

biosystematiek

113012



Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie

Wageningen - 1970

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

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

ISBN 90 220 0311 6

Inhoud

Wat is biosystematiek?

Prof. Dr. K. H. Voous <i>Zoölogisch Laboratorium der Vrije Universiteit te Amsterdam</i>	1
--	---

Chemotaxonomie en biosystematiek bij planten

Prof. Dr. R. H. Hegnauer <i>Laboratorium voor Experimentele Plantensystematiek der Rijksuniversiteit te Leiden</i>	10
--	----

Verwantschappen van de wormenfyla

Drs. J. van der Land <i>Rijksmuseum voor Natuurlijke Historie te Leiden</i>	34
---	----

Taxonomie en oecologie

Dr. J. J. Barkman <i>Biologisch Station van het Laboratorium voor Plantensystematiek en -geografie van de Landbouwhogeschool te Wijster</i>	68
---	----

Doel, verworvenheden en tekortkomingen van de numerieke taxonomie

Prof. Dr. D. J. Rogers <i>Taximetrics Laboratory University of Colorado, Boulder, Colorado, USA</i>	96
---	----

Chromosomale aspecten van de biosystematiek

Dr. T. W. J. Gadella <i>Botanisch Museum en Herbarium der Rijksuniversiteit te Utrecht</i>	104
--	-----

Nieuwe aspecten van de systematiek der bacteriën

Prof. Dr. J. de Ley <i>Laboratorium voor Microbiologie der Rijksuniversiteit te Gent</i>	133
--	-----

De bruikbaarheid van gedragskenmerken voor de zoologische systematiek Prof. Dr. G. P. Baerends <i>Zoölogisch Laboratorium der Rijks-</i> <i>universiteit te Groningen</i>	145
--	-----

Vijgen en vijgewespen

Dr. J. T. Wiebes <i>Rijksmuseum voor Natuurlijke Historie te Leiden</i>	180
---	-----

Het biosystematisch patroon anno 1969

Prof Dr. F. A. Stafleu <i>Instituut voor Systematische Plantkunde der</i> <i>Rijksuniversiteit te Utrecht</i>	207
--	-----

Literatuur	225
-----------------------------	-----

Register	245
---------------------------	-----

Wat is biosystematiek?

PROF. DR. K. H. VOOUS

In dit 'Woord vooraf' zal een poging worden ondernomen tot een waardering of her-waardering van doel en werkwijze van de systematiek. Basisgegevens en tevens grondprobleem is daarbij de veelvormigheid van de levende natuur, een diversiteit op elk gebied. Axioma is dat hetgeen in de levende natuur aan diversiteit is waar te nemen, geordend kan worden.

Systematiek en taxonomie worden soms als synoniemen gebruikt. Als onderscheid wordt gemaakt, verstaat men onder systematiek het meer synthetische onderzoek en denkwerk en onder taxonomie het meer descriptief-analytisch gerichte werk. Taxon is de naam voor de abstractie van elke systematische eenheid. 12

Doel van de systematiek is te komen tot een classificatie van organismen, een rangschikking volgens een stelsel van bepaalde taxa van verschillende rangorde, ofwel een indeling naar systematische eenheden. Meer speciaal wordt ook wel als doel genoemd: het opstellen van een systeem dat de 'natuurlijke verwantschap' van de eenheden zo goed mogelijk weerspiegelt. Dan heeft de systematiek een duidelijk fylogenetisch-evolutionistisch karakter. Veelal wordt gestreefd naar een hiërarchisch systeem, hoewel dit niet het enig denkbare is.

Op de vraag naar het doel van de biologische systematiek volgt de vraag, wat de grondleggende kleinste eenheden, de taxa van de laagste orde moeten zijn: de soort, de ondersoort, de populatie of het DNA-molekuul dat de structuur van het individu heeft bepaald? Met andere woorden: streven wij naar een rangschikking van soorten of naar een classificatie van eiwitten, nucleïne-zuren en hun combinaties?

Het is daarom niet toevallig, dat de eerste voordracht van dit symposium gewijd is aan de chemotaxonomie. Daarin komt aan de orde de waardering van metabolieten, enzymen (proteïnen) en nucleïne-zuren (genen) voor de bepaling van verschillende systematische niveaus. De chemicus onderzoekt de bouwmaterialen waaruit het organisme is op-

getrokken. Hoe belangwekkend deze onderdelen op zichzelf ook zijn, het gaat uiteindelijk echter om het gehele bouwwerk, om het organisme. Er is een chemotaxonoom als Hegnauer nodig om het gevaar voor eenzijdigheid te ontlopen.

Soorten zijn groepen van populaties. Waar deze in één gebied voorkomen vormen zij van elkaar gescheiden en herkenbare voortplantingsgemeenschappen. Deze korte definitie van de zogenaamde biologische soort wordt overigens meer door zoölogen dan door botanici onderschreven. In het symposium over Populatiebiologie (1967) is daarop uitvoerig ingegaan; hier zal ook aan hogere systematische categorieën aandacht worden geschonken.

De systematiek staat voor de immense taak, de meer dan een miljoen recente diersoorten en de ruim driehonderdduizend recente plantesoorten, plus alle soorten die uit het geologisch verleden bekend zijn, en nog zullen worden, te beschrijven. Als dit symposium over meer tijd had kunnen beschikken zou aan de rij van sprekers stellig een palaeontoloog zijn toegevoegd.

De eerste taak van de systematicus is klaarblijkelijk de ordening van soorten door de vergelijkende beschrijving van alle levens- en ontwikkelingsstadia en het ondubbelzinnig benoemen ervan. Voor elk van de soorten is dus een unieke naam nodig. Hiervoor zijn internationaal nomenclatuurregels opgesteld, geldig voor planten, dieren en bacteriën, waarbij virussen een geheel aparte plaats innemen. Voor de uitvoering van deze eerste opgave ziet men de klassieke, orthodoxe α -systematicus bezig in zijn museum, herbarium of laboratorium: bekijkend, vergelijkend, beschrijvend, ordenend en naamgevend. Naamgeven blijft daarbij altijd middel, nooit doel. De door hun ingewikkeldheid beruchte nomenclatuurregels zijn slechts afspraken, geen natuurwetten, en kunnen naar believen gewijzigd worden.

Het behoeft nauwelijks betoog, dat nog steeds anachronistische formuleringen gangbaar zijn zoals "een verwante soort leeft in...", waaraan de gedachte wordt verbonden dat morfologisch veel op elkaar gelijkende soorten fylogenetisch verwant zijn, wat in elk apart geval op z'n minst met argumenten gestaafd moet worden.

Deze α -systematiek mag intussen niet uitsluitend worden geïnterpreteerd als een hulpwetenschap voor andere takken van de biologie om naamkaartjes op organismen te plakken. Het determineren met tabellen of 'sleutels' wordt door mij als hulpmiddel en in geen geval als beoefening van systematiek beschouwd.

De eerste stap die bij de rangschikking van soorten wordt gedaan is hun samenvoeging tot genera; dit is het begin van de β -systematiek. Er zijn verschillende definities van het begrip genus gegeven. De volgende lijkt mij de meest bevredigende: een groep van soorten die onderling meer op elkaar gelijken (typologische definitie) dan wel onderling meer aan elkaar verwant zijn dan aan andere soorten (fylogenetische definitie). Maar ook deze omschrijvingen zijn in het gebruik uiterst dubieus, want waar liggen bij de typologische definitie de grenzen van het genus? Er zijn voorstanders van soorten-rijke en van soorten-arme genera. En wie bepaalt de verwantschap van soorten wanneer de fossiele informatie gebrekkig is of ontbreekt (hetgeen meestal het geval is)?

Uitdagenderwijze zou ik willen stellen:

- a soorten worden ontdekt, daarna beschreven en benoemd;
- b genera worden beschreven en benoemd;
- c genera kunnen niet ontdekt worden, want zij bestaan niet.

Hieraan ligt de gedachte ten grondslag, dat het bestaan van soorten zich laat toetsen en dat genera en alle andere hogere systematische categorieën abstracties zijn wier bestaan in de natuur niet is vast te stellen. Daar sluitende operationele definities niet zijn te geven, dient men zich met vage, als hierboven gegeven, te behelpen, waarbij zich als moeilijkheid voordoet de bepaling van de onderlinge verwantschap en de begrenzing van de genera en hogere systematische categorieën.

In de systematiek onderscheidde men in het begin genus, familie, orde, klasse, phylum en regnum. Tegenwoordig wordt van een aanzienlijk groter aantal categorieën gebruik gemaakt. Simpson hanteert in zijn zoogdiersystematiek 21 categorieën, met inbegrip van subspecies. Er liggen geen theoretische beschouwingen aan deze categorieën ten grondslag.

De definitie van een familie die, *mutatis mutandis*, ook voor andere categorieën kan worden gebruikt, zou dan als volgt kunnen luiden: een verzameling van genera die onderling meer op elkaar gelijken, respectievelijk meer aan elkaar verwant zijn, dan andere genera.

In fylogenetische zin stellen de hogere systematische categorieën volgens deze definitie willekeurig afgeknipte, in volgorde van hun rangorde toenemend dikkere takken van de 'levensboom' voor, waarvan de uiterste twijgen de soorten dragen. Het is duidelijk, dat nauwelijks twee auteurs op dezelfde wijze deze boom in stukken hebben geknipt: de een houdt van flinke grote takkebossen, de ander van kleine, de een knipt gedetailleerder dan de ander, en ieder interpoleert op zijn wijze in de hiaten van de 'levensboom' hypothetische fossielen, bij gebrek aan werkelijke infor-

matie. Hennig heeft van zulke situaties in diagramvorm een aantal denkbare, zeer instructieve, voorbeelden gegeven, waaraan elke systematicus talrijke gevallen kan toevoegen. Men zou, met Hennig, tot de conclusie kunnen komen dat rangschikking van fossiele en recente soorten in eenzelfde systeem tot verwarring aanleiding geeft, zodat naar verschillende systemen moet worden gestreefd.

Een voorbeeld: voor het onderscheiden van de in hun uiterlijk zo sterk op elkaar gelijkende rietzangers wordt (onafhankelijk van lichaams-grootte, zang of nestbouw) het aantal en de vorm van de staartveren als belangrijkste kenmerk gebruikt. Op grond hiervan is een redelijk bruikbare genus-indeling tot stand gekomen: *Cisticola*, *Acrocephalus*, *Luscinia*, *Locustella* en *Cettia*. Maar er is niemand die de ware verwantschap van al deze soorten kent, noch iemand die kan aangeven waar (stellig te verwachten) gevallen van gelijk gerichte ontwikkeling aanwezig zijn, of welk genus van mono- dan wel van polyfyletische herkomst is.

Deze problematiek spreekt nog sterker aan in beschouwingen over de verwantschap en de daarop gebaseerde indeling van grote diergroepen waarvan weinig of geen fossielen bekend zijn zoals de 'wormen'. Ten aanzien van de systematiek hiervan laat Van der Land zien, dat de methoden van onderzoek grotendeels liggen op het terrein van de vergelijkende morfologie, met alle daaraan verbonden problemen van analoge (op elkaar gelijkende maar niet noodzakelijk op verwantschap berustende) versus homologe (op verwantschap berustende) ontwikkelingen en systemen. Zelfs van zulke bekende phyla als de Rhodophyceae, Angiospermae, Arthropoda en Chordata staat niet vast, of ze van mono- of polyfyletische herkomst zijn, terwijl over hun rangorde in de systematische hiërarchie (phylum, subphylum, enz.) verschil van opvatting bestaat.

Systematiek van micro-organismen Bij zijn bespreking van nieuwe aspecten van de systematiek der bacteriën houdt De Ley zich in wezen ook bezig met het probleem van analogieën en homologieën in de systematiek. Hij toetst dit aan micro-organismen, waarbij het aantal kenmerken aanzienlijk geringer is dan bij meercellige organismen.

Numerieke taxonomie In de numerieke taxonomie, die uit de weinig overzichtelijke en ten dele op chemische eigenschappen berustende systematiek van bacteriën is voortgekomen, wordt gestreefd naar een objectieve beoordeling van alle in het geding komende meetbare kenmerken.

Hierbij speelt de computer een grote rol. Rogers bespreekt daarom in de eerste plaats de beperkingen en de mogelijkheden van de computer als feiten-verwerkend mechanisme. Hij laat in het midden, of hiermee inderdaad positieve, al dan niet principieel nieuwe resultaten bij de ordening van soorten bereikt kunnen worden. Van belang is de vraag, of programmeringsmethoden ontwikkeld kunnen worden die het de 'computer-taxonomie' mogelijk zal maken kenmerken of eigenschappen te beoordelen naar hun herkomst via gelijkvormige of parallele ontwikkeling dan wel via gemeenschappelijke verwantschap.

Cytotaxonomie Cytologische c.q. karyologische gegevens (daaronder begrepen aantal, vorm en structuur van chromosomen) kunnen zeer verhelderend zijn bij de beoordeling van wat aan structurele overeenkomst ('fenetische' systematiek) dan wel aan historische verwantschap ('fylogenetische' systematiek) moet worden toegeschreven. De omstandigheid, dat zelden fossiel materiaal in het onderzoek van cytotaxonomen kan worden betrokken beperkt echter enigermate de draagkracht van de bereikte resultaten. Dit geldt trouwens ook voor de chemotaxonomie. De combinatie met conclusies uit andere takken van biosystematisch onderzoek kan de cytotaxonoom (in dit symposium vertegenwoordigd door Gadella) evenwel uitermate belangrijke inzichten verschaffen in die gevallen, waarin de vraag van overeenkomst of verwantschap met andere methoden nauwelijks te onderzoeken is.

