch uiterste populaties van een ringvormig gesloten reeks van populaties elkaar niet, of niet meer, als voortplantingspartners. Hoe deze situatie tot stand komt, moet in elk speciaal geval worden nagegaan; dit is het gevolg van het hierboven besproken verschijnsel van geografische isolatie door afstand. Een eerste stap in de richting van verminderd voortplantingseffect bij ver van elkaar verwijderde populaties binnen grote arealen wordt door Mayr geciteerd (1963: 493): in laboratoriumexperimenten van Patterson en Dobzhansky vond een volledig voortplantingscontact plaats tussen individuen van *Drosophila pallidipennis* uit Mexico (Vera Cruz) en Brazilië (São Paulo); de F1-mannetjes bleken evenwel steriel te zijn. De auteurs vinden in deze situatie geen aanleiding om de populaties als twee soorten te beschouwen.

Anders ligt de zaak wanneer op één plaats van een verminderd of van géén voortplantingseffect van populaties sprake is. Actieve kolonisatie van kleine arealen, bijv. van vulkanische eilanden vanaf een continent, is geen zaak die maar éénmaal kan geschieden, doch die meermalen kan plaatsvinden. Door zo'n kolonisatie vestigt een kleine genenvoorraad zich in een meestal beperkt areaal. De in de aanvang te verwachten oecologische plasticiteit van de koloniserende populatie is daardoor niet

groot. Daarentegen kan de hierop volgende 'genetische drift' binnen de aanvankelijk kleine, maar zich in zijn nieuwe omgeving sterk uitbreidende populatie, aanzienlijk zijn. Een na een lange tijd opnieuw geslaagde volgende kolonisatie van dezelfde continentale stam kan wederom weinig, maar waarschijnlijk andere genen naar hetzelfde eiland brengen; de kans dat een verminderde of geen voortplantingsaffiniteit tussen de groepen met een beperkte of, wat hun samenstelling betreft, uit elkaar 'gedreven' genenverscheidenheid zal bestaan, is groot. Het merkwaardige en groten-deels tot kleine eilanden beperkte verschijnsel van sympatrisch levende populaties van twee of meer veel op elkaar gelijkende soorten, wordt door deze zgn. dubbele kolonisatie verklaard. Deze populaties vertonen veelal een onderlinge oecologische differentiatie, waarmede overeenkomstige, meestal kleine, doch soms ook zeer opvallende morfologische verschillen gepaard gaan. De twee soorten vinken op de Canarische Eilanden (*Fringilla coelebs* en *F. teydea*) en de drie soorten dodazaarten op Madagascar (*Podiceps pelzelni*, *P. rufolavatus*, *P. ruficollis*, zie Voous en Payne, 1965) kunnen als voorbeelden worden genoemd. Dit verschijnsel van de zgn. 'character-displacement' treedt in principe overal daar op, waar twee populaties van veel op elkaar gelijkende soorten sympatrisch voorkomen en daardoor in verschillende oecologische omstandigheden ('niches') worden 'gedrukt'. Over dit verschijnsel wordt in de bijdrage van Bakker gesproken.

Wanneer aan het proces van de dubbele kolonisatie ook nog de kolonisatie van eiland tot eiland (met daarop volgende isolatie) in een archipel van aanvankelijk onbewoonde eilanden wordt toegevoegd en vervolgens herkolonisatie van het eerste eiland vanuit het tweede eiland plaats vindt, wordt een situatie bereikt als die van Darwins vinken ('Geospizidae') op de Galápagos Eilanden. Het is daarbij een allerm minst verrassende zaak dat de eilandpopulaties van de grondvinken van het geslacht *Geospiza* slechts op zeer onbevredigende wijze tot soorten kunnen worden herenigd. Alleen het voorkomen van sympatrische, zich in hun voortplanting niet vermengende populaties, kan hier als handvat voor de formele onderscheiding van soorten worden gebruikt.

Eenmaal van vermenging in een grote genen-'pool' uitgesloten, is de zelfstandige ontwikkeling van het genen-materiaal van een kleine populatie niet meer tegen te houden. Omgekeerd kunnen ook betrekkelijk zwakke en geenszins alleen morfologische isolatie-mechanismen de barrière tussen wijd verspreide en individuenrijke soorten in stand houden. Tussen de wilde eend (*Anas platyrhynchos*) en de pijlstaart (*A. acuta*)

bestaat in Noord-Amerika, Europa en Azië een vrijwel volledige voortplantingsscheiding. De morfologische verschillen tussen de mannetjes zijn groot, maar het zijn voornamelijk de ethologische verschillen (verschillen in paarvormingsgedrag) die als isolatie-mechanisme dienst doen. Worden deze (zoals in gevangenschap) buiten werking gesteld, dan kunnen de individuen van deze in de natuur stabiele vormen een panmixture vormen met volledige fertiliteit van de bastaarden. Genetische fertiliteit kan zelfs blijven bestaan, wanneer de morfologische differentiatie zo ver is voortgeschreden, dat de sympatrische populaties in de natuur niet meer te vermengen zijn doordat de copulatie-organen van de individuen van de verschillende populaties niet op elkaar passen. Dit is het geval bij de Europese soorten van het vlindergeslacht *Pieris*. Door kunstmatige bevruchting kon Lorković (1951) fertiele bastaarden van alle Europese soorten verkrijgen; zonder kunstgrepen in het laboratorium is het ontstaan van zulke bastaarden onmogelijk.

De hantering van de populatie als basis-eenheid van de systematiek behoeft in de praktijk niet op de spits gedreven te worden. Wanneer uitsluitend aan geografisch bepaalde populaties de systematische status van subspecies wordt gegeven, kan de vraag worden gesteld hoe het ene individu van de bonte kraai genoemd moet worden, dat 'toevallig' in de Nederlandse populatie van zwarte kraaien is achtergebleven en die daar met een zwarte kraai als voortplantingspartner broedt. Dit is overigens nog geen bewijs van conspecificiteit; het bewijs daartoe wordt geleverd door het bestaan van een gemengde populatie, oostelijk van de Elbe. De gehele Nederlandse populatie heet *Corvus corone corone*. Ook die ene bonte kraai maakt van deze populatie deel uit. Moet hij daarom ook *C. c. corone* heten? Of moet in dit geval teruggekeerd worden tot de typologische periode en die ene bonte kraai daarom toch maar *C. corone cornix* genoemd worden. Is het bezwaarlijk, dat dit in strijd zou zijn met de definitie volgens welke van één soort op één plaats maar één populatie kan voorkomen?

Slotbeschouwing

De hantering van de populatie als basisbegrip van de zoölogische systematiek vindt in de praktijk arbitrair plaats. Wat de consequenties hiervan zijn hangt af van wat bekend is omtrent de bestudeerde diergroep en van de voorkeur van de onderzoeker voor morfologische of geografische argumenten of, zo men wil, ook van zijn wijdsheid van blik.

In ieder geval heeft het populatie-principe de diersystematicus weer teruggebracht, of misschien voor het eerst pas goed geleid naar alle facetten van de biologie. Daarmede zijn de grenzen van de soort als een systematisch taxon vervaagd. In plaats daarvan is een inzicht verkregen in de genetische continuiteit van gescheiden en zich vervolgens differentiërende populaties. In het voortplantingsgedrag van sympatrische populaties heeft de systematicus een criterium voor de soortonderscheiding gevonden dat bruikbaar is dan dat voor de onderscheiding op morfologische gronden alleen. Gelijktijdig hebben de werkzaamheden behorende bij het systematische onderzoek zich tot ver buiten de grenzen van de beschrijvende morfologie uitgebreid.

Nabeschouwing

PROF. DR. D. J. KUENEN

In de voorgaande serie voordrachten is een aantal onderwerpen die betrekking hebben op de vraagstukken van de populatiebiologie aan de orde gekomen. De lezer mag echter niet de illusie hebben, dat hij nu alles weet van populatiebiologie, en zelfs niet dat alle belangrijke onderdelen daarvan zijn besproken. Toch zal men zich nu een beter beeld kunnen vormen van de aard van de problemen waarmee de populatiebioloog in contact komt.

Een van de opvallende dingen die uit deze voordrachten naar voren komt is wel dat er talloze en zich krachtig opdringende vragen zijn, waarop we het antwoord schuldig moeten blijven. Het is ook duidelijk, dat men het niet bij het stellen van de vragen en het constateren van lacunes in onze kennis laat, maar op vele plaatsen aan het werk is om gegevens te verzamelen, formuleringen te verbeteren, theorieën op te bouwen en te vernietigen, om aldus aan de voortgang van deze tak van wetenschap zijn bijdrage te leveren.

Veel van het onderzoek is van zeer lange adem, en kenmerkend voor veel van het veldwerk is, dat het pas resultaten kan opleveren als een groot aantal generaties is bestudeerd. De generatie is hier een belangrijke eenheid van tijd. De toename van het aantal individuen kan per generatie gemeten of berekend worden, per generatie is éénmaal uitwisseling van genen mogelijk, en vaak valt een generatie samen met een jaarcyclus. Het is begrijpelijk dat de verleiding groot is om te trachten geïsoleerde vragen snel te beantwoorden door proeven te doen met laboratoriumdieren met een korte generatieduur waardoor per tijdseenheid veel meer gegevens zijn te verkrijgen. Het zijn vooral insecten die aan de te stellen eisen als proefdieren voldoen en waarbij men onder gereguleerde en exact bekende omstandigheden betrouwbare resultaten krijgt.

Maar men mag niet vergeten, dat de resultaten hierdoor belast zijn met de voorwaarden van dergelijke proeven, en helemaal niet direct toepasbaar zijn op wat er in het veld gebeurt. Het zijn modellen, waarbij uitge-

gaan wordt van premissen die de onderzoeker heeft uitgedacht. Hoe verstandig dit denkproces ook is geweest, de werkelijkheid kan anders zijn, en bij het onderscheid tussen wat essentieel en wat minder belangrijk is, kunnen grote fouten gemaakt worden. Er ligt een grote ruimte tussen de laboratoriumresultaten en de veldtoepassingen. Wie dat vergeet kan op dwaalwegen geraken; wie het zich goed voor ogen houdt, heeft twee complementaire bronnen om zijn gegevens uit te putten.

Niet alleen de lange duur van het veldwerk, ook het ontelbaar aantal variabelen is een grote moeilijkheid van dit onderzoek. Men kan gemakkelijk in de gegevens verdrinken, en de analyse ervan brengt zijn eigen problemen van mathematische en statistische aard mee.

Soms lukt het een 'sleutelfactor' op het spoor te komen, een factor die een zo overheersende rol speelt, dat de invloed van andere factoren verwaarloosd kan worden. Maar eenieder ziet wel in dat het aanwijzen van zo'n sleutelfactor niet overhaast kan geschieden en dat veel van het werk dat men kan nalaten als die factor eenmaal is gevonden, voordien reeds verricht moet zijn om die factor te vinden.

Onder de vraagstukken die nog open staan is een aantal van intraspecialistische aard. Daarmee is bedoeld dat een onderzoeker binnen zijn eigen terrein van directe interesse de oplossing kan nastreven. Maar een van de dingen die deze serie voordrachten en het daaraan voorafgaande overleg duidelijk hebben getoond, is dat er nog meer aandacht besteed moet worden aan de interrelaties van de vakken. Dit lijkt een haast loze kreet te worden, want ieder die zichzelf respecteert moet zoiets ten minste één keer per jaar zeggen. Desondanks is het hier wellicht een geschikte plaats om er nog eens de aandacht voor te vragen.

In het begin van een onderzoek op een nieuw terrein van wetenschap is de feitelijke kennis nog niet genoeg om met anderen een vruchtbaar gesprek te kunnen voeren. Dan volgt een periode waarin dat wel het geval is en waarbij men een gedachtengang of een techniek uit andere vakgebieden met voordeel kan toepassen op de eigen problemen. Maar wacht men daar te lang mee, dan raakt men zo gehecht aan eigen gedachtengangen en probleemstellingen dat men niet langer toegankelijk is voor suggesties van anderen, die dan als storingen worden ervaren.

Gelukkig is men in de verschillende takken van de populatiebiologie nu nog merendeels duidelijk in de tweede fase. Enkele van de contactpunten voor onderling overleg kunnen hier genoemd worden, waarbij vanzelf ook enkele van de belangrijkste problemen die tijdens dit symposium aan de orde zijn geweest nog eens naar voren kunnen worden gebracht.

Het eerste geval van divergentie waar convergentie gewenst is vormt het zoölogische en het botanische aspect van de populatiebiologie. De verschillen tussen planten en dieren zijn natuurlijk wel de grondslag van die divergentie, maar er lijkt meer te zijn, en dat komt tot uiting in de aard van de beoefenaren. Binnen de plantenoecologie is het niet de populatiebiologie (zoals hier aan de orde gesteld) die het meest tot ontwikkeling is gekomen maar veeleer de plantensociologie. Weliswaar viel die buiten het bestek van dit symposium, maar de bijdrage van Van Dobben gaat toch al in die richting. Het betreft hier een vakgebied dat oorspronkelijk door systematici is ontwikkeld en dat daarvan nog steeds duidelijk de signatuur draagt.

Het experimentele aspect komt pas geleidelijk tot ontwikkeling en daarbij heeft de landbouwwetenschap een belangrijke rol gespeeld. De voordrachten van Van Dobben en Zadoks hebben u dat kunnen leren. Het woord populatie speelt in de plantenoecologie ook niet die voorname rol die het in de dierkunde heeft.

Maar behalve deze benaderingswijze en terminologie is het opvallende en fundamentele verschil toch wel dat planten een vaste standplaats hebben, een veel grotere modificeerbaarheid vertonen en dat het individu als eenheid veel minder bruikbaar is dan bij dieren. Ook hier moet men de tegenstellingen niet te scherp stellen: ook in de dierkunde is het individu als numerieke eenheid maar van betrekkelijke waarde, en eenzelfde aantal kan zeer verschillende betekenis hebben, afhankelijk van de ouderdom, het geslacht of de gezondheidstoestand van de betrokken individuen.

De verschillen tussen planten en dieren en tussen botanie en zoölogie bestaan. Maar de botanicus en de zoöloog kunnen zeker veel van elkaar leren als zij proberen elkaars benaderingswijze te begrijpen en de kenmerkende eigenschappen van hun objecten goed voor ogen houden.

Er is al opgemerkt, dat het woord 'populatie' bij de oecologen onder de botanici niet die rol speelt die de zoölogen er aan toekennen. Volgt men het woord verder door de diverse vakgebieden, dan zien we dat het in de systematiek ook een eigen accent heeft.

Voor de systematicus is een populatie een groep onderling potentieel kruisbare individuen die in een bepaald areaal voorkomt en die we als de soort *A.b.* van de auteur C. kunnen beschouwen. Het is een morfologisch min of meer duidelijk af te grenzen groep. Voor de oecoloog is de populatie een groep onderling potentieel kruisbare individuen die in een bepaald gebied voorkomt en die *A.b.* heet.

Het verschil tussen areaal in de eerste formulering en gebied in die tweede is belangrijk. Binnen het areaal van een systematische populatie kunnen een groot aantal deelpopulaties voorkomen die elk het object van een oecologische bestudering kunnen zijn. Het systematische begrip populatie zal dus in de regel veel ruimer zijn dan het oecologische.

Voor de systematicus is de invoering van het begrip populatie een stap vooruit bij de formulering van het soortsbegrip. Voor de oecoloog is de populatie meestal een veel kleinere eenheid waaraan hij het een of ander wenst te bestuderen. De systematicus constateert een beperking van genenuitwisseling aan de morfologische verschillen tussen zijn populaties; de oecoloog neemt een beperkte immigratie en emigratie aan, of stelt die experimenteel vast, als uitgangspunt voor bepaalde kwantitatieve studies.

Maar ondanks deze verschillen moet ook tussen de oecoloog en systematicus nader overleg gestimuleerd worden. In de voordrachten van mejuffrouw Andreas en de heer Vooüs zijn daarvoor vele aanknopingspunten te vinden. De oecoloog is maar al te vaak tevreden als hij maar een naam kan geven, en hij bezint zich niet genoeg op de vragen die achter die naamgeving liggen. Hij dient zich te realiseren dat zijn werk ten dele de gegevens verschaffen moet waar de systematicus op zit te wachten en omgekeerd, dat de systematicus misschien al veel weet wat de oecoloog bij zijn onderzoek kan gebruiken. De oecologen bij wie belangstelling juist in de richting van soortsvorming en selectie gaat (en zulken zijn er velen), bevinden zich in een ideale positie om bij dit overleg een grote rol te spelen.

Dat genetica en oecologie steeds meer met elkaar verweven raken is wel genoegzaam bekend. De voordrachten van Van der Veen, Scharloo en Bakker geven daar een indruk van, waarbij het accent in deze trits geleidelijk van het genetische naar het oecologische aspect van de populatie verschooft.

De genetische problemen die men met pot en potlood tracht op te lossen blijken nauwe relaties te hebben met die van de populatiebiologie, waar men voor andere vraagstellingen vaak gelijk materiaal en gelijke technieken gebruikt. Men ontmoet hier een soms wat verwarrende, maar niettemin stimulerende verstrengeling van oecologische, genetische, systematische en fylogenetische termen, waarbij we dan ook weer over soortsvorming moeten spreken en dus over het soortsbegrip moeten gaan nadenken. Ook de aansluiting tussen het betoog van Bakker en dat van Zadoks over epidemiologie, en waar de genetica herhaaldelijk als praatstofbrug fungeert, springt duidelijk in het oog.

De lezer is door Klomp mild behandeld. Hij heeft de betekenis van het model in de populatiebiologie gedemonstreerd zonder meer van zijn wiskundig bevattingsvermogen te eisen dan strikt noodzakelijk was. Een minderheid die voldoende geschoold is, zal het misschien zelfs te mild hebben gevonden. Maar ook die minderheid zal het gewaardeerd hebben dat op zo heldere wijze het essentiële van modelvorming uiteengezet werd. De grote moeilijkheid met modellen is dat het modellen zijn, dus steeds een benadering van de werkelijkheid, waarbij getracht wordt vereenvoudigingen aan te brengen zonder het wezenlijke van de situatie aan te tasten. Pas achteraf kan blijken in hoeverre men er conclusies uit mag trekken en voorspellingen kan doen. In twee voordrachten is gebleken hoe bijvoorbeeld de logistische kromme de toets van de voortgezette kritiek niet heeft kunnen doorstaan, en waarom er slechts een zeer beperkte descriptieve waarde aan mag worden toegekend.

In laboratoriumproef en wiskundig model vereenvoudigt men de zaak om het geheel hanteerbaar te maken, maar men weet niet van tevoren wat men mag verwaarlozen en wat essentieel is. Naarmate het model of de laboratoriumproef ingewikkelder wordt, benadert men de realiteit steeds meer, maar de uitvoerbaarheid van de proef en de bruikbaarheid van het model nemen met gelijke tred af.

Maar men móét wel met wiskundige modellen werken als men probeert zich te verdiepen in de theorieën van de populatiebiologie. Wolda heeft reeds de controverse tussen de Regulationisten en de Monte-Carlianen uit de doeken gedaan, een controverse waaromheen de discussies in de literatuur en tijdens andere bijeenkomsten tot ongepaste hoogte zijn opgelopen. Ook Bakker verwijst ernaar en geeft als zijn mening dat hier sprake is van een verschil in benadering en dat de kloof zeker niet fundamenteel onoverbrugbaar is.