Gamma-systematiek Zo langzamerhand zijn de beschouwingen wel heel ver van de klassieke beschrijvende systematiek afgedwaald. Aan het aanvankelijke morfologische c.q. typologische soortbegrip van de museum- en herbariumtaxonomen zijn thans allerlei andere aspecten toegevoegd. De dynamische systematiek, die zich vooral bezig houdt met de veranderlijkheid van soorten (sedert 1940 door Julian S. Huxley bekend geworden als 'new systematics' of γ -systematiek), kwam reeds in het symposium over populatiebiologie aan de orde. Deze populatiesystematiek is al niet 'modern' meer en kan aangevuld worden met andere vormen van theoretische benadering en experimenteel onderzoek, waarvan met name de chemotaxonomie, de cyto- en genen-taxonomie, de oecologie en de ethologie genoemd moeten worden. Daarmee is de dynamische systematiek eerst recht tot een biosystematiek geworden.

Biosystematiek Biosystematiek berust op vergelijking van kenmerken,

dus via α - en β -systematiek. Als men zich afvraagt, wat daarbij bruikbare kenmerken zijn, en dus in de 'computer-taxonomie' kan dienen als 'Operational Taxonomic Unit' (OTU), dan kan vervolgens de vraag gesteld worden: hoe gedragen soorten, als empirisch te toetsen eenheden, zich in de natuur tegenover hun biotisch en abiotisch milieu? Ondergaan zij als gevolg van wijzigingen in het milieu veranderingen in kenmerken of eigenschappen? Hiermee is de vraag naar de oecologische aspecten van de biosystematiek bereikt. Ook kan men vragen, hoe individuen zich in de natuur tegenover elkaar gedragen. Daarmee betreedt men het terrein van de ethologische aspecten van de biosystematiek.

Oecologische aspecten van de biosystematiek De soms verwonderlijke en soms vergaande aansluiting van een organisme aan zijn milieu noopt tot de bestudering van de rol van autoecologische en synoecologische verschijnselen bij de processen van verandering, vermeerdering en uitsterven van soorten. Als uitgangspunt zou kunnen worden gesteld dat, hoe stabiel het milieu c.q. de biotoop of de biocoenose, hoe langer populaties of soorten ongewijzigd blijven bestaan. Inderdaad worden 'relicten' overwegend in stabiele milieus aangetroffen, zoals de recente soorten van de grotendeels uitgestorven Brachiopoden en Crinoïden in de aan weinig verandering onderhevige diepzeeën. Voorts de wonderlijke 'primitieve' vis *Latimeria* (Coelacanthi) in de diepe wateren van de Indische Oceaan, en de in het midden-tertiair zo wijd verbreide tapirs in de weinig gestoorde tropische regenwoudgebieden van Zuidoost-Azië en tropisch Amerika.

'Taxonomie en oecologie' wordt in dit symposium behandeld door Barkman. Zijn beschouwingen hebben betrekking op de bouw en de structuur van plantesoorten en op de voortplantingswijze en de voortplantingsisolatie van populaties. Deze invloeden demonstreren de veranderlijkheid van de soorten en daarmee de dynamiek van de gehele biosystematiek. Autoecologische aspecten en eigenschappen blijken opgenomen te kunnen worden in het pakket van taxonomische kenmerken.

Ethologische aspecten van de biosystematiek Gedrag patronen behoren even goed tot het geheel van taxonomische kenmerken als bijvoorbeeld morfologische structuren. Zij kunnen zowel op soortniveau als bij de onderscheiding van hogere systematische categorieën worden gebruikt. Hun waarde dient daarbij natuurlijk niet overschat te worden, want dit leidt evenzeer tot 'onnatuurlijke' en daardoor onbevredigende classifi-

caties als het gebruik van een beperkt aantal morfologische of anderszins eenzijdige (bijv. serologische) kenmerken dat vroeger (alleen vroeger?) heeft gedaan.

Er zijn talrijke gevallen bekend van een verschil in voortplantingsgedrag bij sympatrisch levende populaties dat als soortbarrière en dus als isolatiemechanisme werkt. In de geografische diersystematiek laat men in het midden of sympatrische populaties soorten zijn, maar men gaat na, of ze zich in de natuur als soorten gedragen. Baerends zal duidelijk de bruikbaarheid van ethologische kenmerken voor de zoölogische systematiek aantonen.

Voor zulke, als klassiek te beschouwen dubbelgangersoortenparen als Matkop- en Glanskopmees, Boomkruiper en Kortsnavelboomkruiper, Fitis en Tjiftjaf en Kleine Karekiet en Bosrietzanger wordt de zang als een van de belangrijkste isolerende mechanismen bij de paarvorming beschouwd. De zang is dus aan het pakket van taxonomisch bruikbare kenmerken toe te voegen.

Daarmee zijn twee belangrijke vragen aan de orde gesteld: is de soort-eigen zang aangeboren of aangeleerd, en hoe herkennen de individuen van een soort elkaar?

De eerste vraag heeft te maken met het probleem of tussen 'aangeboren gedrag' en 'aangeleerd gedrag' onderscheid kan en moet worden gemaakt. Veelal wordt gesteld, dat in de systematiek alleen aangeboren gedrag, of de aangeboren potentie voor specifieke vaste patronen in het gedrag bruikbare kenmerken zou opleveren.

De vraag hoe soortgenoten elkaar herkennen betreft het probleem hoe de dieren de door taxonomen gebruikte soortonderscheidingskenmerken zelf ervaren. Het is evident, dat in de natuur de individuen hun soortgenoten beter herkennen dan de taxonomen: hun gebruik van 'taxonomische' kenmerken is niet alleen beter, maar bovenal anders. Dit is de bron van veel experimenteel ethologisch onderzoek, met grote betekenis voor de biosystematiek. Daarbij staat de taxonoom herhaaldelijk voor grote verrassingen. Wat uiterlijk, structuur en afmetingen betreft zijn, bijvoorbeeld, de als dubbelgangersoorten genoemde Kleine Karekiet en Bosrietzanger soms nauwelijks of in het geheel niet van elkaar te onderscheiden. Het enige bekende morfologische verschil ligt in de vleugel formule: de relatieve lengte van de buitenste grote slagpen en de plaats van een paar insnijdingen aan de binnenvlag van de buitenste en de buitenvlag van op één na de buitenste grote slagpen. Het is duidelijk, dat de vogels zelf naar deze verschillen niet kijken. De zang is zeer verschil-

lend, maar die wordt alleen in de voortplantingstijd gehoord. De broedbiotoop is verschillend, maar waardoor en hoe wordt de biotoopkeus bepaald?

De ethologie biedt voorts de gelegenheid het oude probleem te bestuderen van wat in gedragsovereenkomsten door convergentie is bereikt, dan wel door verwantschap is verkregen.

Vijgen en vijgewespen Tenslotte behandelt Wiebes de integratie van structuur, verspreiding, oecologie en gedrag bij een geval van symbiose, dat ook als een voorbeeld van coëvolutie kan worden beschouwd: de systematiek van vijgen en de daarbij behorende vijgewespen.

Ware er meer ruimte geweest in dit symposium, dan zouden ook de algemene problemen van systematiek en coëvolutie van parasieten en gastheren in hun grote verscheidenheid ter sprake zijn gebracht.

Diversiteit in de natuur De biosystematiek heeft talrijke facetten. Ze is een basisdiscipline van de gehele biologie. Daarbij hebben α - en β -systematiek stellig niet afgedaan, mits ze het verband met het geheel blijven herkennen. Vele wegen leiden naar een experimentele aanpak van de systematische problemen. Zonder een zo veel mogelijk op verwantschap gebaseerde classificatie zouden, naar mijn gevoel, floristiek, faunistiek, biogeografie, land- en bosbouwwetenschappen, parasitologie, bacteriologie, genetika en ethologie in grote moeilijkheden geraken.

Grondgegeven, en tevens grondprobleem is en blijft de diversiteit in de natuur, haar veelvormigheid. Maar aan de andere kant is het een verwonderlijke zaak dat een ei van wat wij noemen de slak *Lymnaea stagnalis*, opgeroepen door interne fysische en chemische organisatiekrachten, volgens gecompliceerde regels zich ontwikkelt tot een volledig organisme, dat op zijn beurt eieren produceert met vrijwel dezelfde eigenschappen en ontwikkelingsmogelijkheden als het ei waaruit het zelf is voortgekomen.

Even verwonderlijk is het, dat de natuur klaarblijkelijk niet genoeg heeft gehad aan dit ene *Lymnaea*-type, maar dat er talrijke soorten bestaan die een sterke gelijkenis vertonen met deze *Lymnaea stagnalis*. Ergens in het ontwikkelingsproces van het ei van elk van deze soorten moet dus een plaats aan te wijzen zijn waar de ontwikkeling divergeert. Wáár de daarvoor verantwoordelijke verschillen in de fysische en chemische structuren van de eicellen liggen, en wát hun aard is, zijn biosystematische vragen. Het antwoord daarop zal moeten worden gevonden.

den met experimentele methoden die door andere takken van de biologie voor andere doeleinden zijn ontwikkeld: de embryologie en de ontwikkelingsmechanica.

Doorbordurend op dit thema zou men zelfs tot de gedachte kunnen komen, dat door fysisch-chemische manipulaties aan DNA-moleculen de genen van reeds lang uitgestorven diergroepen terug verkregen zouden kunnen worden en daarmee het herkweken van dinosauria of van vliegende reptielen mogelijk zou kunnen worden gemaakt. Daarmee vergeleken is de 'reconstructie' van de uitgestorven Oeros door combinatie van genenmateriaal uit bestaande runderrassen maar kinderspel. Er moge een kleine kern van waarheid in deze fantasie schuilen, maar de irreversibiliteit van de evolutieprocessen blijft bestaan, al kan de evolutie zelf wel eens teruggedraaid worden.

Het is duidelijk, dat de biosystematiek de pluriformiteit en de verandering bestudeert, terwijl de fysiologie en de embryologie de uniformiteit en de regelmaat als werkterrein hebben. De verhouding van de biosystematiek tot de fysiologische takken van de biologie komt daardoor op een niveau te liggen vergelijkbaar met die van de chemie tot de fysica. Ook de chemie kent zijn systeem en zijn, in dit geval reversibele, instabiliteit van combinaties van een beperkt aantal eenheden. In tegenstelling tot de chemie schijnen in de biologie de processen echter irreversibel te zijn en is de verscheidenheid aan bouwstenen groter. Kennis van de randgebieden, dus van de fysisch-chemische processen, lijkt thans, veel meer dan vroeger mogelijk leek, te leiden tot de grondproblemen van de levende materie. Hetzelfde zou men binnen de biologie van de biosystematiek kunnen beweren. Door sommige onderzoekers wordt de biosystematiek daarom niet γ -systematiek genoemd, maar Ω -systematiek, de daartoe leidende taxonomie niet holo-taxonomie maar meta-taxonomie (Stafleu).

Met de Ω -systematiek zou men zodoende het doel van de biosystematiek bereikt hebben, wat weinig overtuigend klinkt. Want zou complete ordening werkelijk de voleinding van de biosystematiek betekenen? Of zou het zijn het leren kennen van de wegen waarlangs de ontwikkeling van de organismen in de geschiedenis van de aarde is gegaan, en het doorgronden van de verwonderlijke samenhang van al wat leeft? Maar is dit niet tevens het doel van elke tak van biologie? Met verbazing, doch niet zonder schroom, zou men hieraan de conclusie moeten verbinden, dat de biosystematiek zich dan bijna met de gehele biologie vereenzelvigt heeft. Hetgeen te ver gaat, maar toch ook weer niet zo héél ver bezijden de waarheid is.

Chemotaxonomie en biosystematiek bij planten

PROF. DR. R. HEGNAUER

Inleiding

Evolutie verklaart het feit, dat alle recente organismen in een systeem met aanzienlijke predictieve waarde kunnen worden gerangschikt. De natuurlijke classificatie van dieren en planten op fylogenetische grondslag behoort tot de essentiële taken van de biologie. In het kader van de biosystematiek¹ is chemotaxonomisch onderzoek zinvol. Chemische kenmerken van organismen kunnen gebruikt worden om systematische hypothesen te toetsen. Een als hulpwetenschap van de biosystematiek opgevatte vergelijkende chemie van natuurstoffen werkt met methoden van de chemie. Bij de beoordeling van de resultaten dient zij echter niet chemisch, maar biologisch te redeneren.

In hetgeen volgt zullen doelstelling, werkwijze en problemen van chemotaxonomisch onderzoek behandeld worden. Aangezien mijn ervaringen tot planten beperkt zijn, zullen hoofdzakelijk relaties tussen fytochemie en botanische systematiek ter sprake gebracht worden.

Korte historische schets

Reeds in het begin van de vorige eeuw, in een tijd waarin systematische anatomie, embryologie en cytologie nog onbekend waren, bestudeerde A. P. de Candolle in zijn in 1804 verschenen 'Essai sur les propriétés médicinales des plantes...' uitvoerig het verband tussen de plaats van de planten in het taxonomisch systeem en hun chemische eigenaardigheden.

¹ De term biosystematiek wordt hier bewust in de meest ruime zin gebruikt: de natuurlijke (fylogenetische) classificatie van organismen. Er wordt geen verschil gemaakt tussen systematiek en taxonomie omdat in de recente literatuur deze termen vaak variëren van inhoud. Voor desbetreffende discussies moge worden verwezen naar Alston (1966) en Merxmüller (1967).

Hij wees daarbij op twee belangrijke relaties:

a bij het opsporen van voor de mens waardevolle plantestoffen kan het 'natuurlijk systeem' van de systematische botanie een betrouwbare gids zijn;

b chemische kenmerken vormen een belangrijke steun bij de natuurlijke (in de zin van het empirisme; vgl. Mayr, 1968) groepering van taxa.