Naarmate er meer gegevens komen, en er minder gegeneraliseerd wordt, zal het beeld van de factoren die de aantallen individuen in populaties bepalen steeds helderder kunnen worden. Wolda heeft er terecht naar gestreefd de verschillende standpunten zoveel mogelijk objectief uiteen te zetten. Dat is niet gemakkelijk op dit terrein, waar subjectieve interpretatie van de lacunaire gegevens zoveel stimulerende misvattingen kan opleveren.

Populatiebiologie is een deel van de wetenschap van het leven. Binnen die wetenschap is er een gamma van deelspecialismen die op verschillende manieren met elkaar samenhangen. De onderdelen kan men onderscheiden naar object of naar vraagstelling of naar methoden of technieken,

en bij dergelijke indelingen treden vaak allerlei controversen tussen de beoefenaren op. Maar die scheidingen en controversen zijn bezig te verdwijnen. Men vindt oscillografen in anatomische instituten, systematiek wordt met destilleerkolf en rekenmachine bedreven en de determineertabel ligt op de werktafel van de experimentator. Deze technische verschijnselen zijn symptomen van veranderende vraagstellingen, van gecombineerde benaderingswijzen.

Elk van de specialisten is bezig met een klein brokstukje van het leven te bestuderen, en kan weten dat de fundamentele vragen overal hetzelfde zijn. In de eerste plaats willen wij weten hoe ons object is gestructureerd. Als we genoeg van de structuur weten, kunnen we ook gaan vragen hoe het object functioneert. De bioloog heeft dan nog de vragen die specifiek zijn voor zijn vak: de historische (hoe is het zo geworden) en de teleologische (waartoe dient het).

De meest gereede eenheid voor onderzoek blijft het individu, en op dat niveau van integratie zijn de algemeen geformuleerde vragen relevant.

Bij verregaande analyse vervaagt het onderscheid tussen vorm en functie steeds meer omdat de gebondenheid van de functie aan de vorm steeds duidelijker wordt. Voor de ervaren biochemicus zijn de structuur van een molecuul en de rol die dat molecuul in een proces kan spelen eigenlijk identiek al kan hij natuurlijk wel de structuur beschrijven zonder over de fysiologische betekenis van dat molecuul te spreken. De vraag waartoe een bepaalde structuur dient is alleen maar te stellen als het organisme als geheel wordt beschouwd, en dan krijgen alle biochemische details pas hun zin.

De populatiebioloog heeft reeds met de vraag van de structuur grote moeite en menigeen heeft het nooit verder gebracht dan die structuur als een statisch gegeven te beschrijven. Maar de kennis van de dynamica en de factoren die daar een rol bij spelen zijn essentieel, want de populatie is een voortdurend veranderende structuur. Het 'Panta rhei' is voor de oecoloog niet een vage aanduiding van een filosofische ongewisheid, maar ook nu nog de grondslag van zijn begrip van de levende natuur.

De moleculaire biologie heeft schitterende resultaten behaald bij de ontcijfering van de genetische code. Deze biochemische code, waarin alle informatie voor de ontwikkeling van de individuele organismen is vastgelegd, wordt door het proces van de natuurlijke selectie in de populaties van deze individuen beproefd, gewogen, en voorlopig zwaar genoeg dan wel nu reeds te licht bevonden. Alle leven dat nu bestaat, en dat bestaan heeft in al zijn veelvormigheid en rijkdom, is mede gevormd door het

milieu in het selectieproces dat aangrijpt op de individuele fenotypen, maar uiteindelijk veranderingen in de genetische samenstelling van populaties bewerkstelligt. Hierin ligt het fundamentele verband tussen moleculaire biologie en populatiebiologie.

Alleen als men de totaliteit van de biosfeer tracht te doorgronden kan men de waarde van elk detail begrijpen en kan men ook de betekenis van de biologie en in het bijzonder van de populatiebiologie begrijpen. Want de verwaarlozing van de eenvoudigste principes van de populatiebiologie is mede oorzaak van het meest dreigende probleem van de mens, de hongersnood, en van het geleidelijk onbewoonbaar worden van de aarde als gevolg van de ondermijning van de basis waarop leven, waard om geleefd te worden, mogelijk is.

De mens is een soort die in vele opzichten verschilt van andere soorten. Maar in enkele fundamentele dingen wijkt hij daarvan niet af. Zo moet hij bijvoorbeeld een plaats hebben om in te leven, hij moet voedsel hebben om te blijven leven, en de frequentie van contacten met andere exemplaren van de eigen soort heeft een bepaalde optimum-waarde. Wie deze fundamentele biologische bestaansvoorwaarden verwaarloost, verwaarloost zaken, essentieel voor het mens zijn, en zonder welke de cultuur, die de Boroboedoer, de Nachtwacht of de balladen van Chopin voort heeft gebracht niet kan blijven bestaan.

De biologen hebben de verantwoordelijkheid dit aan hun medemensen duidelijk te maken. Het is te hopen dat zij verstaan worden voor dat het te laat is.

Literatuur

Variaties in aantallen dieren in natuurlijke populaties (Dr. H. Wolda)

- | | | |
|------------------------------------|------|---|
| Adlerz, G. | 1902 | Periodische Massenvermehrung als Evolutionsfaktor. <i>Biol. Centralbl.</i> 22, 108-119. |
| Andrewartha, H. G. and L. C. Birch | 1954 | The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago. |
| Auer, Ch. | 1961 | Ergebnisse zwölfjähriger quantitativer Untersuchungen der Populationsbewegung des grauen Lärchenwicklers <i>Zeiraphera griseana</i> Hb. (= <i>diniana</i> Guenée) im Oberengadin (1949/1960). <i>Mitt. Schweiz. Anst. für das forstl. Versuchsw.</i> 37, 175-263. |
| Baltensweiler, W. | 1964 | <i>Zeiraphera griseana</i> Hübner (Lepidoptera, Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles. <i>The Canad. Ent.</i> 96, 792-800. |
| Carrick, R. | 1963 | Ecological significance of territory in the Australian magpie <i>Gymnorhina tibicen</i> . <i>Proc. 13th Intern. Congr. Ornith.</i> , 740-753. |
| Chitty, D. | 1960 | Population processes in the vole and their relevance to general theory. <i>Canad. J. Zool.</i> 38, 99-113. |
| Chitty, D. | 1964 | Animal number and behaviour. Longmans Canada Ltd., Toronto. |
| Chitty, D. | 1965 | Qualitative changes within fluctuating populations, including genetic variability. <i>Proc. 13th. Intern. Congr. Ent.</i> , 384-386. |
| Elton, C. | 1942 | Voles, mice and lemmings. Clarendon Press, Oxford. |
| Ford, H. D. and E. B. Ford | 1930 | Fluctuations in numbers, and its influence on variation in <i>Melitaea aurinia</i> Rott. (Lepidoptera). <i>Trans. Entomol. Soc. London</i> 78, 345-351. |
| Hewitt, O. H. | 1954 | A symposium on cycles in animal populations. <i>J. Wildl. Management</i> 18, 1-112. |
| Klomp, H. | 1962 | The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations. <i>Arch. Néerl. Zool.</i> 15, 68-109. |

- Klomp, H. 1966 The dynamics of a field population of the pine looper *Bupalus piniarius* (Lep. Geom.). *Advances in Ecological Research* 3, 207-305.
- Kluyver, H. 1951 The population ecology of the great tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 39, 1-135.
- Krebs, Ch. J. 1964 The lemming cycle at Baker Lake, Northern Territories, during 1959-1962. Arctic Inst. of N. America, techn. paper no. 15.
- Lack, D. 1966 Population studies of birds. Clarendon Press, Oxford.
- Laux, W. and J. M. Franz 1962 Über das Auftreten von Individualunterschiede beim Ringelspinner *Malacosoma neustria* L. *Z. angew. Entomol.* 50, 105-109.
- Morris, R. F. 1959 Single factor analysis in population dynamics. *Ecology* 40, 580.
- Morris, R. F. 1963 The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Mem. Ent. Soc. Canada* 31, 1-322.
- Nicholson, A. J. 1933 The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2, 132-178.
- Nicholson, A. J. 1954 An outline of the dynamics of animal populations. *Austr. J. Zool.* 2, 9-65.
- Tinbergen, L. 1960 The dynamics of insect and bird populations in pine woods. *Arch. Néerl. Zool.* 13, 259-343.
- Watson, A. 1965 A population study of the ptarmigan (*Lagopus mutus*) in Scotland. *J. Anim. Ecol.* 34, 145-172.
- Wellington, W. G. 1960 Qualitative changes in natural populations during changes in abundance. *Canad. J. Zool.* 38, 289-314.
- Wellington, W. G. 1965 Some material influences on progeny quality in the western tent caterpillar, *Malacosoma pluviale* (Dyar). *Canad. Ent.* 97, 1-14.
- Wolda, H. 1967 The effect of temperature on reproduction in some morphs of the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.) *Evolution*, 21, 117-129.

Experimenten en modellen in de populatie-dynamiek (Prof. Dr. H. Klomp)

- Andrewartha, H. G. and L. C. Birch 1954 The distribution and abundance of animals. The Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Bartlett, M. S. 1957 On theoretical models for competitive and predatory biological systems. *Biometrika* 44, 27-42.
- Cockerell, T. D. A. 1934 Mimicry among insects. *Nature* 133, 329-330.

- Croin Michielsen, N. 1966 Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. *Arch. Néerl. Zool.* 17, 73-174.
- Gause, G. F. 1934 The struggle for existence. Williams and Wilkins Comp., Baltimore.
- Holling, C. S. 1959 The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the european pine sawfly. *Can. Ent.* 91, 293-320.
- Holling, C. S. 1965 The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs Ent. Soc. Can.* 45, 1-60.
- Huffaker, C. B. 1958 Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27, 343-383.
- Kluyver, H. N. 1951 The population ecology of the great tit, *Parus m. major*. *Ardea* 39, 1-135.
- Kluyver, H. N. 1966 Regulation of a bird population. The Ostrich Suppl. 6, Proc. 2nd. Pan-African Orn. Congr. 1964, 389-396.
- Nicholson, A. J. 1933 The balance of animal populations. *J. anim. Ecol.* 2, 132-178.
- Pearl, R. 1925 The biology of population growth. London.
- Pearl, R. 1927 The growth of populations. *Quart. Rev. Biol.* 2, 532-548.
- Solomon, M. E. 1949 The natural control of animal populations-*J. anim. Ecol.* 18, 1-35.
- Tinbergen, L. 1960 The natural control of insects in pine woods I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Arch. Neerl. Zool.* 13, 265-336.
- Tinbergen, L. and H. Klomp 1960 The natural control of insects in pine woods II. Conditions for damping of Nicholson oscillations in parasite-host systems. *Arch. Néerl. Zool.* 13, 344-379.
- Volterra, V. 1931 Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In: R. N. Chapman, *Animal Ecology*. McGraw-Hill Book Comp., New York.
- Watt, K. E. F. 1962 Use of mathematics in population ecology. *Ann. Rev. Ent.* 7, 243-260.

Epidemieën als populatiebiologisch verschijnsel
(Dr. J. C. Zadoks)

- | | | |
|--|------|--|
| Anonymus | 1966 | Epidemic hysteria. <i>Brit. Medic. J.</i> 5525, Vol.2 1280. |
| Bailey, N. T. J. | 1957 | The mathematical theory of epidemics. Griffin & Co., London. |
| Bolas, B. D. and
F. Y. Henderson | 1928 | The effect of increased atmospheric carbon dioxide on the growth of plants. I. <i>Ann. Bot.</i> 42, 509-523. |
| Brown, R. and
D. Broadbent | 1950 | The development of cells in the growing zones of the root. <i>J. Exp. Bot.</i> 1, 249-263. |
| Corsten, L. C. A. | 1964 | Een kwantitatieve beschrijving van de ontwikkeling van een schimmelpopulatie. Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen, 64-15, 1-7. |
| Gale, A. H. | 1959 | Epidemic diseases. Pelican Books A 456, Penguin Books, England. |
| Gäumann, E. | 1945 | Pflanzliche Infektionslehre. Birkhäuser, Basel. |
| Goffman, W. | 1966 | Mathematical approach to the spread of scientific ideas - the history of mast cell research. <i>Nature, Lond.</i> 212, 449-452. |
| Goffman, W. and
V. A. Newill | 1964 | Generalization of epidemic theory, an application to the transmission of ideas. <i>Nature, Lond.</i> 204, 225-228. |
| Gregory, F. C. | 1921 | Studies in the energy relations of plants. I. The increase in area of leaves and leaf surface of <i>Cucumis sativus</i> . <i>Ann. Bot.</i> 35, 93-123. |
| Klomp, H., M. A. J. van
Montfort and P. M. L.
Tammes | 1964 | Sexual reproduction and underpopulation. <i>Arch. Néerl. Zool.</i> 16, 105-110. |
| Malthus, T. R. | 1798 | An essay on the principle of population, etc. (Anon.), London. |
| May, K. O. | 1966 | Quantitative growth of mathematical literature. <i>Science</i> 154, 1672-1673. |
| McEvedy, C. P.,
A. Griffith and
T. Hall | 1966 | Two school epidemics. <i>Brit. Medic. J.</i> 5525, Vol. 2, 1300-1302. |
| Moss, P. D. and
C. P. McEvedy | 1966 | An epidemic of overbreathing among school-girls. <i>Brit. Medic. J.</i> 5525, Vol. 2, 1295-1300. |
| Oliveira, A. L. Bran-
quinho d' | 1964 | Evolução paralela das plantas e das doenças que as afectam nos seus centros de origem. Ramos, Lisboa. |

- | | | |
|---|------|---|
| Peace, T. R. | 1962 | Pathology of trees and shrubs. Clarendon Press, Oxford. |
| Person, C. | 1966 | Genetic polymorphism in parasitic systems. <i>Nature, Lond.</i> 212, 266-267. |
| Plank, J. E. van der | 1960 | Analysis of Epidemics, in: J. G. Horsfall and A. E. Dimond, Plant Pathology III. Academic Press, New York. |
| Plank, J. E. van der | 1963 | Plant diseases: Epidemics and control. Academic Press, New York. |
| Plank, J. E. van der | 1965 | Dynamics of epidemics of plant disease. <i>Science</i> 147, 120-124. |
| Wahl, I., A. Dinoor, J. Halperin and S. Schreiter | 1960 | The effect of <i>Rhamnus palaestina</i> on the origin and persistence of oat crown rust races. <i>Phytopathology</i> 50, 562-567. |
| Yule, G. U. | 1925 | The growth of population and the factors which control it. <i>J. Roy. Statist. Soc.</i> 88, 1-58. |
| Zadoks, J. C. | 1959 | Het gele-roestonderzoek in 1959. <i>Tienjarenplan voor graanonderzoek. Wageningen</i> , 6, 139-150. |
| Zadoks, J. C. | 1961 | Yellow rust on wheat, studies in epidemiology and physiologic specialization. <i>Tijdschr. Pl. ziekten</i> 67, 69-256. |
| Zadoks, J. C. | 1963 | The effect of mixtures of resistant and susceptible varieties on the increase of yellow rust in wheat. Samenvatting N.A.T.O. "Advanced Study Institute" "Epidemiology and biometeorology of fungal diseases of plants". Pau, France (gestencild). |
| Zadoks, J. C. | 1967 | International dispersal of fungi. <i>Neth. J. Pl. Path.</i> 73, Supp. 1, 61-80. |
| Zinsser, H. | 1935 | Rats, lice and history. George Routledge & Sons, London. |

Individu en populatie bij plant en dier
(Dr. W. H. van Dobben)

- | | | |
|--------------------|------|--|
| Aljochin, W. W. | 1924 | Was ist eine Pflanzengesellschaft? (Moskau 1924 u. 1928). Uit het Russisch door Selma Ruoff in Beih. Repert. nov. Spec. Regn. veg. 37. Berlin-Dahlem 1926. |
| Bakker, K. | 1965 | Over de betekenis van concurrentie bij dieren. Openbare les, Leiden. |
| Braun-Blanquet, J. | 1964 | Pflanzensoziologie. 3e dr., Wenen. |

- Brouwer, R. 1966 In: De Groene Aarde. Aula-reeks, Prisma-boeken, Utrecht.
- Bruinsma, J. 1965 Analysis of growth, development and yield in a spacing experiment with winter rye. *Neth. J. Agric. Sci.* 14, 198-214.
- Dobben, W. H. van 1962 Influence of temperature and light conditions on dry matter distribution, development rate and yield in arable crops. *Neth. J. Agric. Sci.* 10, 377-389.
- Dobben, W. H. van 1965 Systems of management of cereals for improved yield and quality. The growth of cereals and grasses. Univ. of Nottingham, p. 320-334.
- Ennik, G. C., J. Kort and C. F. van de Bund 1965 The clover cyst nematode as the probable cause of death of white clover in a sward. *J. Br. Grassl. Soc.* 20, 258-262.
- Eygenraam, J. A. 1963 Het sociale leven van edelherten. *Lutra* 5, 1-8.
- Granström, B. 1962 Studien över ogräs i vårsådda gröder. Statens Jordbruksförsök Med., Uppsala, 130.
- Harper, J. L. 1960 Factors controlling plant numbers. The biology of weeds. *Br. Ecol. Soc. Symp.*, Oxford, p. 119-132.
- Holmsgaard, E. 1966 Grænsens vækst, jordbundsdannelse og sundhed i 1. og 2. generation. *Kungl. Skogs och Lantbruks akademien Tidskr.* 105, 67-99.
- Kershaw, K. A. 1964 Quantitative and dynamic ecology. Arnold Ltd., London
- Knight-Jones, E. W. and J. Moyse 1961 Intraspecific competition in sedentary marine animals. *Symposia S.E.B.* 15, p. 72-95.
- Leeuwen, C. G. van 1966 A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* 15, 25-46.
- Levick, G. M. 1915 Antarctic Pinguins. A study of their social habits. London.
- Li, C. C. 1955 Population Genetics. Chicago.
- Lorenz, K. 1931 Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. *J. f. Orn.* 79.
- Mather, K. 1961 Competition and cooperation. Mechanisms in biological competition. *Symp. S.E.B.* 15, p. 264-275.
- Muller, C. H. 1961 The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bull. Torrey Bot. Club* 93, 332-351.
- Ritter, W. E. 1938 The Californian woodpecker and I.
- Shorten, M. 1946 A survey of the distribution of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) and the

- British red squirrel (*Sciurus vulgaris leucourus*) in England and Wales. *J. An. Ecol.* 15, 82-92.
- Sonneveld, A. en A. Evers 1955 Hebben de laat bloeiende en sterk stoelende typen van onze weidegrassen een geringere neiging tot vegetatieve voortplanting? Verslag CIL0 over 1954, p. 101-108.
- Stoutjesdijk, P. 1959 Heaths and inland dunes of the Veluwe. *Wentia* 2, 1-96.
- Stresemann, E. 1927-'34 Aves. In: *Handbuch der Zoologie* (W. Kilikenthal) VII, 2.
- Tansly, A. G. 1949 The British Islands and their vegetation. Cambridge.
- Watt, A. S. 1947 Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 52, suppl. 35, 1-22.
- Watt, A. S. 1964 The community and the individual. *J. Ecol.* 52, suppl.
- Weaver, J. E. and F. E. Clements 1938 Plant ecology. McGraw-Hill, New York-London.
- Westhoff, V. 1965 Plantengemeenschappen. Uit de plantenwereld. Palladium-reeks, p. 288-349.
- Wilson, E. A. 1907 National Antarctic Expedition 1901-4, II, Zoology. London.
- Wit, C. T. de 1960 On competition. Versl. Landbouwk. Onderz. 66. 8, Wageningen.
- Wit, C. T. de en J. P. van den Bergh 1965 Competition between herbage plants. *Neth. J. Agric. Sci.* 13, 212-221.
- Wit, C. T., P. G. Tow and G. C. Ennik 1966 Competition between legumes and grasses. Versl. Landbouwk. Onderz. 687, Wageningen.
- Wynne-Edwards, V. C. 1962 Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh and London.