Aan de juistheid van de eerste stelling is eigenlijk nooit getwijfeld. Het natuurlijke systeem van de planten heeft de fytochemicus vanaf 1804 in menig opzicht geïnspireerd. Het leidde hem bij het opsporen van nuttige plantestoffen zoals kinine bij *Cinchona*-soorten, protopinebasen bij *Papaveraceae*, aristolochiazuur bij *Aristolochiaceae*, steroidsapogeninen bij *Liliaceae*, *Agavaceae* en *Dioscoreaceae*. Tot op heden is bovendien de classificatie van de planten van belang gebleven voor het structuur- en biogenese-onderzoek van plantestoffen, telkens weer vormt ze de basis van een rationele planning en van de interpretatie van de resultaten van velerlei experimenten. Drie voorbeelden kunnen dit toelichten.

De systematici nemen nauwe relaties aan tussen de *Rutaceae*, *Meliaceae* en *Simaroubaceae* en rekenen deze families dan ook tot eenzelfde orde, de Rutales.² Uit deze orde zijn reeds lang triperpenen en de bitterstoffen limonine en quassiine bekend, en in de loop van de laatste tien jaar werden talrijke nieuwe triterpenen en bitterstoffen uit vertegenwoordigers van deze orde geïsoleerd en chemisch onderzocht.

De bitterstoffen zijn buitengewoon complexe verbindingen met koolstofgeraamten van 26 (limonine, gedunine), 25 (simarolide), 20 (quassiine) of 19 (samaderine) C-atomen (fig. 1). Nadat in 1960 de structuur van limonine was opgehelderd en zijn relatie met de tetracyclische triterpenen was ontdekt, vorderde de verdere chemische en biogenetische exploratie van de bitterstoffen van de Rutales verbazend snel. Door een plantensystematisch georiënteerde hypothese (Dreyer, 1964) werden de quassiine-achtige bitterstoffen van de *Simaroubaceae* in biogenetisch verband gebracht met de limonoïde bitterstoffen van de *Rutaceae* en met de bitterstoffen van de *Meliaceae*. Geen enkel van de sindsdien verrichte experimenten is in tegenspraak met deze hypothese.

Het tweede voorbeeld heeft de zogenaamde iridoïde plantestoffen tot onderwerp (fig. 2), een eveneens sinds kort enorm aangegroeide groep van verbindingen. In de sympetale orden van de Gentianales, Oleales,

² Alle genoemde orden van planten zijn bedoeld in de zin van Engler's Syllabus (12e druk, deel 2, 1964).

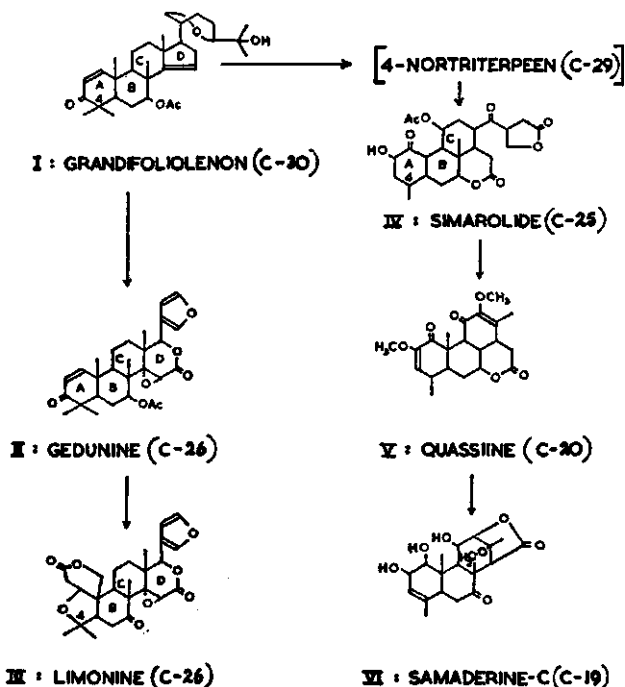


Fig. 1 Triterpenen en bitterstoffen (= nortriterpenen) van de Rutales.

I tetracyclisch triterpeen met apoeupholstructuur (Meliaceae)

II tetranortriterpeen met intacte A-ring en oxydatief geopende D-ring (Meliaceae)

III tetranortriterpeen met oxydatief geopende A- en D-ring (Rutaceae)

IV pentanortriterpeen

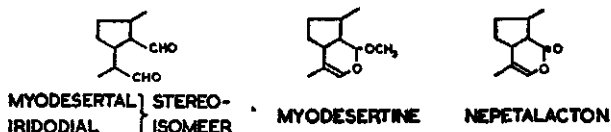
V decanortriterpeen

VI undecanortriterpeen

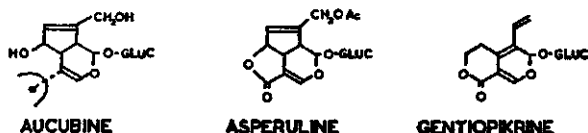
Simaroubaceae: 4-desmethylverbindingen;
D-ring oxydatief geopend

Dipsacales en Tubiflorae komen voor glucosiden van het type van aucubine, asperuline en loganine, gentiopikrine-achtige bitterstoffen, vluchtige verbindingen van het type van nepetalacton en myodesertal en alkaloiden zoals tecomanine, jasminine, gentianine, emetine en yohimbine. Bij dit gevarieerde spectrum van stoffen behoren verbindingen met chemisch zeer uiteenlopende eigenschappen. Desalniettemin kunnen volgens een hypothese van Thomas (1961) al deze plantestoffen als min of meer vergaand gemodificeerde cyclopentanoïde monoterpenen opge-

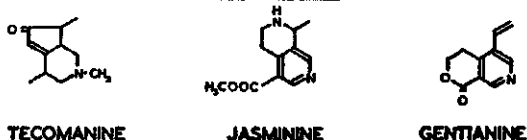
BESTANDDELEN VAN VLUCHTIGE OLIËN



BITTERE GLUCOSIDEN



PIPERIDINE - EN PYRIDINEBASEN



INDOL - EN ISOCHINOLINEBASEN



Fig. 2 Iridoïde plantestoffen.

vat worden (fig. 3). Deze hypothese, die volgens haar auteur door de natuurlijke classificatie gesteund wordt, werkte als katalysator bij het onderzoek naar structuren en biogenesen. Alle tot nu toe verrichte proeven zijn in overeenstemming met de stelling van een isoprenoïde oorsprong van genoemde groepen van verbindingen. Daarom is het thans mogelijk om een onnoemelijk groot aantal zeer uiteenlopende plantestoffen op te vatten als varianten van één biosynthetisch grondpatroon.

Nadat Thiess (1966) voor de sedatieve esters en pseudoazulenen uit

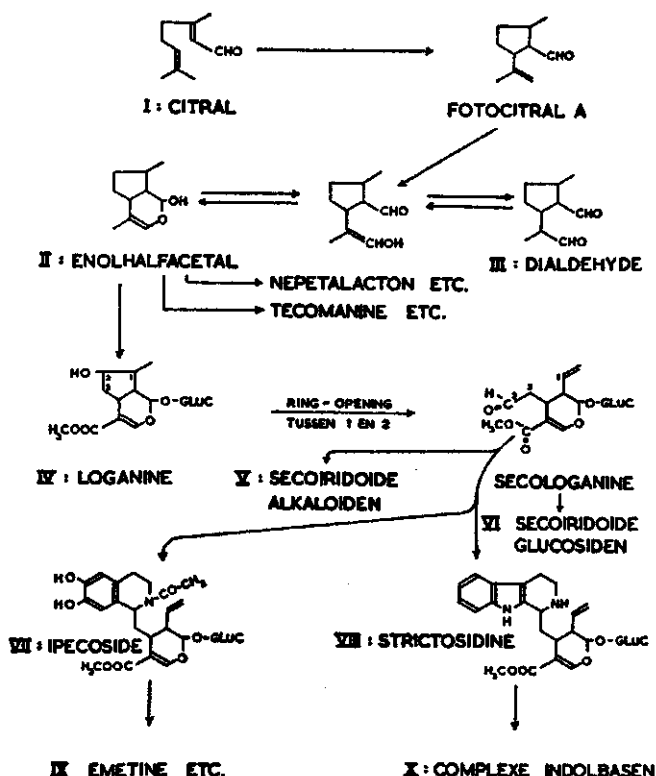


Fig. 3 Biogenetische relaties bij de iridolde plantenstoffen.

I alifatisch monoterpeen

II desmethylmyodesertine (niet bestendig)

III bijv. myodesertal

IV groep van aucubine-achtige glucosiden; verdere voorbeelden zijn aucubine, asperuline en harpagide

V voorbeelden zijn gentianine, jasminine en tecomanine (zie fig. 2); secoiridoide alkaloiden kunnen eveneens uit secoiridoide glucosiden ontstaan (bijv. gentiopikrine $\rightarrow$ gentianine)

VI voorbeelden zijn gentiopikrine (fig. 2) en oleuropetine

VII geglucoïdeerde isochinolinebasen

VIII geglucoïdeerde indolbasen

IX Rubiaceëen-alkaloiden

X alkaloiden van Apocynaceae (bijv. reserpine), Loganiaceae (b.v. strychnine) en Rubiaceae (bijv. yohimbine; verg. fig. 2)

valeriaanwortels een niet-isoprenoïde structuur had voorgesteld, werd op grond van botanisch-systematische overwegingen het vermoeden geuit, dat een iridoïde structuur waarschijnlijker zou zijn (Hegnauer, 1966). Deze veronderstelling bleek bij nader onderzoek juist te zijn (Thiess 1968; vgl. fig. 4).

De besproken voorbeelden tonen duidelijk, dat het natuurlijke systeem van de planten ook op het niveau van de moleculen een grote predictieve waarde bezit.

Als de eerste stelling van De Candolle inderdaad juist is, volgt daaruit dat eveneens de tweede stelling juist moet zijn, want beide zijn gebaseerd op de overtuiging, dat verwante planten grote chemische overeenkomsten bezitten. Het is merkwaardig, dat de botanische systematiek zich daarvan pas nu bewust begint te worden. Het is hier niet de plaats om de oorzaken van dit verschijnsel te analyseren. Wel dient erop gewezen te worden, dat herhaaldelijk door fytochemici en botanici op het belang van chemische kenmerken voor de plantensystematiek werd gewezen (bijv. Hoffmann 1846; Rochleder 1852; Greshoff 1890, 1898; Hallier 1913; Molisch 1933; Wettstein 1935) en dat reeds in 1926 de Russische onderzoeker Ivanow de evolutie van de stofwisseling bij planten in zijn beschouwingen betrok en experimenten verrichtte om de verandering van de chemische kenmerken tijdens het ontstaan van nieuwe soorten aan te tonen.

Het grote gebrek aan fytochemische kennis en het erratische optreden van tal van verbindingen, wier voorkomen oorspronkelijk als specifiek voor een bepaald taxon werd beschouwd, hadden tot gevolg, dat bij sys-

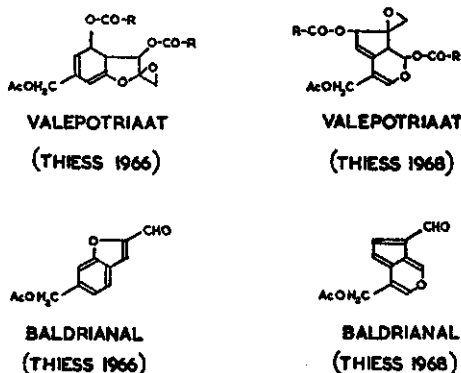


Fig. 4 Iridoïde esters uit Valeriana- en Centranthus-wortels ($R = CH_2 - CH(CH_3) - CH_3$).

tematisch werk slechts bij uitzondering serieus rekening werd gehouden met chemische kenmerken.

Alleen in de periode 1925-1930 beleefden de chemische kenmerken door introductie van de serologie in de botanie een efemere bloeitijd. Sommige onderzoekers meenden namelijk in de eiwitten van de zaden een panacee voor het oplossen van systematische problemen gevonden te hebben. Het resultaat was de zogenaamde Königsberger stamboom, die echter even kunstmatig bleek te zijn als elk ander systeem dat op één enkel kenmerk gebaseerd is. Het feit dat de hooggespannen verwachtingen niet vervuld werden, betekent echter niet, dat de serologie van generlei betekenis is voor de systematiek; het demonstreert alleen, dat de uitkomsten van vergelijkend serologisch onderzoek in de juiste proporties gezien moeten worden (Jaretsky 1931; Fairbrothers 1966; Jensen 1968).

Momenteel beleeft de chemotaxonomie een tweede periode van bloei, wat verklaard kan worden door de explosieve groei van de kennis van verspreiding, structuren en biogenesen van plantestoffen en tevens door het groeiende besef, dat natuurlijke systemen nooit uitsluitend met behulp van morfologische en anatomische kenmerken opgezet kunnen worden.

Het voornaamste doel van de chemotaxonomie

Er bestaan geen principiële verschillen in doelstelling tussen de verschillende hulpwetenschappen van de systematische botanie. Zij worden alle gebruikt voor de toetsing van systematische hypothesen, die in eerste instantie op morfologische kenmerken gebaseerd zijn. De chemosystematiek maakt daarbij gebruik van chemische kenmerken. Passen de chemische eigenschappen goed bij een bepaalde classificatie dan is een nieuw argument voor de natuurlijkheid van het getoetste onderdeel van het systeem verkregen. Komen er echter onverklaarbare discrepanties aan het licht, dan dienen de verkregen resultaten verder onderzoek te stimuleren. De systematische literatuur toont overduidelijk, dat vele gedeelten van de classificatie nog niet geconsolideerd zijn. Vergelijkt men bijvoorbeeld enkele recente voorstellen voor de angiospermen, dan valt onmiddellijk op, dat de plaats van vele taxa nog onzeker is. De systematische consolidatie van 'taxa incertae sedis' vormt één van de belangrijke opdrachten van de plantensystematiek. Het volgende voorbeeld illustreert hoe de chemotaxonomie haar bij deze taak tracht te helpen.

De familie van de *Pittosporaceae* wordt op grond van de bouw van de bloemen tot de orde van de *Rosales* gerekend; door velen wordt verwantschap met de *Saxifragaceae-Escallonioidae* waarschijnlijk geacht. Sommige taxonomen handhaven deze traditionele classificatie slechts wegens "gebrek aan betere alternatieven". In feite indiceren echter drie hulpwetenschappen andere relaties (Hegnauer 1969): de anatomie van de wortel en van het stamhout, de bouw van de ovula en de bouw van de haploide generaties maken verwantschap met de *Araliaceae* veel aannemelijker dan met de *Saxifragaceae*. Alle tot dusver van de *Pittosporaceae* bekend geworden chemische kenmerken stemmen eveneens met de hypothese van een *Araliaceae*-verwantschap overeen. De *Pittosporaceae* produceren saponinen en vluchtige oliën; acetyleenverbindingen van een voor *Araliaceae*, *Umbelliferae* en *Compositae* karakteristiek type werden bij hen eveneens gevonden; verder schijnen looistoffen in deze familie te ontbreken. Er is grote overeenstemming in chemische eigenschappen tussen de *Pittosporaceae* en de *Araliaceae* en weinig overeenkomst tussen *Pittosporaceae* en *Escallonioidae*. In feite bestaan er dus twee hypothesen met betrekking tot de classificatie van de *Pittosporaceae*: morfologische kenmerken indiceren verwantschap met de houtige *Saxifragaceae*, anatomische, embryologische en chemische kenmerken wijzen op relaties met de *Araliaceae*. In het licht van onze tegenwoordige kennis lijkt de hypothese van *Araliaceae*-verwantschap beter gefundeerd. Het spreekt vanzelf, dat in dergelijke gevallen de analyse van de kenmerken geïntensiveerd dient te worden om uiteindelijk een zo goed mogelijke classificatie te verkrijgen.

Het is noodzakelijk om meteen op enkele zwakke punten van bovenstaande chemische argumenten te wijzen. Toegegeven moet worden, dat de *Saxifragaceae*, *Pittosporaceae* en *Araliaceae* in chemisch opzicht nog zeer onvolledig onderzocht zijn. Men weet bijvoorbeeld nog niet of de chemische amplitude van de *Saxifragaceae* in de ruime zin niet dermate groot is, dat de *Pittosporaceae* in chemisch opzicht geen uitzondering meer zouden vormen. Tevens is de chemische variabiliteit van de afzonderlijke taxa die tot genoemde drie families worden gerekend, nog geheel onbekend. Daar komt nog bij, dat het thans veelal nog niet mogelijk is om onderscheid te maken tussen homologe en analoge produkten van de plantaardige stofwisseling. Tenslotte mag niet worden vergeten, dat de als kenmerken genoemde verbindingen tot de groep van de zogenaamde secundaire plantestoffen behoren, verbindingen die in de regel niet van belang zijn voor de fundamentele levensverrichtingen van de planten.

Vele van hen zijn echter van betekenis voor de relaties tussen de plant en zijn milieu.

Helaas ontbreekt thans in de meeste gevallen nog de mogelijkheid voor een goede beoordeling van de oecologische betekenis van secundaire plantestoffen. Men moet echter aannemen, dat de waarschijnlijkheid van het convergente optreden van bepaalde typen van stoffen groter wordt naarmate zij belangrijker zijn voor de levensvatbaarheid van de betrokken planten.

Het is duidelijk, dat een in elk opzicht taxonomisch juiste interpretatie van chemische kenmerken niet gemakkelijk is. Het behoort tot de taken van de moderne chemotaxonomie om op den duur een betrouwbare waardering van chemische kenmerken mogelijk te maken. Om dit te bereiken dient aan alle in het kort geschetste aspecten volle aandacht geschonken te worden.

Taken en problemen van de moderne chemotaxonomie

Inventarisatie Vanzelfsprekend is een onverminderd intensieve inventarisatie van plantestoffen van groot belang. Pas wanneer de verspreiding van individuele stoffen en van groepen van verbindingen in grote trekken bekend is, zal men chemische kenmerken op optimale wijze kunnen gebruiken bij de bestudering van systematische problemen. Het zou verkeerd zijn om te veronderstellen, dat deze taak in grote trekken al volbracht is. Veel juister is het om te stellen, dat men pas nu een indruk begint te krijgen van de bijna oneindige synthetische mogelijkheden van planten.

Een opmerking bij de aard van plantestoffen, die als systematische kenmerken gebruikt kunnen worden, lijkt hier op zijn plaats. Nucleinezuren en eiwitten zijn de meest fundamentele moleculen van de cellen. De genen determineren de structuren van de enzymen en de enzymen reguleren de stofwisseling. De volgende relatie tussen genen, stofwisseling en metabolieten wordt thans algemeen aangenomen:

DNA → mRNA → Proteïnen → Stofwisselingspatroon (be-
(genen) (Messenger-RNA) (enzymen) paalt de natuur van accu-
mulerende metabolieten)

Macromoleculair georiënteerde biochemici en biologen veronderstellen veelal, dat betrouwbare systematische informatie uitsluitend van prote-

inen en in laatste instantie van genen verkregen kunnen worden. Zo poneerde Florkin (1966; blz. 48), dat problemen van de evolutie slechts bestudeerd kunnen worden met behulp van genen en de daardoor gecodeerde enzymen. Hij stelt nadrukkelijk, dat plantestoffen niet geschikt zijn voor de beoordeling van verwantschappen.

In deze algemene vorm is het postulaat van Florkin beslist niet juist. De natuurlijke systemen berusten op omvangrijke vergelijkende studies van kenmerken. Het werk van generaties botanici heeft ons zonder enige kennis van nucleïnezuur- en eiwitstructuren in grote trekken vertrouwd gemaakt met de evolutie van individuele kenmerken en van de plantenwereld als geheel. Het is de taak van het heden en van de toekomst om dit beeld te detailleren en te preciseren. Daarbij mogen twee waarheden nooit worden vergeten:

- a met behulp van één enkel kenmerk of complex van kenmerken kan nooit een natuurlijk systeem worden opgebouwd;
- b kenmerkfylogenie is niet identiek met fylogenie van taxa.

Steeds dienen de resultaten van een vergelijkend onderzoek in het kader van de totaliteit van de kenmerken van de betrokken taxa beoordeeld te worden. Brown (1967) kwam tot de conclusie, dat een bepaald vleugelpigment in de vlinderfamilie van de *Nymphalidae* geen waarde heeft voor de taxonomie. Hij waarschuwt terecht voor een te hoge taxonomische waardering van chemische kenmerken bij planten en dieren. Hij vergeet er echter bij te vermelden, dat dit voor elk type van kenmerken geldt en dat de door hem geaccentueerde teleurstellingen van een met metaboliëten werkende chemotaxonomie tot twee oorzaken te herleiden zijn: te hooggespannen verwachtingen (bijv. serologie) en verkeerde interpretatie van de uitkomsten (bijv. verwisseling van kenmerkfylogenie met fylogenie van taxa).

Bij een passende beoordeling van de kenmerken kunnen op elk niveau van de organisatie van planten aanwijzingen voor verwantschappen worden verkregen. Op deze regel maken (ook) de stofwisselingsproducten geen uitzondering. Systematische hypothesen kunnen in het algemeen met behulp van chemische kenmerken getoetst worden. Op het niveau van polytypische soorten, geslachten en families zullen daarbij kleine moleculen veelal beter geschikt zijn dan macromoleculen. Bij hogere taxonomische categorieën zullen daarentegen macromoleculen een belangrijke bron van systematische informatie vormen. Toch zullen ook zij nooit in staat zijn om de evolutie van organismen geheel te verklaren.

Biogenetische patronen Voor de chemosystematiek is de kennis der biosynthesen van groot belang, daar deze ons in staat stelt homologieën (verschillende bouw, gelijke herkomst) en analogieën (overeenkomstige bouw, verschillende herkomst) bij stofwisselingsprodukten te onderscheiden. Tegelijkertijd verschaft het biogenesepatroon ons informatie omtrent het verloop van de chemische evolutie.

De reeds besproken iridoïde plantestoffen (fig. 2 en 3) tonen duidelijk het grote belang van de kennis van biogenesen. Chemisch zeer verschillende verbindingen kunnen bij één en hetzelfde stofwisselingspatroon behoren. Het voorkomen van stoffen zoals nepetalacton, aucubine en yohimbine indiceert pas in het licht van de biogenese overeenkomst in de stofwisseling.

Planten synthetiseren alkaloiden met een piperidine-ring op verschillende manieren. Zij kunnen bijvoorbeeld lysine, acetaat of cyclopentanoïde monoterpenen tot piperidinebasen verwerken (fig. 5).

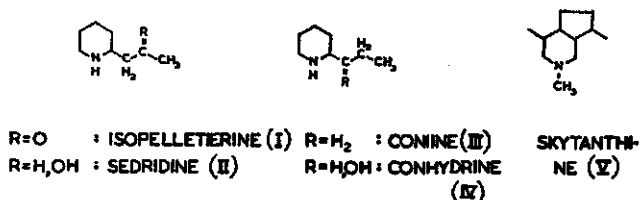


Fig. 5 Homologe (I en II of III en IV) en analoge (I, III en V) piperidinebasen.

Macromoleculair georiënteerde biologen en biochemici zijn van mening, dat slechts de enzymen en uiteindelijk de genen als criteria voor homologie en analogie gebruikt kunnen worden. Dit is geen realistisch standpunt. Men mag niet verwachten, dat convergente of snel divergente evolutie op het niveau van macromoleculen geen enkele rol meer speelt. Bovendien kan geëist worden, dat alle beschikbare feiten benut worden. Zo is in het licht van de biogenese isopelletierine een lysine-derivaat, coniine een polyacetaat en skytanthine een monoterpeen. Maar hoewel de bij de syntheses van deze stoffen betrokken enzymen nog niet zijn geïsoleerd en hun werkingswijzen en primaire structuren niet bekend zijn ligt het voor de hand, om sedridine en isopelletierine als homologe, en sedridine, coniine en skytanthine als analoge stofwisselingsprodukten op te vatten.

Wanneer de stofwisseling van de planten een evolutie doorgemaakt

heeft, dan moet het mogelijk zijn om verschil te maken tussen oorspronkelijke en afgeleide vormen en produkten. Ook voor chemische kenmerken moet een fylogenie mogelijk zijn. Op dit terrein is ons inzicht nog uitermate beperkt. Voor vele plantestoffen, zoals alkaloiden en vluchtige oliën ontbreken alle aanwijzingen omtrent algemene tendenties van evolutie. Eerste pogingen om tot een kenmerkfylogenie te komen kan men voor de flavonoïde verbindingen van de angiospermen (Kubitzki, 1967), voor de triterpenen van de vaatplanten (Hegnauer, 1965) en voor talrijke minder algemeen voorkomende groepen van plantestoffen in de literatuur vinden. Dergelijke hypothesen zijn gebaseerd op de kennis omtrent de biogenesen. Onder de bitterstoffen van de Rutales (fig. 1) behoort bijvoorbeeld limonine tot de meer afgeleide vertegenwoordigers en bij de iridoïde plantestoffen moet men de secolridoïde stoffen als jonger opvatten, want voor de oxydatieve opening van de cyclopentanoïdering is een additioneel enzym nodig. Uiteraard mogen taxa zoals de Oleales en de Gentianales, waarin secolridoïde stoffen optreden, niet als hoger geëvolueerd beschouwd worden dan taxa, waarin dergelijke stoffen ontbreken (zoals bij de Tubiflorae), want het zou verkeerd zijn te veronderstellen, dat heterobathmie en regressieve evolutie (verlies van kenmerken) op het niveau van de moleculen niet voorkomen.

Vele van de essentiële plantestoffen, zoals zetmeel en cellulose, zijn tijdens de evolutie nauwelijks veranderd. Andere, zoals lignine, dragen de sporen van een evolutie: op moslignine volgde gymnospermenlignine, later vervangen door angiospermenlignine. Deze karakterisering van ligninen berust op de ligninebouwstenen, p-hydroxykaneelalcohol, coniferylalcohol en sinapinalcohol. De voor lignine thans bekende chemische progressie heeft geen belangrijke nieuwe mogelijkheden voor de toetsing van systematische hypothesen opgeleverd. Het is echter denkbaar, dat de situatie gaat veranderen zodra details bekend zijn van de hoogpolymere structuren van de ligninen. Een vergelijking van de ligninestructuren bij de Magnoliales, Dilleniales, Fagales en Rosales zou wel eens zeer interessante resultaten kunnen geven. Ook de chemisch intractabele sporopolleninen, de wandstoffen van sporen en pollen, houden in dit opzicht een belofte in. Kort geleden werd door Brooks en Shaw (1968) aannemelijk gemaakt, dat sporopolleninen ontstaan door condensatie van veresterde carotenoiden. Tevens werd aangetoond, dat de wandstof van *Lycopodium*-sporen verschilt van de *Lilium*-sporopollenine. Men moet derhalve met de mogelijkheid rekening houden, dat in de toekomst systematische hypothesen ook met behulp van sporopollenine-

structuren getoetst kunnen worden.

Chemische variabiliteit Evenals alle andere kenmerken zijn ook de chemische kenmerken variabel. Interne en externe factoren bepalen de aard en de amplitude van de variaties.

Een nauwkeurige kennis van de feiten vormt mede de basis van een taxonomisch gezond gebruik van de chemische kenmerken.

Gedurende de levenscyclus van een plant veranderen metabolisme en metaboliëten en vele verbindingen treft men slechts tijdens bepaalde fasen van de ontwikkeling, in bepaalde seizoenen of in bepaalde organen aan. Bepaalde plantestoffen kunnen echter ook tot enkele individuen van een populatie beperkt zijn of zij kunnen in enkele populaties van één soort voorkomen en in andere ontbreken. De volgende voorbeelden dienen ter illustratie van verschillende typen van de chemische variabiliteit bij planten.