Populatiegenetica

(Dr. Ir. J. H. van der Veen)

- Allard, R. W. 1960 Principles of plant breeding. John Wiley, New York/London.
- Chetverikov, S. S. 1926 On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. Engelse vertaling (1961) in *Proc. Amer. Philos. Soc.* 105, 167-195.
- Dobzhansky, Th. 1951* Genetics and the origin of species. 3rd ed. Columbia University Press, New York.
- Dorst, J. C. 1959 Plantenveredeling en evolutie. In: Evolutie

(symposium Amsterdam): 76-93. Aula Boeken Het Spectrum, Utrecht/Antwerpen.

- | | | |
|-------------------|-------|--|
| Fisher, R. A. | 1930 | The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford. 2nd rev. ed. (1958). Dover Publications, New York. |
| Ford, E. B. | 1964 | Ecological genetics. Methuen, London. |
| Ford, E. B. | 1965* | Genetic polymorphism. Faber and Faber, London. |
| Haldane, J. B. S. | 1932 | The causes of evolution. Longmans Green, London. |
| Kimura, M. | 1964 | Diffusion models in population genetics. Suppl. Rev. Series Applied Probability, Vol. 2. Methuen, London. |
| Lewontin, R. C. | 1963 | The role of linkage in natural selection. In: Genetics Today (Proc. XIth Int. Congr. Genetics: Ed. S. J. Geerts), 517-525. |
| Li, C. C. | 1955 | Population genetics. Univ. Chicago Press, Chicago. |
| Malécot, G. | 1948 | Les mathématiques de l'hérédité. Masson, Paris. |
| Mayo, O. | 1966 | On the problem of self-incompatibility alleles. <i>Biometrics</i> 22, 111-120. |
| Mayr, E. | 1963* | Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. |
| Mayr, E. | 1965 | Evolution at the species level. Proc. 16th. Int. Congr. Zool. Vol. 6 (Ideas in modern biology), 315-325. |
| Ruiter, L. de | 1959 | Metingen van selectie in de natuur. In: Evolutie (symposium Amsterdam), 56-75. Aula-Boeken, Het Spectrum, Utrecht/Antwerpen. |
| Searle, A. G. | 1959 | A study of variation in Singapore cats. <i>J. Genetics</i> 56, 111-126. |
| Sheppard, P. M. | 1958* | Natural selection and heredity. Hutchinson, London. |
| Sheppard, P. M. | 1959 | Blood groups and natural selection. <i>Brit. Med. Bull.</i> 15, 134-139. |
| Spiess, E. B. | 1962* | Papers on animal population genetics. Little, Brown and Cy., Boston/Toronto. |
| Wright, S. | 1931 | Evolution in Mendelian populations. <i>Genetics</i> 16, 97-159. |

* Is in het artikel niet naar verwezen.

Genetische variatie en selectie in populaties
(Dr. W. Scharloo)

- | | | |
|---|------|---|
| Allison, A. C. | 1956 | Aspects of polymorphism in man. <i>Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.</i> 20, 239-255. |
| Clayton, G. A. ,
J. A. Morris and
A. Robertson | 1957 | An experimental check on quantitative genetical theory. I. Short term responses to selection. <i>J. Genet.</i> 55, 131-151. |
| Crow, J. F. | 1958 | Some possibilities for measuring selection-intensities in man. <i>Am. J. Human Genet.</i> 13, 137-150. |
| Da Cunha, A.,
L. E. de Magelhaes,
J. S. Toledo and
H. M. L. de Souza | 1966 | On the origin of new lethal chromosomes and its rate in laboratory populations of <i>Drosophila willistoni</i> . <i>Mutation Research</i> 3, 458-460. |
| Falconer, D. S. | 1960 | Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd, Edingburgh. |
| Ford, E. B. | 1964 | Ecological genetics. Allen and Unwin, London. |
| Glass, B. | 1957 | In pursuit of a gene. <i>Science</i> 126, 683-689. |
| Haldane, J. B. S. | 1954 | The biochemistry of genetics. Allen and Unwin, London. |
| Ingram, V. M. | 1961 | Gene evolution and the haemoglobins. <i>Nature</i> 189, 704-708. |
| Knight, G. R.,
A. Robertson and
C. H. Waddington | 1956 | Selection for sexual isolation within a species. <i>Evolution</i> 10, 14-22. |
| Lewontin, R. C. and
J. L. Hubby | 1966 | A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of <i>Drosophila pseudoobscura</i> . <i>Genetics</i> 54, 595-609. |
| Mather, K. | 1953 | The genetical structure of populations. <i>Symp. Soc. Exp. Biol.</i> 7, 66-95. |
| Mather, K. | 1955 | Polymorphism as an outcome of disruptive selection. <i>Evolution</i> 9, 52-61. |
| Mayr, E. | 1954 | Change of genetic environment and evolution. In J. Huxley (ed.), <i>Evolution as a process</i> . Allen and Unwin, London. |
| Mayr, E. | 1963 | Animal species and evolution. Belknap Press, Harvard. |
| Robertson, A. | 1956 | Selection in animals: synthesis. <i>Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.</i> 20, 225-229. |
| Robertson, A. | 1966 | Artificial selection in plants and animals. <i>Proc. Roy. Soc. B.</i> 164, 341-350. |

- Robertson, F. W. 1956 Selection response and the properties of genetic variation. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20, 166-177.
- Robertson, F. W. 1957a Studies in quantitative inheritance. X. Genetic variation of ovary size in *Drosophila*. *J. Genet.* 55, 410-427.
- Robertson, F. W. 1957b Studies in quantitative inheritance. XI. Genetic and environmental correlation between bodysize and eggproduction in *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.* 55, 428-443.
- Robertson, F. W. 1966 A test of sexual isolation in *Drosophila*. *Genet. Res.* 8, 181-187.
- Robertson, F. W. and E. C. R. Reeve 1952 Heterozygosity, environmental variation and heterosis. *Nature* 170, 286.
- Scharloo, W. 1964 Mutant expression and canalization. *Nature* 203: 1095-1096.
- Scharloo, W. 1965 Stabiliserende en disruptieve selectie. *Genen en Phaenen* 10: 8-23.
- Scharloo, W. 1967 Disruptive selection on sternopleural chaetae number in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.* 9, 115-118.
- Scharloo, W. 1967 Disruptive and stabilizing selection on a mutant character. I. The phenotypic variance and its components. *Genetics* 56: 709-726.
- Scharloo, W. 1966 Patternformation and canalization. *Genen en Phaenen* 11, 1-15.
- Scharloo, W. M. S. Hoogmoed and A. ter Kuile
- Schmalhausen, I. I. 1949 Factors of evolution. Blackiston Co., Philadelphia.
- Sheppard, P. M. 1958 Natural selection and heredity. Hutchinson, London.
- Thoday, J. M. 1965 Effects of selection for genetical diversity. *Genetics Today. Proc. XIth Int. Cong. Genet.* 3, 533-552.
- Thoday, J. M. and J. B. Gibson 1962 Isolation by disruptive selection. *Nature* 193, 1164-1166.
- Waddington, C. H. 1957 The strategy of the genes. Allen and Unwin, London.
- Waddington, C. H. 1961 Evolutionary adaptation. In S. Tax (ed.), The evolution of life. University of Chicago Press, Chicago.
- Waddington, C. H. and E. Robertson 1961 Selection for developmental canalization. *Genet. Res.* 7, 303-312.
- Wallace, B. 1954 Genetic divergence of isolated populations of

Drosophila melanogaster. Proc. 9th Int. Cong. Genet. II, 761-764.

- Wallace, B. 1958 The average effect of radiation induced mutations on viability in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 12, 532-556.

Natuurlijke selectie en oecologie (Dr. K. Bakker)

- Andrewartha, H. G. and L. C. Birch 1954 The distribution and abundance of animals. Chicago University Press.
- Bakker, K. 1964 Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies. *Z. angew. Entom.* 53, 187-208.
- Bakker, K. 1965 Over de betekenis van concurrentie bij dieren. Openbare les, Leiden.
- Dobzhansky, Th. 1951 Genetics and the origin of species. Columbia University Press.
- Ebling, F. J., J. A. Kitching, L. Muntz and C. M. Taylor 1964 The ecology of Lough Ine. XIII. Experimental observations of the destruction of *Mytilus edulis* and *Nucella lapillus* by crabs. *J. anim. Ecol.* 33, 73-82.
- Fenner, F. and F. N. Ratcliffe 1965 Myxomatosis. Cambridge University Press.
- Haldane, J. B. S. 1954 The measurement of natural selection. *Caryologia* 6 (Suppl.), 480-487.
- Kitching, J. A., L. Muntz and F. J. Ebling 1966 The ecology of Lough Ine. XV. The ecological significance of shell and body forms in *Nucella*. *J. anim. Ecol.* 35, 113-126.
- Klomp, H. 1961 The concepts 'similar ecology' and 'competition' in animal ecology. *Arch. Néerl. Zool.* 14, 90-102.
- Lack, D. 1954 The evolution of reproductive rates. In: Evolution as a process, ed. by J. Huxley c.s. p. 143-156. Allen and Unwin, London.
- Lack, D. 1966 Population studies of birds. Oxford University Press.
- Lerner, I. M. 1958 The genetic basis of selection. John Wiley, New York.
- Lorenz, K. 1965 Over agressie bij dier en mens (vert. D. Hillenius). Ploegsma, Amsterdam.
- Mayr, E. 1963 Animal species and evolution. Belknap Press, Harvard University Press.