Bij de groenwieren is het chemisme van de celwanden in het algemeen kenmerkend voor een bepaald taxon; sommige groenwieren bezitten cellulosemembranen; bij de siphonale groenwieren worden de wanden in sommige geslachten door mannanen en in andere door xylanen gevormd. In het diplohaplonte geslacht *Derbesia* verschillen echter de membraanpolysacchariden van de haploïde generatie van de wandstoffen van de diploïde generatie. De sporofyt maakt zijn celwanden met mannanen en de gametofyt (*Halicystis*) gebruikt xylanen en weinig cellulose als voor-naamste celwandstoffen (Preston, 1968).

Stachyose is een tetrasaccharide (galactose 1α -6 galactose 1α -6 glucose 1α -2 β fructose), dat in de bast en de bladeren van talrijke wintergroene houtgewassen uit Midden-Europa in concentraties van 1 tot 2,5% optreedt (voorbeelden: *Betula alba*, *Ilex aquifolium*, *Tilia* $\times$ *europaea*). In de bast van *Syringa vulgaris* worden stachyose-concentraties van 4% bereikt en in overblijvende wortels en rhizomen van inheemse *Labiatae*, *Scrophulariaceae* en *Plantaginaceae* is stachyose in aanzienlijk hogere concentraties aanwezig. In de zaden van *Labiatae* en *Plantaginaceae* komt stachyose niet voor; wel bevatten zij het trisaccharide planteose (galactose 1α -6 fructose 2β -1 α glucose). Op het eerste gezicht lijken de geschetste verhoudingen enigszins verwarrend. Pas de nadere analyse maakt een juiste interpretatie van de feiten mogelijk. In eerste instantie moet men daarbij met drie aspecten rekening houden:

a Vaak bevatten zaden andere reservesuikers dan vegetatieve organen (variatie van orgaan tot orgaan).

b In de ondergrondse organen van een aantal families van de Tubiflorae is zetmeel vervangen door oligosacchariden van de stachyose-reeks (raffinose, stachyose, verbascose, ajugose; taxon-specifieke variant van de koolhydraatstofwisseling).

c Bij onze houtgewassen is stachyose slechts aantoonbaar in het najaar en in de winter (seizoensafhankelijke variatie).

In het licht van deze feiten komen enkele taxonomisch belangwekkende gegevens naar voren:

Planteose is een karakteristieke suiker van de zaden van *Labiatae* en *Plantaginaceae*.

Het opslaan van stachyose in rhizomen en wortels is een kenmerk van vele vertegenwoordigers van de Tubiflorae.

Het opslaan van stachyose in de bast en de bladeren tijdens de wintermaanden houdt verband met de noodzaak om de weefsels vorstresistent te maken. Bij onze houtgewassen maakt dus stachyose-accumulatie deel uit van een veel voorkomend mechanisme van oecologische adaptatie. Dit kenmerk is in taxonomisch opzicht voorlopig van geen belang.

Het is nog niet geheel duidelijk, hoe de situatie bij *Syringa* en andere *Oleaceae* geïnterpreteerd moet worden. Vermoedelijk komt in deze familie een variant van het koolhydraatmetabolisme voor die specifiek is voor het taxon (manniet; stachyose tijdens het hele jaar); daarmee gecombineerd is blijkbaar accumulatie gedurende de winter van stachyose.

Het is uiteraard mogelijk, dat ook het opslaan van stachyose bij vele *Tubiflorae* oecologisch verklaard kan worden. Het succes van vertegenwoordigers van deze orde in het gematigde klimaat zou mede bepaald kunnen zijn door de vervanging van zetmeel door stachyose. Waarschijnlijk zijn de gevarieerde spectra van de reserve-koolhydraten bij de Angiospermae het resultaat van adaptieve radiatie.

Een bij planten veel voorkomend verschijnsel is de vorming van chemische rassen (variatie tussen populaties van één soort). Bezitten dergelijke chemische rassen een eigen areaal, dan kunnen zij als chemische topotypen aangeduid worden. Zijn zij klaarblijkelijk het resultaat van selectie door de locale milieus, dan noemt men hen beter chemische oecotypen. In feite zullen locale rassen in de meeste gevallen oecotypen zijn. Het is echter verre van gemakkelijk om een causaal verband tussen het afwijkende chemisme en de locale milieufactoren aan te tonen. In de literatuur zijn zeer vele chemische rassen van planten met vluchtige oliën beschreven. Dikwijls werd echter het bewijs voor de status van chemische oecotypen of topotypen niet geleverd. De vluchtige oliën van

de bomen van een *Eucalyptus*-bos kunnen onderling aanzienlijk verschillen; dit is uiteraard slechts variatie binnen de populatie. Toch rechtvaardigen de in de literatuur beschreven waarnemingen de veronderstelling, dat chemische rassen bij planten vrij algemeen voorkomen en wel bij de meest uiteenlopende groepen van plantestoffen. Zo vindt men bij *Thymus vulgaris* een thymolras, een linalolras en een borneolras. Van *Strophanthus sarmentosus* kent men momenteel 4 cardenoliderassen en in Israël heeft men bij *Withania somnifera* 3 sterinelacton-rassen gevonden. Bij *Duboisia myoporoides* werd een van noord naar zuid verlopende clinale variatie van het alkaloidspectrum waargenomen en bovendien komt deze soort met een speciaal ras op Nieuw Caledonië en met een ander ras in het Killarney District van Australië voor. Men kent reeds vele chemische rassen van *Compositae* met bittere sesquiterpeenlactonen (vg. fig. 6); in Europa is *Petasites hybridus* met een petasine-ras en met een furanopetasine-ras vertegenwoordigd en de in Japan ingeburgerde *Helenium autumnale* heeft daar een guaianolide-ras gevormd.

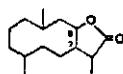
Convergentie bij chemische kenmerken Convergerende of snel divergerende evolutie kunnen een systematisch juiste beoordeling van overeenkomsten en verschillen zeer moeilijk maken. Het ligt voor de hand te veronderstellen, dat deze verschijnselen op het niveau van de stofwisseling en van de stofwisselingsproducten even vaak voorkomen als op het niveau van de morfologische kenmerken. Voorbeelden van convergente evolutie bij metabolieten zijn niet moeilijk te vinden. *Lolium*, *Festuca* en *Adenocarpus* synthetiseren pyrrolizidinebasen van het type van decorticasine. Bovendien komen pyrrolizidinealkaloiden (= necinebasen) ook bij *Boraginaceae*, *Compositae*, *Orchidaceae*, *Santalaceae* en *Sapotaceae* voor. Cardenoliden (C_{23} -steroiden) en sterolide sapogeninen (C_{27} -steroiden) treden in de meest uiteenlopende taxa op. In systematisch opzicht kunnen dergelijke convergent optredende stoffen op het niveau van de infrafamiliaire categorieën zeer bruikbare kenmerken zijn. Op hoger niveau zijn zij uiteraard slechts zeer beperkt bruikbaar als verwantschaps-indicatoren.

Convergente en divergente evolutie van plantestoffen kunnen uitstekend aan de hand van de fytochemisch intensief bewerkte familie van de *Compositae* toegelicht worden. Inuline, pentacyclische triterpenen (vrij en als saponinen), flavonoïde verbindingen en esters van koffiezuur komen algemeen voor. Polyacetyleen-verbindingen en bittere sesquiterpeenlactonen (fig. 6) zijn zeer verspreid; bovendien treden alkaloiden

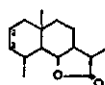
NORMALE SESQUITERPEEN - STRUCTUREN



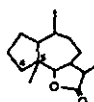
GERMACRANOLIDEN (I)



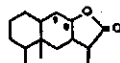
EUDESMANOLIDEN (II)



GUAIANOLIDEN (III)

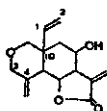


PSEUDOGUAIANOLIDEN (IV)

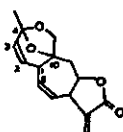


EREMOPHILANOLIDEN (V)

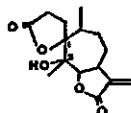
GEMODIFICEERDE SESQUITERPEEN - STRUCTUREN



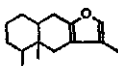
VERNOLEPINE (VI)



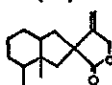
GRISENINE (VII)



PSILOSTACHINE A (VIII)



FURANOEREMOPHILANEN (IX)



BAKKENOLIDEN (X)

Fig. 6 Bittere sesquiterpeenlactonen van de Compositae.

I voorbeeld: eupatoriopikrine uit *Eupatorium cannabinum*

II voorbeeld: santonine uit *Artemisia*-soorten

III voorbeeld: matricine uit *Matricaria chamomilla*

IV worden ook ambrosanoliden genoemd; voorbeelden zijn helenaline en vele andere *Helenium*-lactonen

V voorbeelden zijn: de petasoliden uit *Petasites hybridus*

VI is een 2,3-secoeudesmanolide

VII is een 4,5-secoguaianolide

VIII is een 4,5-secopseudoguaianolide

IX voorbeelden zijn furanopotasine uit *Petasites hybridus* en petasalbine uit *Petasites albus*

X zijn 8,9-secoeremophilanen, gevonden in het genus *Petasites*

(fig. 7) frequent op. Looistoffen ontbreken geheel. Vergelijkt men het stofspectrum van de familie met de gebruikelijke systematische indeling dan wordt het in de tabellen 1 en 2 samengevatte beeld verkregen.

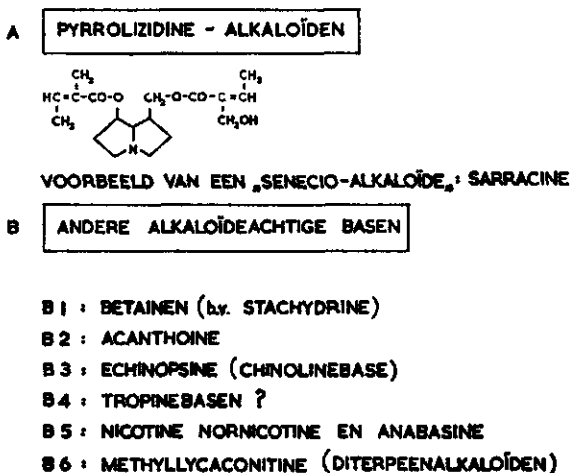


Fig. 7 Alkaloiden en alkaloidachtige bestanddelen van de Compositae.

In alle triben der *Compositae* komen inuline en C_{15} -lactonen voor. De groep van de sesquiterpeenlactonen is zeer gevarieerd; tendenties karakteristiek voor tribi beginnen naar voren te komen (bijv. *Heliantheae* en *Senecioneae*). Acetyleenverbindingen ontbreken bij de *Senecioneae* en *Cichorieae* (divergente evolutie). Het voorkomen van parthenolide (I-type lacton; fig. 6) bij *Magnoliaceae* en *Compositae* en van diterpeenalkaloiden (B6; fig. 7) bij *Delphinium* en *Inula* zijn sprekende voorbeelden van convergente evolutie. De overeenkomst van de *Compositae* met de *Campanulaceae*, *Umbelliferae* en *Araliaceae* indiceert misschien verwantschap; dit kan echter ook het resultaat van convergente evolutie zijn. Verder suggereren de tabellen 1 en 2, dat het genus *Arnica* in de tribus van de *Senecioneae* misplaatst is.

Een blik in de toekomst

De vergelijkende en analyserende chemie van natuurstoffen zal onze ken-

Tabel 1 Bittere sesquiterpeenlactonen van de Compositae.

Tribus	Normale sesquiterpeen- -structuren					Gemodificeerde sesquiterpeen- -structuren		
	germacranoliden	eudesmanoliden	guaianoliden	pseudoguaianoliden	cremophanoliden	vernolepine grisenine psilostachine A	furanoeremophilanen	bakkenoliden
<i>Vernonieae</i>	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Eupatorieae</i>	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Astereae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Inuleae</i>	+	++	+			+	-	-
<i>Heliantheae</i> + <i>Helenieae</i>	+	+	+	++	-	++	-	-
<i>Anthemideae</i>	++	++	++	-	-	+	-	-
<i>Senecioneae</i>	-	-	-	-	++	-	++	+
<i>Arnica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cynareae</i>	++	-	++	-	-	+	-	-
<i>Cichorieae</i>	-	+	+	-	-	-	-	-
Voorkomen in andere taxa	<i>Magnoliaceae</i> :		germacranoliden					
	<i>Canellaceae</i> :		furanoeremophilanen					
	<i>Umbelliferae</i> :		guaianoliden					

++ = frequent, + = komt voor, - = nog niet gevonden.

Van de *Arctotideae*, *Calenduleae* en *Mutisieae* zijn nog te weinig feiten bekend.

nis van verspreiding, structuren en biogenesen voortdurend uitbreiden. Een groot gedeelte van dit onderzoek zal niet door systematici, maar door chemici, biochemici en fysiologen verricht worden. De chemotaxonomie zal echter met de verkregen resultaten rekening moeten houden. Het enorm grote aantal natuurstoffen zal steeds nauwkeuriger in goed gedefiniëerde biogenetische patronen gerangschikt kunnen worden. Dit zal voor de systematische beoordeling van chemische kenmerken van groot belang zijn (homologieën; analogieën; progressies).

Tabel 2 Sommige bestanddelen van de Compositae.

Tribus	Acetylen- verbindingen	Fytomelanen ¹	Alkaloid-typen		Inuline (inuline- achtige fructanen)
			pyrrolizi- dine- alkaloiden	andere alkaloid- achtige basen	
<i>Vernonieae</i>	+	0	—	—	++
<i>Eupatorieae</i>	+	++	+	—	++
<i>Astereae</i>	++	0	—	+	++
<i>Inuleae</i>	++	+	—	methyllyca- conitine**	++
<i>Heliantheae</i> + <i>Helenieae</i>	++	++	—	nicotine norni- cotine* + ana- basine*	++
<i>Anthemideae</i>	++	0	—	betaninen*	++
<i>Senecioneae</i>	0	0	++	0	++
<i>Arnica</i>	+	+	0	0	++
<i>Cynareae</i>	++	+	—	acanthoine echinopsine	++
<i>Cichorieae</i>	0	0	?	+ tropineba- sen?*	++
Voorkomen in andere taxa	<i>Araliaceae</i> <i>Umbel- iferae</i> <i>Pittospo- raceae</i>	niet bekend	<i>Crotalaria</i> <i>Borragi- naceae</i> <i>Plancho- nulla</i> <i>Thesium</i>	*in vele andere taxa; ** <i>Aconitum</i> , <i>Delphinium</i>	<i>Bryophyta</i> <i>Lonicium</i> <i>Campanula- ceae</i> c.a. taxa

++ = frequent, + = komt voor, — = nog niet gevonden, 0 = intensief gezocht maar nog niet gevonden.

¹ Vermoedelijk polymerisatie-producten van polyacetyleen-verbindingen.

De vergelijkende chemie van natuurstoffen vormt ook de basis van een in de toekomst steeds belangrijker wordende oecologische chemie. Deze zal op den duur de biologische interpretatie van talrijke secundaire plantestoffen mogelijk maken en daarmee een hechtere basis leggen voor de systematische beoordeling van chemische kenmerken. De literatuur is rijk aan suggesties voor specifieke functies van deze stofwisselingsproducten; de experimentele bevestiging van dergelijke hypothesen, waarvan sommigen nader besproken zullen worden, is echter bijzonder moeilijk. Slechts bij uitzondering is het tot nu toe gelukt om voor bepaalde metabolieten op ondubbelzinnige wijze een biologische functie aan te tonen.

Voor Fraenkel (1959) betekenen synthese en accumulatie van vluchtige oliën, alkaloiden en glycosiden algemeen bescherming tegen te hevige

exploitatie door fytofage insekten. Tijdens de coëvolutie van planten en insekten zouden sommige van deze defensiestoffen naderhand attractiestoffen voor mono- en oligofage insekten geworden zijn. Ten dele is deze opvatting zonder twijfel juist. Talrijke recente waarnemingen wijzen op een beschermende functie van plantestoffen. De bladeren van *Cocculus trilobus* bevatten insecticide (coccolobine) en vraatvoorkomende (isoboldine) alkaloiden. *Parabenzoin trilobum* wordt door het diacetaat van een sesquiterpeenalcohol (shiromodiolacetaat) tegen polyfage insekten beschermd en *Azadirachta* en *Melia* worden door sprinkhanen niet gegeten omdat in de bladeren specifieke triterpenen (meliaantriol, azadirachtine) voorkomen. De meeste *Asclepiadaceae* zijn voor fytofage dieren onaantrekkelijk: ze worden door bittere, toxische cardenoliden beschermd (hiervan wisten enkele insekten gebruik te maken ten eigen bate). Van ei tot imago dragen sommige vlinders (*Danainae*) en sprinkhanen (*Poekilocerus*- en *Phymateus*-soorten) de toxische verbindingen van hun voederplanten met zich mee. Zij hebben van hun levenswijze in dubbel opzicht profijt: indirect, omdat de voederplanten door fytofage zoogdieren niet gegeten worden, wat het accidentele verlies aan eieren en larven verlaagt, en direct, doordat zij zelf geen aanvaardbare prooi voor insektenetende amphibiëen, reptielen en vogels vormen (Reichstein, 1967; Reichstein *et al.*, 1968; Brower *et al.*, 1968). Op een gelijksoortige wijze concentreert de rups van *Callimorpha jacobaea* de alkaloiden van de voederplanten (*Senecio jacobaea*, *S. vulgaris*) in haar lichaam en geeft deze aan de vlinder door; in dit geval is echter de feitelijke oecologische betekenis van de opslag van alkaloiden door het insect nog onduidelijk (Aplin *et al.*, 1968). De in het geval van de *Asclepiadaceae* met zekerheid aangetoonde oecologische rol van de cardenoliden maakt het feit biologisch begrijpelijk, dat dergelijke verbindingen in zeer uiteenlopende groepen van planten optreden. Biogenetisch gezien zijn cardenoliden immers glycosiden van C_{23} -steroiden (feitelijk C_{21} -steroiden + acetaat). Steroïdsynthese, steroïdmetabolisme en glycosidering behoren bij het fundamentele instrumentarium van elke plantencel. Representeren de cardenoliden één van de talrijke mogelijkheden, waarvan planten gebruik kunnen maken om een levensvatbare organisatie op te bouwen, dan krijgt hun optreden zin: het wordt begrijpelijk, waarom mutatie en selectie in vele niet verwante taxa tot eenzelfde resultaat geleid hebben.

Afweer van insekten (en andere fytofage dieren) vormt echter slechts één van de talrijke oecologische aspecten van de secundaire plantestoffen. Deze metabolieten zijn veelal betrokken bij de verdediging van de plant

tegen fytopathogene bacteriën en schimmels. Alkaloiden zoals chelerythrine en sanguinarine remmen de ontwikkeling van fytopathogene schimmels. Tulpen en vele *Ranunculaceae* hebben de beschikking over een zeer actief antibiotisch systeem (tuliposiden, ranunculine) en de acetyleenverbindingen van kiemplanten van *Phaseoleae* remmen reeds in minimale concentraties de kieming van schimmelsporen (Fawcett *et al.*, 1968). De meeste saponinen bezitten een sterk fungistatische werking (Wolters 1968). Talrijke fenolen en chinonen zijn naar alle waarschijnlijkheid van groot belang voor de weerstand of zelfs algehele resistentie van planten tegen infecties. Onze inheemse Orchideeën bezitten een latent defensiesysteem: pas na verwonding en infectie van de knollen worden antimicrobiële stoffen zoals orchinol geproduceerd.

Vele geur- en reukstoffen zijn bloembioologisch belangrijk: zij adverteren de bloem aan bestuivende insecten en vogels. Op dit terrein kunnen de relaties ingewikkeld zijn: bijen conserveren bij het verzamelen het stuifmeel door toevoeging van een stof die de pollenkieming remt, maar de pollenleverancier is op zijn beurt in staat om toevallig op de stempel terecht gekomen remstof te inactiveren (Keularts en Linskens, 1968).

De remming of stimulatie van de groei, die de ene plant op de andere kan uitoefenen, heeft in vele gevallen een chemische basis. Sommigen veronderstellen, dat secundaire plantestoffen voor zulke allelopathische verschijnselen aansprakelijk zijn en dat zij een rol spelen bij de concurrentie tussen verschillende soorten in hetzelfde milieu. Maar zoiets is moeilijk te bewijzen. Voor *Salvia leucophylla* en andere saliesoorten van de chaparral van Californië lijkt allelopathie op chemische basis echter wel aangetoond te zijn: deze soorten verdampen aanzienlijke hoeveelheden cineol en kamfer, twee zuurstofhoudende, lipofiele monoterpenen, die kiemplanten van Dicotyledonen en Monocotyledonen sterk in hun groei remmen. De verrichte experimenten maken het aannemelijk, dat hier inderdaad van chemische competitie tussen soorten gesproken kan worden (Muller-Muller, 1964; Muller, 1965a en b; Muller-Hauge, 1967; Owen Asplund, 1968).

Plantestoffen vervullen ook een functie bij de aanpassing aan niet-biologische factoren van de groeiplaats. Er werd reeds op een mogelijke rol van de zeer uiteenlopende koolhydraat-reservepatronen van zaadplanten bij de aanpassing aan een kouder klimaat gewezen. Ook het chemisme van de oliën in zaden wordt door het klimaat beïnvloed; zo toonde Ivanow al in 1926 aan, dat het linoleenzuur-gehalte met dalende temperatuur toeneemt. Onderzoekingen met zulke oliën vormden de

basis van zijn theorieën over chemische evolutie. Het zeer uiteenlopende chemisme van de cuticulaire wassen zal op den duur vermoedelijk eveneens een oecologische verklaring vinden.

Het ingewikkelde maar fijn uitgebalanceerde spel van vele natuurkrachten vormt vooralsnog een terrein van vele speculaties en niet bewezen hypothesen. Een juiste oecologische en biologische interpretatie van de plantestoffen is echter van niet te onderschatten betekenis voor de toepassing van chemische kenmerken bij systematisch werk. Wel heeft het onderzoek daarnaar met vele moeilijkheden te kampen. Zo is het niet gemakkelijk om sluitende bewijzen voor biologische functies van secundaire plantestoffen te leveren. Ook de veelvuldigheid van de secundaire plantestoffen stelt ons voor een groot raadsel. Waarom vindt men in practisch elke soort er een geheel spectrum van? Waarom wisselen ze van taxon tot taxon? Waarom heeft bijvoorbeeld bijna elke soort van de *Papaveraceae* zijn eigen alkaloïdspectrum, terwijl accumulatie van chelerythrine en sanguinarine een doelmatig middel ter bestrijding van schimmelinfecties lijkt te zijn? Het grote aantal stoffen in elke plant berust misschien op het feit, dat elke biosynthese talrijke bijproducten oplevert. Dit verklaart echter nog niet de variatie van de hoofdprodukten, waarvoor in eerste instantie biologische functies aangenomen worden.

De zoöchemicus heeft het bij het bestuderen van dergelijke problemen in verschillende opzichten gemakkelijker. Dit zal, tot besluit, aan de hand van twee voorbeelden, die op afweerstoffen van kevers betrekking hebben, toegelicht worden.

In eerste instantie verraadt het gedrag van de dieren onmiddellijk het biologische doel van bepaalde stoffen. De loopkevers (*Carabidae*) bezitten klieren, waarvan de secreten voor de verdediging tegen predatoren dienen. Schildknecht en zijn medewerkers (1968a) onderzochten deze secreten bij talrijke soorten en vonden, dat de volgende chemische groepering mogelijk is:

- a Verzadigde carbonzuren (bijv. isoboterzuur)
- b Onverzadigde carbonzuren $\left[\begin{array}{l} \text{zonder paraffinen} \\ \text{gemengd met paraffinen} \end{array} \right.$
(bijv. tiglinezuur)
- c Mierenzuur + paraffinen (bemiddelen resorptie)
- d Salicylaldehyde $\left. \begin{array}{l} \\ e \text{ Cresol} \end{array} \right\} \text{fenolen}$
- f Chinonen (benzochinonen; toluchinonen)
- g Fenolen (bijv. hydrochinon) + H_2O_2 + katalase + peroxydase

De cytotoxische werking en daarmee de doelmatigheid van deze secreten neemt van a naar f toe; g kan als een complexe variant van f opgevat worden. Hiermee is voor een reeks van natuurstoffen, die in menig opzicht vergelijkbaar is met de secundaire plantestoffen, niet alleen het biologische doel maar tevens de tendens van evolutie binnen een groep van organismen duidelijk gemaakt. De resultaten van dit chemische onderzoek zullen ook voor de verdere systematische bewerking van de Carabidae van nut zijn en ze demonstrenen wederom, dat ook kleine moleculen voor de systematiek van belang kunnen zijn.

Nauwelijks minder leerzaam zijn de resultaten van Schildknecht en medewerkers (1968b) met waterkevers uit de familie van de Dytiscidae. Deze kevers produceren in abdominale klieren een antibiotisch werkzaam secreet, waarmee zij zich af en toe inwrijven. Dit secreet bestaat hoofdzakelijk uit fenolische benzoëzuur-derivaten. Een ander secreet wordt in klieren van de thorax gesynthetiseerd. Het thoracale secreet maakt de kevers voor vissen, kikkers en padden ongenietbaar. Tot grote verrassing werd gevonden dat het giftige secreet in hoofdzaak sterinen bevat. Oestron, oestradiol, testosteron, vrije en veresterde pregnadienon-derivaten en pregnenon-derivaten treden in de secreten van diverse soorten op, waarbij de structuurvariëaties het sterinegeraamte (C_{18} -, C_{19} - en C_{21} -sterinen), het aantal dubbele banden, het aantal hydroxyl- en carbonylgroepen en het al of niet veresterd zijn van alcoholische hydroxylen betreffen. De variatie in dit spectrum van stoffen bij een groep kevers lijkt veel op die welke bij secundaire plantestoffen algemeen wordt aangetroffen. Langs experimentele weg werd vastgesteld, dat al deze sterinen op vissen, kikkers en padden een sterk verdovende werking hebben.

Vanzelfsprekend is de kans veel groter, dat door mutaties tot stand gebrachte structuurwijzigingen bij afweerstoffen bewaard zullen blijven, wanneer deze veranderingen geen nadelige invloed op hun werking hebben. Op den duur kan zo een groot aantal molecuul-soorten evolueren, waarvan sommige zelfs werkzaamere zijn dan de oorspronkelijke en andere een toekomstige functie kunnen krijgen, die in een later stadium onder gewijzigde omstandigheden hoofdfunctie kan worden. De vele saponinen, alkaloiden en cardenoliden bij planten, de verwarrende veelvoud van sesquiterpeenlactonen en acetyleenverbindingen bij de *Compositae* en vele vergelijkbare spectra van plantestoffen kunnen misschien op een gelijksoortige wijze geïnterpreteerd worden.

Onder de recente organismen zijn de insecten, schimmels en bloemplanten met verreweg de grootste aantallen soorten vertegenwoordigd

(vgl. bijv. Wagenitz, 1967). Dit feit is niet zonder betekenis. De nauwe relaties tussen deze drie groepen van organismen zijn algemeen bekend: anthofiele insecten en entomofiele anthofyten zijn gezamenlijk geëvolueerd, evenals roestschimmels en vaatplanten.