- Nicholson, A. J. 1957 The self-adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22, 153-173.
- Nicholson, A. J. 1960 The role of population dynamics in natural selection. In: *Evolution after Darwin. I. The evolution of life*, ed. by Sol Tax: 477-521. Chicago University Press.
- Robson, G. C. and O. W. Richards 1936 The variation of animals in nature. Longmans, London (geciteerd uit Sheppard l.c.).
- Sheppard, P. M. 1958 Natural selection and heredity. Hutchinson University Library, London.
- Staiger, H. 1954 Der Chromosomendimorphismus beim Prosobranchier *Purpura lapillus* in Beziehung zur Ökologie der Art. *Chromosoma* 6, 419-478.
- Williams, G. C. 1966 Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press.

Soort en populatie in het plantenrijk
(Dr. Ch^e H. Andreas)

- Anderson, E. 1949 Introgressive hybridization. Wiley and Sons, New York; Chapman and Hall, London.
- Anderson, E. 1953 Introgressive hybridization. *Biol. Rev.* 28: 280-307.
- Baldwin, J. T. 1941 Galax: the genus and its chromosomes. *Heredity* 32, 249-254.
- Clausen, J., D. D. Keck and W. M. Hiesey 1940 Experimental studies on the nature of species, I. Carnegie Inst. of Washington Publ. 520.
- Clausen, J., D. D. Keck and W. M. Hiesey 1941 Experimental Taxonomy. Carnegie Inst. of Washington Year Book No. 40, 160-170.
- Danser, B. H., 1929 Über die Begriffe Komparium, Kommiskuum und Konvivium und über die Entstehungsweise der Konviven. *Genetica* 11: 399-450.
- Danser, B. H. 1950 A theory of systematics. *Bibl. Bioth. ser. D, IV* 3, 117-180.
- Davis, P. H. and V. H. Heywood 1963 Principles of angiosperm taxonomy. Oliver and Boyd, Edinburgh and London.
- Dobzhansky, Th. 1950 Mendelian populations and their evolution. *Amer. Nat.* 84: 401-418.
- Dobzhansky, Th. 1951 Genetics and the origin of species. 3rd, rev. ed. Columbia Univ. Press, New York.

- | | | |
|---|------|---|
| Gilmour, J. S. L. | 1960 | The deme terminology. <i>Rep. Scottish Pl. Breeding Stat.</i> 99-105. |
| Gilmour, J. S. L. and J. W. Gregor | 1939 | Demes: a suggested new terminology. <i>Nature</i> 144, 333. |
| Gilmour, J. S. L. and J. Heslop-Harrison | 1954 | The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. <i>Genetica</i> 27, 147-161. |
| Grant, V. | 1966 | The origin of a new species of <i>Gilia</i> in a hybridization experiment. <i>Genetics</i> 54, 1189-1199. |
| Hawkes, J. G. (ed.) | 1965 | Reproductive biology and taxonomy of vascular plants. Pergamon Press, Oxford. |
| Heslop-Harrison, J. | 1964 | New concepts in flowering plant taxonomy. (reprint). Heinemann, London. |
| Huxley, J. S. | 1938 | Clines: an auxiliary taxonomic principle. <i>Nature</i> 142, 219-220. |
| Huxley, J. S. | 1948 | Evolution. 5th ed. Bradford and Dickens, London. |
| Kliphuis, E.
Th. W. J. Gadella and
E. P. Dorrat-Haaksma | 1965 | Chromosome numbers of <i>Parnassia palustri</i> L. in the Netherlands. <i>Acta Bot. Neerl.</i> 14, 242-244. |
| Löve, A. | 1951 | Taxonomical evaluation of polyploids. <i>Caryologia</i> 3, 263-284. |
| Löve, A. and D. Löve | 1961 | Chromosome numbers of central and north-west european plant species. <i>Opera Bot. (Lund)</i> 5, 1-15. |
| Marsden-Jones, E. M.
and W. B. Turrill | 1945 | Reports transplant experiments of the Brit. Ecol. Soc. at Potterne, Wilts. <i>Jn. Ecol.</i> 33, 57-81. |
| Mayr, E. (ed.) | 1957 | The species problem. Sym. Amer. Ass. Adv. Sci. 50, Washington D.C. |
| Stebbins, jr., G. L. | 1950 | Variation and Evolution in Plants. London; Cumberlege, Oxf. Univ. Press. |
| Turesson, G. | 1929 | Zur Natur und Begrenzung der Arteinheiten. <i>Hereditas</i> 12, 323-334. |

Populatie en soort in de diersystematiek
(Prof. Dr. K. H. Voous)

- | | | |
|--------------------------------|------|---|
| Bourne, W. R. P. and J. Warham | 1966 | Geographical variation in the Giant Petrels of the genus <i>Macronectes</i> . <i>Ardea</i> 54, 45-67. |
| Fleming, C. A. | 1941 | The phylogeny of prions. <i>Emu</i> 41, 134-155. |
| Galbraith, I. C. J. | 1956 | Variation, relationships and evolution in the <i>Pachycephala pectoralis</i> superspecies (Aves, |

- Muscicapidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.* 4, 133-222.
- Huxley, J. S. 1939 Clines: an auxiliary method in taxonomy. *Bijdr. Dierk.* 27, 491-520.
- Kluyver, H. N. 1951 The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 39, 1-135.
- Löhrl, H. 1961 Vergleichende Studien über Brutbiologie und Verhalten der Kleiber *Sitta whiteheadi* Sharpe und *Sitta canadensis* L. II. *Journ. f. Orn.* 102: 111-132.
- Lorkovič, Z. 1951 L'accouplement artificiel chez les Lépidoptères et son application dans les recherches sur la fonction de l'appareil génital des insectes. *Trans. Ninth. Int. Entom. Cong. (Amsterdam)* 1: 223-224.
- Mayr, E. 1942 Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. 1963 Animal species and evolution. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E. 1965 Avifauna: Turnover on islands. *Science* 150 (3703), 1587-1588.
- Perdeck, A. C. 1957 The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Thunb. and *C. biguttulus* L.). *Behaviour* 12.
- Smith, N. G. 1966 Evolution of arctic gulls (*Larus*): an experimental study of isolating mechanisms. *Ornith. Monogr.* 4.
- Voous, K. H. 1949 Het soortbegrip in de zoogeographie. *Biol. Jaarb. Dodonaea* 16, 157-167.
- Voous, K. H. 1953 The geographical variation of the Jay (*Garrulus glandarius*) in Europe: a study on individual and clinal variation. *Beaufortia* 2: 1-41.
- Voous, K. H. 1960 Atlas van de Europese vogels. Elsevier, Amsterdam.
- Voous, K. H. 1962 Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Paul Parey, Hamburg-Berlin.
- Voous, K. H. and J. G. van Marle 1953 The distributional history of the Nuthatch, *Sitta europaea* L. *Ardea* 41, extra nr.
- Voous, K. H. and H. A. W. Payne 1965 The grebes of Madagascar. *Ardea* 53, 9-31.

Register

- Aantalsfluctuaties 49
 Aantalsniveau 12
 Aantalsschommelingen 12
 Aardnoot (*Arachis*) 94
Acantholyda (bladwesp) 26, 28
Acrocephalus spp. 204
 Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) 106
Agrostis 107
 Akelei (*Aquilegia*) 183
 Albinisme 117
Alisma (Waterweegbree) 183
 Allelen
 – iso 127
 ALLEN
 – verschijnsel van 197
 Allopatrie 183
 Alpenseeuwhoen (*Lagopus mutus*) 16, 18
Anas spp. 208
 ANDREWARTHA en BIRCH
 – hypothese van 20, 30 e.v.
 Anthocyaanlocus 112
Anirrhinum spp. (Lecuwebek) 183
Aquilegia (Akelei) 183
Arachis (aardnoot) 94
 Architectuur
 – genetische 139
 Arealen
 – disjunctie van 198
 – secundair-continue 199
 Assimilatie
 – genetische 136
Austroicetes cruciata (sprinkhaan) 30
Avena fatua (wilde haver) 92
Balaena (walvissen) 89
 Balanced load 119
 Bananevlieg 40
 Barrière
 – kruisings 181, 183 e.v.
 Bastaarden 204
 – fertiliteit 182, 209
 – steriliteit 182
 Bastaardering
 – actuele 179
 – introgressieve 200
 – potentiële 179
 Bastaarderingsgrens 177
 Bastaardzone 200
 Belasting
 – evenwichts 131
 – genetische 130
 – mutatie 130
Bellis (madeliefje) 100 e.v.
 Beperkende factoren
 – hypothese van de 20, 22, 27 e.v.
 Berk 106
 BERGMANN
 – regel van 196
 Beuk 102
Bies (*Scirpus* spp.) 91
 Biometrie 108
 Biosystematiek 174 e.v.
 Bladwesp (*Acantholyda*) 26, 28
 Bladwesp (*Neodiprion sertifer*) 52
 Blending inheritance 108
 Bloedgroepen
 – MN 112, 120
 – ABO 120
 Boomklevers (*Sitta canadensis*) 206
 Bosmuur (*Stellaria nemorum*) 183

- Bosrietzanger (*Aerocephalus* spp.) 204
 Buidelwolf (*Thylacinus cynocephalus*) 87
Bupalis piniarius (Dennespanner) 16 e.v., 25, 51

 Cactus
 – schijf (*Opuntia*) 87
Calluna 106
 Camouflagepatroon 171
Carcinus maenas 152
Carduus 100
Carex arenaria (zandzegge) 100
Cepaea nemoralis (tuinslak) 19
 CHITTY
 – hypothese van 21, 23
Choristoneura fumiferana (sparrerups) 18, 30
Chorthippus (sprinkhaan) 204
 Chromosomen
 , garnituur 184
 , portret 184
Ciliata 192
 Cline 196
 Co-adaptatie 132
 Commiscuum 177
 Concurrentie 165 e.v.
 , tussen prooidieren 44
 – voedsel 44
Corvus corone (kraaien) 209
Crepidula 87
Crotophagus (Zuidamerikaanse koe-koek) 88
 cryptic species 185
 Cubitus interruptus
 – dominant 140
 – mutatie 140, 141

Daphnia 81
 DARWIN 175
 – evolutietheorie van 108
 – grondstellingen van 155
 Dauwnetel (*Galeopsis speciosa*) 186
 Deme 188
 Den 106
 – zwarte (*Pinus nigra*) 185

 Dennespanner (*Bupalis piniarius*) 16 e.v., 25, 51
 Denne-uil (*Panolis*) 26, 28, 55
Deschampsia flexuosa (smele) 106
 Dichtheid
 – regulatie 21, 23 e.v.
 , cocon 53
 , predator 45
 , prooi 45
 Differentiatie
 – oecologische 200
 – ethologische 204
Digitalis (vingerhoedskruid) 93, 97, 99
 Dingo 87
 Discontinuïteit
 – morfologische 191
 – typologische 190
 Distels 100
 DNA 129
 Dodaarzen (*Podiceps* spp.) 208
 Dovenetel
 – gevlekte (*Lamium maculatum*) 100, 103
 Drift 124
 – genetic 158
 – random genetic 110, 121, 123
Drosophila 89, 109, 133, 136, 204
 , *melanogaster* 127 e.v., 132 e.v., 139 e.v.
 , *pallidipennis* 207
 , *pseudoobscura* 129, 131, 172
 Duif
 – Amerikaanse trek (*Ectopistes migratorius*) 89
 Duplicatie 134

Ectopistes migratorius (Am. trekduif) 89
 Eekhoorn
 – Amerikaanse grijze 87
 – Engelse 87
 Eend
 – eider 88
 – wilde (*Anas* spp.) 208
Eichhornia (waterhyacint) 87
 Eik 182
 Eilandisolatie 206

- Ekster**
 – Australische (*Gymnorhina tibicen*) 27
Elektroforese 129
Emberiza spp. (gors) 202, 203, 205
Endeem
 – lokaal 184
Enzym
 – iso 129
Eotetranychus sexmaculatus (roofmijt) 49
Epidemiologie 57 e.v.
 – botanische 75
 – medische 75
Erodium cicutarium (Reigersbek) 100
 'Erupt' mutatie 133
Erwten 92
Evenwicht 23 e.v.
Evenwichtsduichtheid 21
Evenwichtsfrequentie 118, 121
Evolutie 11, 126
 , theorie van DARWIN 108
 – micro 110, 175, 186

factors
 – proximate 171
 – ultimate 171
fenylketonurie 118
Festuca ovina (schapegras) 106
Ficedula (vliegenvanger) 205
Fijnspar (*Picea abies*) 106
Fitis 87
fitness 116, 120
Fixatie 122 e.v.
Fluctuaties
 , van populaties 40
 – toevals 110 e.v., 121
Fluctuerend milieu
 – hypothese van het 20, 22, 30 e.v.
Fluctuerende genetische samenstelling 31 e.v.
Fluctuerende populatiesamenstelling 31 e.v.
Fokkerij 111
Fringilla (vinken) 208
Fungi 106
Galax aphylla 187

Galeopsis
 , *pubescens* (Zachte hennepnetel) 186
 , *speciosa* (Dauwnetel) 186
 , *tetrahit* (Hennepnetel) 186
Galium (Walstro) 187
Ganzevoet
 – witte 92
Garullus glandularius (Vlaamse gaai) 195, 196, 197
GAUSE
 – groeimodel van 37
Gene flow 192
Genen
 – additieve effecten 116
 – beweging 192
 – modifierende 127
 , frequentie 112
 , reservoir 199
 , uitwisseling 192
Gene pool 109, 158, 179
Genetica
 – populatie 110 e.v., 155
 , van de mens 111
Genetische differentiatie 203
Genotype 109
 – frequentie 112
Geospiza (vinken) 208
Gewaseffecten 101
Gierzwaluw 160
Gistcellen 37
GLOGER
 – verschijnsel van 197
Gors (*Emberiza* spp.) 202, 203, 205
Gradatie
 – inter 200
Granen 92, 98, 99
Groei
 – logaritmische 77
 – logistische 77
 , kromme 39
 , model van GAUSE 37
 , snelheid 41
 , snelheid (volgens PEARL) 39
Groepsvorming 88 e.v.
Gymnorhina tibicen (Australische ekster) 29

- Haver 83
 - wilde (*Avena fatua*) 92
 Hemoglobine 134
 Hennepnetel (*Galeopsis tetrahit*) 186
 - zachte (*G. pubescens*) 186
Heodes virgaureae (vuurvliinder) 19
Heterodera trifolii 107
 Heterogeniteit van het milieu 135
 Heterosis 135
 Heterozygoteninferioriteit 121, 123
 Heterozygotensuperioriteit 118, 123, 134
 Heterozygotie
 - gebalanceerde 134
Hieracium (muizenoor) 100
 Homeostase
 - genetische 118
 Homoïgamie 114 e.v.
 Hulst (*Ilex aquifolium*) 93
 Hysterie 73
- IJstijd
 - effect van 199
Ilex aquifolium (Hulst) 93
 Infectiesnelheid
 - schijnbare 77
 Infusoriën 47
 Inkruising van resistentie 71
 Inteelt 114
 Interactie
 , van genen 132
 , prooi en predator 49
 - epistatische 110
 Introgressie 181, 182
 Inversie-typen bij *Dros.* 172
 I.Q. 115
 Iris 182
 Isolatie
 , mechanismen 202
 - effect van 199
 - genetische 198
 - geografische 144, 192, 198
- Karekiet (*Actocephalus* spp.) 204
 Kemphaan 198
 Klaver
 - ondergrondse (*Trifolium subterraneum*) 94
 - witte (*T. repens*) 100
 Kleinkruiskruid (*Senecio vulgaris*) 186
 Kleurenblindheid 113
 Koekoek
 - Zuidamerikaanse (*Crotophaga*) 88
 Koekoeksbloem 182
 Kolonievorming 89
 Kolonisatie 134
 - actieve 198, 200 e.v.
 - dubbele 208
 - her- 208
 Konijn 168
 Koppeling 110, 114, 145
 Kraaien (*Corvus corone*) 209
 Krab 152
 Kruisingssteriliteit 204
- Lagopus mutus* (Alpensneeuwhoen) 16, 18
 LAMARCK
 - theorie van 108
Lamium maculatum (gevlekte dove-netel) 100, 103
 Lapjeskat 113
 Lariksvliinder
 - grijze (*Zeiraphera griseana*) 14, 15
Larus spp. (Meeuw) 88, 203
 Lathyrus 185
 Layia 184
 Leerproces 54
 Leeuwebek (*Antirrhinum* spp.) 183
 Lemming 16, 18
 Letalen
 - synthetische 133
 Lieveheersbeestje 41
 Lijnen
 - zuivere 109
 Lijster (*Tursus* spp.) 202, 203
 - grote (*T. viscivorus*) 87
 Linkage equilibrium 114
 Lisdodde 182
 Load
 - balanced 131
 - genetic 130

- mutational 130
- Locus
- evenwicht 114
- , MN 112
- Logit-lijn 77
- Lolium multiflorum* (Westerwolds raai-gras) 97
- Lucilia cuprina* (vleesvlieg) 162, 163
- luis (*Pediculus humanus*) 57
- Lymantria monacha* (nonvlinder) 19
- , f. *eremita* 20
- Lynx 16
-
- Madeliefje (*Bellis*) 100 e.v.
- Mals 103, 104
- Malacosoma*
- , *neustria* (Ringelrups) 19
- , *pluviale* 32
- Massa-effect 88
- schadelijk 105
- Mating
- assortative 116
- Meeltor 40
- Mees (*Parus*) 51, 204
- kool (*P. major*) 12 e.v., 51 e.v., 54, 87, 192 e.v.
- pimpel 87
- zwarte (*P. ater*) 18
- Meeuw (*Larus* spp.) 88, 203
- Melanerpes* (Californische eikelspecht) 88
- Melanisme
- industrieel 110, 163
- MENDEL
- regels van 108
- Mengcultuur 91
- Mestcelonderzoek 74
- Migratie 110 e.v.
- mechanisme 71
- Mijt 47
- roof (*Eotetranychus sexmaculatus*) 49
- roof (*Typhlodromus occidentalis*) 49
- Milieu
- , componenten 147 e.v.
- fluctuerend 165
- Mimicry 135, 171
-
- Minerale voeding 83 e.v.
- Mobiliteit 70
- Model
- , van NICHOLSON 55
- deterministisch 46, 76 e.v.
- epidemiologisch 58
- logaritmisch 59
- populatie-dynamisch 37
- populatie-genetisch 111
- prooi en predator van VOLTERRA 41 e.v.
- stochastisch 46, 76 e.v.
- Molinia* (pijpestrootje) 106
- Morf 19
- Morfologische differentiatie 202
- Muis (*Peromyscus*) 32
- Muizebosjes 94
- Muizenoor (*Hieracium*) 100
- Mutatie 108, 129, 175
- kunstmatige 109
- spontane 109
- , frequentie 131
- , theorie 109
- Mutational load 119
- muur (*Stellaria media*) 100
- Myxomatose 168 e.v.
-
- Narcissus* 185
- Natuurlijke populatie 11
- Nematoden 106
- Neodiprion sertifer* (bladwesp) 52
- NICHOLSON
- hypothese van 21 e.v.
- model van 55
- vertragings-effect volgens 45
- Nonvlinder (*Lymantria monacha*) 19
- Nucella lapillus* (purperslak) 150 e.v.
- Nucleotidebase 129
-
- oocospesies 177
- Oecologie
- populatie 155
- Oenothera organensis* 124
- Ondersoort 184
- vorming van 199
- Onopordon* 100