De fytochemie en de zoöchemie zullen de basis leggen voor een beter begrip van de talrijke chemische interacties tussen organismen en voor een oecologische interpretatie van plantaardige metabolieten. Van de gewonnen inzichten zullen de chemosystematiek en uiteindelijk de biosystematiek veel kunnen profiteren.

Verwantschappen van de wormenfyla

DRS. J. VAN DER LAND

De indeling van het dierenrijk in fyla en de vraag naar hun onderlinge verwantschap behoren tot de moeilijkste maar ook meest intrigerende vraagstukken in de diersystematiek. De meeste problemen doen zich daarbij voor bij de groepen die men tot de wormen kan rekenen. De andere fyla zijn goed te karakteriseren, maar bij veel wormenfyla is dit niet het geval. In de meeste verwantschapssystemen nemen de wormen een centrale plaats in omdat volgens de gangbare opvattingen de meeste andere groepen ervan zijn af te leiden.

In de grote groep der wormen (Vermes) kan men samenvatten al die groepen van bilateraal symmetrische dieren (bilateria) die normaliter geen vast skelet bezitten en niet volkomen sedentair zijn. In de praktijk is deze definitie goed bruikbaar, al dekt ze eigenlijk meer een levensvorm dan een systematische groep. De onderscheiding der Vermes kan bij de huidige stand van de wetenschap verhelderend werken. Het gaat hier kennelijk om een flexibele groep met veel potenties, waaruit ook de meest succesvolle diergroepen konden voortkomen. Het is boeiend na te gaan, hoe de natuur met wormen op allerlei manieren heeft gemanipuleerd, hoe allerlei bouwplannen en structuren bij deze dieren als het ware zijn uitgeprobeerd.

Het lineaire systeem

Sinds de vorige eeuw reeds wordt de hoogste systematische categorie aangeduid met de term fylum. Aanvankelijk werd daarvan maar een gering aantal onderscheiden: zo noemt Haeckel (1872) er zeven (fig. 7), die hij beschouwt als de grote takken van de stamboom van het dierenrijk. Sindsdien ziet men bij de meeste auteurs een tendens tot het onderscheiden van steeds meer fyla. Dit is maar voor een gering deel het gevolg van de ontdekking van onbekende diergroepen (Ax, 1960), want bijna alle hogere groepen zijn al meer dan 100 jaar bekend. In de meeste gevallen

is er sprake van rangeninflatie: groepen van lagere orde, classes en ordines, kregen de rang van fylum. Een en ander is gedemonstreerd in de tabel, waarin een representatieve oudere indeling wordt vergeleken met een nieuwere.

Het zal velen weinig interesseren, of een groep als classis of als fylum wordt aangeduid. Toch is dit niet louter een formele zaak. Het is namelijk mogelijk het begrip fylum redelijk scherp te definiëren als een groep van dieren die wat de hele lichaamsbouw betreft fundamenteel verschilt van alle andere groepen. In veel gevallen is deze definitie bruikbaar, maar vooral bij de wormen kan er verschil van mening bestaan over de vraag wat fundamentele verschillen zijn. Vandaar dat pas het meer recente nauwkeurige onderzoek tot onderscheiding van een groter aantal fyla heeft geleid.

In de praktijk hanteert men in feite veelal een definitie als: een fylum is een groep van dieren waarvan het voor ieder duidelijk is dat de gehele lichaamsbouw fundamenteel verschilt van die van alle andere dieren, of waarvan de meeste onderzoekers niet kunnen inzien dat ze meer verwant zijn met één of enkele andere groepen dan met vele andere. Deze definitie bevat wel enkele vage elementen, maar er is toch mee bereikt dat over de inhoud van een fylum een redelijke mate van overeenstemming tussen de onderzoekers bestaat.

Er zijn nog enkele groepen die een niet geheel homogene indruk maken (Mesozoa, Nematomorpha), en er zullen wellicht nog enkele nieuwe groepen ontdekt kunnen worden, maar het ziet er niet naar uit dat het aantal te onderscheiden fyla van recente dieren nog veel zal toenemen. Men kan wel zeggen, dat het analytische werk in grote trekken is voltooid en dat men kan komen tot een redelijk stabiel lineair systeem, een systeem waarin de groepen eenvoudig op een rij geplaatst zijn.

Vanzelfsprekend wordt de indeling in een groot aantal fyla niet door iedereen geaccepteerd. Velen zullen niet gaarne een groep met weinig soorten de rang van fylum geven (bijv. het fylum Priapulida telt minder dan 10 soorten). Anderen vinden een groot aantal fyla onpraktisch omdat het systeem onoverzichtelijk wordt. Het is duidelijk dat dit geen principiële punten betreft. Anders is het met die auteurs die wel bepaalde verwantschappen menen te zien. Een extreem voorbeeld daarvan is Hadži (zie fig. 12), die slechts zes fyla erkent. Inderdaad is het mogelijk dat diepgaand verwantschapsonderzoek in de toekomst het beeld zal vereenvoudigen, maar het lijkt momenteel van het meeste belang dat de diverse groepen scherp worden onderscheiden: dit is van essentiële be-

Overzichten van het dierenrijk

Een oudere indeling (Ihle & Nierstrasz, 1928) en een nieuwere. De fyla zijn genummerd. De groepen die als *Vermes* kunnen worden beschouwd zijn *cursief* gedrukt. Bij de in deze eeuw ontdekte groepen is het beschrijvingsjaar vermeld. De groepen met uitsluitend parasieten zijn van een sterretje voorzien.

Oude indeling

Subregnum Protista

1 Protozoa

Subregnum Mesozoa

2 *Moruloidea*

Subregnum Metazoa

3 Porifera

4 Coelenterata subfylum Cnidaria

subfylum Ctenophora

5 *Plathelminthes* met o.a. classis *Nemertini*

Aschelminthes classis *Acanthocephala* classis *Nematoda* classis *Nematomorpha* classis *Rotatoria* classis *Gastrotricha* classis *Kinorhyncha*

7 *Annelida* met o.a.: ordo *Echiurida* classis *Sipunculida* aanhangsels: *Onychophora* *Tardigrada* *Linguatulida*

8 Arthropoda

9 Mollusca

10 Tentaculata classis *Phoronidea* classis *Bryozoa*

11 Brachiopoda

12 *Chaetognatha*

13 Echinodermata

14 *Hemichordata*

15 Chordata

Nieuwe indeling

Subregnum Protista

1 Protozoa

Subregnum Parazoa

2 Porifera

Subregnum Eumetazoa

3 Coelenterata

4 Ctenophora

5 *Plathelminthes*

6 *Nemertini*

7 *Gnathostomulida* (1956)

8 *Xenoturbellida* (1949)

9 *Mesozoa**

10 *Acanthocephala**

11 *Nematoda*

12 *Nematomorpha**

13 *Rotatoria*

14 *Gastrotricha*

15 *Kinorhyncha*

16 *Priapulida*

17 Entoprocta

18 *Annelida*

19 *Echiurida*

20 *Sipunculida*

21 *Onychophora*

22 *Tardigrada*

23 *Linguatulida**

24 Arthropoda

25 Mollusca

26 *Phoronida*

27 *Bryozoa*

28 Brachiopoda

29 *Chaetognatha*

30 Echinodermata

31 *Pogonophora* (1937)

32 *Hemichordata*

33 Chordata

tekenis voor verder synthetisch werk. Er is vrijwel geen belang mee gaand wanneer groepen op ondeugdelijke gronden binnen één fylum worden gehouden.

Verwantschapsonderzoek

Het lineaire systeem is voor praktische doeleinden voldoende. Voor zover er al meningsverschillen over bestaan zijn deze in de praktijk niet hinderlijk, behalve misschien wanneer het verschillen in nomenclatuur betreft (er bestaan immers geen regels voor de namen van de hogere categorieën). Ook geeft het lineaire systeem het voorlopige eindresultaat aan van de analytische fase van het onderzoek. Het geeft antwoord op de vraag welke verscheidenheid aan dieren op dit ogenblik bekend is.

Hoe tevreden men momenteel ook met het lineaire systeem kan zijn, toch wil men meer. De een zal deze drang naar meer kennis principieel willen formuleren en stellen dat pas wetenschappelijke systematiek wordt bedreven met het construeren van fylogenetische systemen, de ander zal dit wat minder dogmatisch zien, maar allen zullen graag meer over de onderlinge verwantschap van de groepen willen weten. Vooral met de hoogste groepen is dit in sterke mate het geval, wat in de loop der tijd een geweldige stimulans betekend heeft voor allerlei vormen van onderzoek.

De laatste twintig jaar heeft de kwestie van de onderlinge verwantschap van de fyla weer voortdurend in het middelpunt van de belangstelling gestaan en het lijkt dan ook opportuun, een overzicht van de stand van zaken te geven. Van enige vorm van consolidatie is nog geen sprake, maar het is wel mogelijk enkele veelbelovende richtingen van onderzoek aan te geven, waarbij de fyla van vrij levende wormen in het centrum zullen staan (parasieten vragen een geheel andere benadering).

Methoden van verwantschapsonderzoek

Een uitvoerige methodologische beschouwing is hier niet op zijn plaats, maar gezien de nog steeds bestaande meningsverschillen op dit terrein zijn enkele opmerkingen noodzakelijk.

Alvorens vast te stellen met welke methoden verwantschappen kunnen worden bepaald, moet vaststaan wat onder verwantschap is te verstaan. Het is merkwaardig, dat men het over een definitie van dit belangrijke begrip in de systematiek zo weinig eens is. Sinds Darwin wensen veel

auteurs onder verwantschap uitsluitend te verstaan genealogische verwantschap. Men beseft tegenwoordig meestal wel dat zoiets moeilijk te bepalen is, maar het ideaal blijft toch een op de fylogeneze (geschiedenis van het ontstaan der taxa) gebaseerd systeem en men spreekt dan ook graag van fylogenetische systematiek. In principe is hier geen bezwaar tegen en men kan inderdaad de opvatting huldigen, dat alleen een fylogenetisch systeem, dat wil zeggen een soort stamboom, interessant is. Als men evenwel nagaat, hoe men tot de opstelling van stambomen komt, blijkt de systematiek veelal de enige basis te zijn. De term fylogenetische systematiek houdt dus een cirkelredenering in. Het zal duidelijk zijn dat meer te zeggen valt voor de opvattingen van die systematici die onder verwantschap verstaan: de mate waarin organismen met elkaar overeenkomen, waarin ze op elkaar lijken, zij het dan ook niet in oppervlakkige zin. Zulke onderzoekers zullen fylogenie en systematiek als aparte vakken beschouwen met een verschillende vraagstelling. Het verschil tussen de twee opvattingen is overigens niet zo groot als wel wordt voorgesteld en als men zou kunnen concluderen uit de felheid waarmee de aanhangers van de twee richtingen elkaar bestrijden.

Voor het verwantschapsonderzoek is een aantal methoden beschikbaar; in het kader van dit opstel behoeven daarvan slechts enkele te worden genoemd.

Vergelijkend kenmerkonderzoek Het vergelijkend morfologisch onderzoek is de belangrijkste methode waarmee verwantschappen kunnen worden bepaald, althans op het niveau waar hier over gesproken wordt. Natuurlijk zal men hieraan een ruime inhoud geven en er bijv. ook onder begripen vergelijkende ethologie, vergelijkend chromosomenonderzoek, vergelijkende biochemie. Het is dus beter de meer algemene term vergelijkend kenmerkonderzoek te gebruiken. De diverse organen, structuren, gedragselementen, enz. zal men aan een apart vergelijkend onderzoek onderwerpen en men zal trachten kenmerkreeksen te onderkennen of te construeren. Het is belangrijk te noteren dat men, sinds Darwin, tracht dergelijke reeksen te begrijpen als reeksen van evolutiestadia, kenmerkfylogeneseën genoemd. Deze reeksen behoeven niet lineair te zijn, integendeel: ze zullen vaak het karakter van een stamboom dragen. Wanneer een kenmerk aan het begin van een dergelijke reeks geplaatst wordt zal men het primitief noemen, wanneer het meer naar het eind geplaatst wordt, spreekt men van een afgeleid kenmerk. Afhankelijk van het aantal en de belangrijkheid van de primitieve resp. afgeleide ken-

merken zal men een diergroep meer of minder primitief resp. afgeleid noemen. Aan deze termen dient dus geen fylogenetische maar uitsluitend een systematische betekenis te worden gehecht.

Paleontologisch onderzoek Uitgestorven dieren worden in principe niet anders behandeld dan recente organismen, maar toch heeft het paleontologisch onderzoek een eigen karakter: aan de hand hiervan kan men soms vrij volledige morfologische reeksen opstellen. Als deze reeksen organen of structuren betreffen waarop de systematiek kan worden gebaseerd, is het zelfs mogelijk redelijk betrouwbare fylogenese op te stellen. Mooie voorbeelden hiervan blijven overigens zeldzaam.

Ax (1960, p. 4) noteerde de volgende opmerking van een paleontoloog: "Heute beherrscht die Palaeontologie die Erforschung der Stammesgeschichte höherer systematischer Einheiten. Theorie und Praxis der Biologie der lebenden Organismen kreisen um die kleinsten systematischen Begriffe".

Helaas is deze opvatting volkomen onjuist. Inderdaad zijn er enkele hogere groepen, bijv. binnen de Vertebrata en binnen de Echinodermata, waarover uitsluitend de paleontologie ons veel kennis verschaft, maar voor het verwantschapsonderzoek op het niveau van de fyla heeft de paleontologie tot nu toe vrijwel niets opgeleverd. Men kan uit vondsten van fossielen concluderen, dat er vroeger dieren hebben bestaan die vermoedelijk niet tot een der recente fyla gerekend kunnen worden. Verder is bekend, dat waarschijnlijk alle niet tot de wormen behorende fyla al in het Cambrium voorkwamen; men mag wel aannemen dat de meeste wormenfyla toen ook al bestonden.