- Opuntia* (Schijfcactus) 87
Ouderpopulatie 70
- Paardebloem (*Taraxacum*) 93
Paarvormingsgedrag 209
Pachycephala pectoralis 206
Pachyptila (Stormvogels) 205, 206
Panmixie 112
Panolis (denne-uil) 26, 28, 55
Pantoffeldiertje (*Paramecium aurelia*) 38 e.v.
Papaver 97, 99
Paramecium 47
 aurelia (pantoffeldiertje) 39
Parasieten 40
 model van TINBERGEN 55 e.v.
Paringsgemeenschap 191
Paringsstelsel 111 e.v.
Parnassia
 obtusiflora 185
 palustris 187
Parus (mees) 51, 204
 ater 18
 major 12 e.v., 51 e.v., 54, 87, 192 e.v.
 corsus 194
 major 193, 194
Pathogeen 57 e.v.
 mobiliteit 70
Patroonvorming 95
PEARL
 groeisnelheid volgens 39
Pediculus humanus (luis) 57
Periode
 infectieuze 60
 latente 60
Peromyscus (muis) 32
Pestvogel 198
Phragmites (riet) 100
Picea abies (fijnspar) 106
Pieris (vlinder) 209
Pijlstaart (*Anas* spp.) 208
Pijpestrootje (*Molinia*) 106
Pinguins 88
Pinus nigra (Zwarte den) 185
Plantdichtheid 85
Plantgetal 84 e.v.
Plantaan (*Platanus* spp.) 183, 184
Platanus spp. (Plataan) 183, 184
Plateau 124
Pleiotropie 145
Podiceps (dodaarzen) 208
Polygenen 109
Polymorfie 142 e.v.
 gebalanceerde 152
 industriële 135
 inversie 172
Polymorfie 120
Polyploidie 185 e.v.
Populatie-dynamica 37, 80
Populatie 147, 177 e.v., 191 e.v.
 continue 195 e.v.
 experimentele 37
 groei 37
 hereniging 201
 kosmopolitische 192
 natuurlijke 37
 perifere 125
 stelsel 179
 uitsterven 200
Portunus puber 152
Potentilla glandulosa 185
Predatiedruk 165
Predatie-percentages 44
Predator 40 e.v.
 dichtheid 45
 interactie met prooi 49, 71
 monofage 50
 parasietmodel van TINBERGEN 55 e.v.
 polyfage 50 e.v.
Prooi
 dichtheid 45
 interactie met predator 49
Prooi-predator
 mechanisme 71
 model van VOLTERRA 41, 44 e.v.
 oscillaties 44
Pseudo-epidemie 72 e.v.
Pteridium 107
Pteridium aquilinum (Adelaarsvaren) 106
Purperslak (*Nucella lapillus*) 150 e.v.
Raaigras

- Engels 95
- Westerwolds (*Lolium multiflorum*) 97
- Random mating 112
- Rat (*Rattus norvegicus*) 57
- Rattus norvegicus* (rat) 57
- Recombinatie 109
- Regulatie
 - aantals 161 e.v.
 - dichtheidsafhankelijke 165, 170
 - genetische 71
 - landbouwkundige 71
 - wederkerige 44, 51
 - zelf 51
 - , van populaties 40
- Reigersbek (*Erodium cicutarium*) 100
- Reservoir 57
- Resistentie
 - inkruising 71
- Responsie
 - functionele 44, 52 e.v.
 - numerieke 44, 49, 51
- Rhesus-incompatibiliteit 121
- Rhizopoda* 192
- Rickettsia prowazeki* 57
- Riet (*Phragmites*) 100
- Ringelrups (*Malacosoma neustria*) 19
- Risicofactor 24
- Rogge
 - winter 86
- Roofvijanden 40

- Salvia leucophylla* 106
- Schaduwplanten 87
- Schapegras (*Festuca ovina*) 106
- Schildluis 40, 50
- Scirpus* (Bies) 91
- Scrophulariaceeën 100
- Selectie
 - disruptieve 137, 140 e.v.
 - gerichte 137
 - kunstmatige 108, 111, 124, 127
 - natuurlijke 19, 31, 108, 111, 126, 130, 140, 155
 - stabiliserende 137, 140, 141, 157
 - , coëfficiënt 116, 123
 - , druk 136, 139

- Semi species 205
- Senecio*
 - , *cambrensis* 186
 - , *squalidus* 186
 - , *vulgaris* (kleinkruiskruid) 186
- Sikkelcelziekte 120, 134, 135
- Sitta canadensis* (boomklevers) 206
- Sleutelfactor 17, 212
- Smele
 - bochtige (*Deschampsia flexuosa*) 106
- Sneeuwschoenhaas 16, 32
- Soort
 - biologische 177, 191
 - taxonomische 177
- Soortvermeerdering na isolatie 201
- Soortvorming 125, 201
 - sympatrische 145
- Sparrerups (*Christoneura fumiferana*) 18, 30
- Specht
 - bonte 87
 - Californische eikel (*Melanerpes*) 88
- Sphagnum* (Veenmos) 90
- Spitsmuis 51
- Sports 108
- Spreeuw 87
- Sprinkhaan (*Austroicetes cruciata*) 30
- Sprinkhaan (*Chorthippus* spp.) 204
- Stellaria media* (muur) 100
- Stellaria nemorum* (bosmuur) 183
- Sterfte
 - dichtheidsafhankelijke 82, 99
- Sterns 88
- Stochastisch proces 121
- Stormvogels (*Pachyptila* spp.) 205, 206
- Streepzaad 83
- Subspecies 184
 - onderzoek 199
- Superspecies 207
- Suppressor 133
- Sympatrisch 181, 191, 201
- Syngameon 177

- Taraxacum* (paardebloem) 93
- Tarwe 105

- Taxonomie
 - numerieke 203
- Temperatuur
 - tolerantie 164
- Territorium 29, 51, 171
 - vorming 55
- Terugkoppeling
 - negatieve 21, 118
- Thermofilie 104
- Thrips 106
- Thylacinus cynocephalus* (buidelwolf) 87
- TINBERGEN
 - parasietmodel van 55 e.v.
- Tijftjaf 87
- Toorts (*Verbascum*) 97
- Tradities 89
- Trifolium repens* (witte klaver) 100
- Trifolium subterraneum* (ondergrondse klaver) 94
- Tuinfluiter 87
- Tuinslak (*Cepaea nemoralis*) 19
- Turdus* spp. (lijster) 202, 203
- Turdus viscivorus* (grote lijster) 87
- Tweelingen
 - identieke 109
- Typhlodromus occidentalis* (roofmijt) 49
- Uitdroging 199
- Uitstoeling 96
- Variabiliteit 149
- Variante
 - fenotypische 138, 140
 - genetische 137 e.v., 140 e.v.
 - milieu 140
 - omgevings 138
- Variatie
 - clinale 196
 - fenotypische 109
 - geografische 195 e.v.
- Variërende populatiesamenstelling
 - hypothese van de 21, 23
- Vector 57
- Veenmos (*Sphagnum*) 90
- Veldmuis 31
- Velduil 198
- Verbascum* (toorts) 97
- Veredeling
 - planten 111
- Vermenging 205
- Verouderende plaag 32
- Verspreiding
 - discontenue 50
- Vertragingseffect
 - , volgens NICHOLSON 45
- Vingerhoedskruid (*Digitalis*) 93, 97, 99
- Vinken (*Fringilla* spp., *Geospiza* spp.) 208
- Virus
 - selectie 167 e.v.
- Vitaliteit 130 e.v., 140, 141
- Vlaamse gaai (*Garrulus glandularius*) 195, 196, 197
- Vleermuizen 88
- Vleesvlieg (*Lucilia cuprina*) 162, 163
- Vlektyfus 57
- Vliegenvanger (*Ficedula* spp.) 205
- Vlinder (*Pieris*) 209
- Voederbieten 84
- Voedsel
 - , concurrentie 163
 - , mechanisme 71
- VOLTERRA
 - effect 46
 - prooi-predator-model 41, 44 e.v.
- Voortplantings-
 - , capaciteit 159 e.v.
 - , definitie 191
 - , gemeenschap 176, 191
 - , isolatie 191, 202
 - , vermenging 207
- Vos 16
- Vruchtwisseling 106
- Vuurvlinder (*Heodes virgaureae*) 9
- Waard-parasietenevenwicht 70
- Waardpopulatie
 - dichtheid 69
 - eenvormigheid 69
 - mobiliteit 70

Walstro (<i>Galium</i>) 187	Zandzegge (<i>Carex arenaria</i>) 100
Walvis (<i>Balaena</i> spp.) 89	Zeegras (<i>Zostera marina</i>) 107
Waterhyacint (<i>Eichhornia</i>) 87	<i>Zeiraphera griseana</i> (grijze lariks- vlinder) 14, 15
Waterweegbree (<i>Alisma</i> spp.) 183	Zonnebloem 182
WEINBERG en HARDY	<i>Zostera marina</i> (zeegras) 107
– regel van 112	Zwartkopgrasmus 87
Wildtype 126	
Wintertaling 198	