De meeste problemen betreffen wormachtige dieren, die bijzonder weinig bruikbare fossielen hebben opgeleverd. Bovendien hebben de belangrijkste ontwikkelingen zich kennelijk al in het precambrium voorgedaan, een periode waaruit weinig fossielen bewaard zijn gebleven. Wanneer men daarnaast bedenkt, dat de meeste kenmerken die voor de karakterisering van fyla gebruikt worden, aan fossielen niet te herkennen zijn, is de conclusie gewettigd, dat we van de paleontologie weinig of niets te verwachten hebben.

Ontogenetisch onderzoek Aan ontogenetische stadia heeft men vaak een bijzondere betekenis voor het verwantschapsonderzoek toegekend, gebaseerd op de 'biogenetische grondwet'. Deze heeft zeer veel invloed gehad, vooral in de variant die is gepropageerd door Haeckel, die in de

ontogenese een recapitulatie zag van de fylogenese. Ook nu zijn er nog aanhangers van deze theorie, al ziet men nu wel de vele beperkingen. Het lijkt evenwel zinloos een dergelijke theorie nog te hanteren als men, gezien de vele uitzonderingen, verplicht is voor ieder geval de juistheid op andere gronden aan te tonen. Het is beter te stellen, dat voor het vergelijkend kenmerkonderzoek in principe alle ontwikkelingsstadia in aanmerking komen. Een jonger stadium kan inderdaad conservatiever zijn dan het volwassen stadium, zodat het van grote waarde is voor het bepalen van verwantschappen, maar het omgekeerde kan even goed voorkomen. Het is dus onjuist aan de vergelijkende embryologie a priori een bijzondere waarde toe te kennen. Uitvoerige besprekingen van deze kwestie vindt men bij Smit (1961), De Beer (1962) en Siewing (1969).

Informatieverwerking Bij het verwantschapsonderzoek van de fyla doen zich uiteraard tal van praktische problemen voor. Eén van de belangrijkste lijkt op het ogenblik de vraag, hoe de grote hoeveelheid beschikbare informatie op adequate wijze verwerkt moet worden. In de praktijk gebeurt namelijk meestal het volgende.

Een onderzoeker die lange tijd één of meer fyla, of de primitiefste tegenwoordigers daarvan, heeft bestudeerd, komt tot de conclusie, dat de bestaande opvattingen over de verwantschappen van de fyla correctie behoeven. Hij zet zich vervolgens aan het opstellen van een nieuw systeem. Daarbij moet hij, als hij serieus te werk gaat, talrijke gegevens over hem onbekende fyla en vakgebieden uit de literatuur verzamelen. Voor het grootste deel zullen deze ontleend worden aan samenvattende werken, waarvan de inhoud veelal reeds enkele malen aan selectie en interpretatie onderhevig is geweest. De onbevredigende indruk die veel voorgestelde systemen maken, is naar mijn mening ten dele te verklaren uit deze werkwijze, waardoor een systeem op zeer heterogene basis ontstaat. Beter zou het zijn, wanneer men tot een of andere vorm van samenwerking zou komen. Dialogen in de literatuur en op symposia, die daartoe zouden kunnen bijdragen, ontaarden helaas meestal in fel verdedigen van eigen standpunten en langs elkaar heen praten.

Op het eerste gezicht veel acceptabeler resultaten krijgen auteurs van leerboeken die vinden dat zij de lezers een stamboom van het dierenrijk moeten leveren. Zij produceren een soort grootste gemene deler van in niet al te recente literatuur voorkomende systemen. Het resultaat is soms interessant in die zin dat men een goed overzicht krijgt van de overheersende meningen in een bepaald land in een bepaalde periode, of althans

van meningen die het effectiefst gepropageerd zijn. De op deze wijze tot stand gekomen systemen hebben meestal geen wetenschappelijke waarde, maar zijn wel van belang omdat toekomstige onderzoekers er mee geïndoctrineerd worden. Veelal dringen ze bovendien in vereenvoudigde vorm door in de populaire literatuur.

De onderzoekers die zich beperken tot één of enkele fyla kunnen zich met hun onderwerp veel intensiever bezig houden. Nauwe samenwerking van verscheidene van dergelijke specialisten en van vertegenwoordigers van speciale vakgebieden zoals embryologie, functionele morfologie en oecologie, zou een oplossing kunnen betekenen van het probleem van de informatieverwerking. Helaas is dit een utopie en dat zal het nog wel enige tijd blijven.

Belangrijke theorieën

Hiervoor is al opgemerkt, dat het vergelijkend kenmerkonderzoek de voornaamste beschikbare methode is en dat daarbij steeds getracht moet worden kenmerkfylogenese te vinden. Afhankelijk van de theorieën die men aanhangt zal men tot verschillende kenmerkfylogenese komen. Enkele daarvan dienen hier besproken te worden.

Theorieën over het ontstaan van de Metazoa Vrijwel allen zijn het er over eens, dat de meercellige dieren ontstaan zijn uit eencellige organismen, maar er bestaat verschil van mening over de weg waarlangs de ontwikkeling heeft plaatsgevonden, en dus over wat bij recente organismen als primitief beschouwd moet worden. In het plantenrijk vindt men alle overgangsvormen tussen eencelligen en meercelligen, maar in het dierenrijk komen dergelijke overgangsvormen niet meer voor; ze zijn althans nog niet gevonden. Men moet dus met hypothetische kenmerkreeksen de kloof overbruggen. De pogingen die daartoe zijn gedaan, moeten hier behandeld worden omdat zij de wormensystematiek direct raken.

De *gastraea-theorie* is vooral door Haeckel gepropageerd en ze telt ook nu nog veel aanhangers, vooral onder Duitse onderzoekers. De argumenten ervoor worden voornamelijk ontleend aan de ontogenie (recapitulatie-theorie). Men gaat ervan uit dat een meercellig dier is ontstaan uit een kolonie van protozoën die er uitzag als een holle bol, vergelijkbaar met een *Volvox*-kolonie en met de blastula als ontogenetisch stadium. Hieruit zouden dieren zijn ontstaan (door Haeckel *Gastrea* genoemd)

stelling dat het binnenste van de acoele Turbellaria als een syncytium is te beschouwen en dat dit een oorspronkelijke situatie is (primair syncytium), terwijl pas later cellularisatie is opgetreden. De meeste auteurs willen hier niet aan en beschouwen de Acoela als secundair gereduceerde dieren. Overigens schijnt door recent onderzoek wel duidelijk te zijn geworden dat wel degelijk celwanden aanwezig zijn, zodat niet van een syncytium of plasmodium gesproken kan worden; waarmee de basis van de theorie zou zijn weggevallen.

De amoëbolde-theorie (Reutterer, 1969) sluit bij de vorige aan in zoverre dat ook hierbij de Acoela als meest primitief beschouwd worden, maar over de weg daarheen wordt heel anders gedacht. Proacoela zouden volgens deze theorie ontstaan zijn uit een pseudoplasmodium gevormd door amoëbolde Protozoa. Als model voor deze ontwikkeling wordt genoemd de vorming van pseudoplasmodia bij Myxomycetes. Aan een deel van de ernstige bezwaren tegen de vorige theorie wordt hiermee tegemoetgekomen.

Coeloom-theorieën Bij het onderscheiden van de fyła, vooral van de wormenfyła, vormen de aan- of afwezigheid van lichaamsholten en de aard daarvan, belangrijke kenmerken. Bij het karakteriseren van de lichaamsholten stuit men echter op grote moeilijkheden, "difficulties intrinsic to the problem of how to characterize a space, a negative thing", zoals Remane (1963) opmerkt. Als de definiëring van de holten al moeilijkheden oplevert, dan is uiteraard het reconstrueren van orgaanfylogeneseën wel bijzonder lastig. Dit is een van de grootste problemen bij het verwantschapsonderzoek van de fyła. De in recente organismen aanwezige typen laten zich niet gemakkelijk in morfologische reeksen plaatsen, zodat ook hier allerlei theoretische overwegingen een overheersende rol spelen.

In de systematiek wordt vaak onderscheid gemaakt tussen dieren met een echt coeloom (eucoelomata) en dieren met een onecht coeloom (pseudocoelomata). Een echt coeloom wordt veelal gedefinieerd als een door epitheel omgeven holte, een 'pseudocoel' als een primaire lichaamsholte, dus als een direct uit het blastocoel van het embryo voortgekomen holte. In het eerste geval worden histologische, in het tweede geval ontogenetische criteria gehanteerd. Het is duidelijk, dat dit tot moeilijkheden moet leiden. Remane (1963) komt dan ook tot de conclusie, dat de term 'pseudocoel' in geen geval bruikbaar is en dat noch histologische, noch onto-

genetische criteria zonder meer te hanteren zijn. Volgens hem is de vraag naar de homologie van de lichaamsholten van de pseudocoelomata nog onbeantwoord. Dit geldt trouwens voor vrijwel alle groepen, wat ons er echter niet van behoeft te weerhouden, theorieën over het ontstaan van lichaamsholten op te stellen. Integendeel: zulke theorieën kunnen van veel waarde zijn bij pogingen tot het oplossen van de problemen.

Volgens de *nephrocoel-theorie* zijn lichaamsholten ontstaan als vergrotingen van de protonephridia zoals die bij de Plathelminthes voorkomen. Dit houdt in, dat de oorspronkelijke functie een excretorische zou zijn. Dit is een oude theorie, ontstaan in een tijd dat men niet veel over nephridia wist. Er is niet veel dat voor de juistheid ervan pleit en de verklarende waarde is gering, zodat zij tegenwoordig geen aanhangers meer heeft.

De *gonocoel-theorie* is ook een oude, in de vorige eeuw ontstane theorie, maar deze heeft wel veel aanhangers gevonden, ook in recente tijd. De lichaamsholtes zouden zijn ontstaan als uitgeholde gonaden, die na muscularisatie en gehele of gedeeltelijke sterilisatie de tegenwoordige coelomen hebben gevormd. Sommigen nemen als uitgangspunt platwormen met twee gonaden, in welk geval een ongesegmenteerd coeloom als primitief wordt beschouwd. De meesten denken aan langgerekte platwormen of vooral aan Nemertini met talrijke gonaden die pseudosegmentaal zijn gerangschikt. In het laatste geval heeft men tevens een verklaring voor het ontstaan van segmentatie. Een enkeling denkt dat beide ontwikkelingen zich hebben voorgedaan. Als belangrijkste argument voert men aan dat bij veel recente dieren de gonaden zijn verbonden met het coeloomepitheel. Enerzijds kunnen geen doorslaggevende argumenten tegen deze theorie worden ingebracht, maar anderzijds is er weinig enthousiasme voor op te brengen. Ze geeft momenteel nauwelijks enige stimulans voor verder onderzoek.

De *enterocoel-theorie* is eveneens in de vorige eeuw ontstaan. Ze zegt dat coelomen hun oorsprong hebben in darmblindzakken die van het darm-lumen werden gescheiden. Evidentie voor deze opvatting vindt men in de ontogenese van sommige groepen, waar coelomen inderdaad zo ontstaan. Hier wordt dus de recapitulatie-theorie toegepast. Tot zover zijn de talrijke voorstanders van deze theorie het met elkaar eens, maar over de verdere uitwerking bestaat veel verschil van mening. Het afsnoeren van

darmblindzakken kan uiteraard in principe in elke groep plaatsvinden. Aanvankelijk nam men vaak de platwormen als uitgangspunt, later ging men veelal uit van Coelenterata, zowel sedentaire als pelagische. In recente tijd gaat men uit van primitieve hypothetische dieren, met name van Haeckels 'gastrea' (bijv. Remane, 1950, en Marcus, 1958), met uitzondering van Jägersten (1955), die uiteraard denkt aan de door hem zelf gepostuleerde 'bilaterogastrea' (fig. 3-4). Bijna steeds wordt deze theorie gekoppeld aan een verklaring van het ontstaan van segmentatie (fig. 5), zodat de meeste voorstanders tevens gesegmenteerde coelomata als primitiever beschouwen dan acoelomata en ongesegmenteerde coelomata.

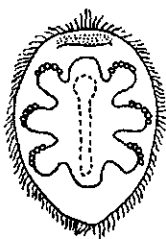


Fig. 3 De hypothetische bilaterogastrea met darmblindzakken; bovenaanzicht. De gonaden zijn als bolletjes aangegeven, de mondopening met een onderbroken lijn.

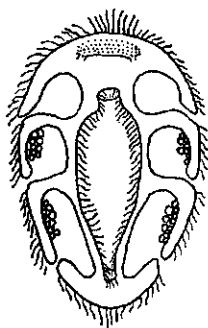


Fig. 4 De hypothetische proto-coeloma van Jägersten. De darmblindzakken zijn coeloomcompartimenten geworden en de mond is in het midden gesloten zodat er twee openingen zijn ontstaan, waarvan de achterste als anus fungeert.

Lichaamsholten ontstaan vaak als 'schizocoel', dat wil zeggen, dat ze in het embryo ontstaan als holten in groepen cellen van het mesoderm. Volgens de *schizocoel-theorie* is in de fylogeneses het zelfde gebeurd. De voorstanders van deze theorie vormen overigens een nogal heterogene groep met veel verschillende opvattingen. Verscheidene beschouwen theoretisch morfologische en ontogenetische criteria

als niet van veel belang voor de karakterisering van de holten en enkelen van hen willen de nadruk leggen op de mechanische functie, hoe dan ook geformuleerd. In het algemeen kan men zeggen dat deze theorie nooit behoorlijk is geformuleerd, wat ook wel de reden zal zijn dat hij in recente tijd vrijwel niet meer is gepropageerd. Hadži (1963) is als aanhanger te beschouwen.

Segmentatie-theorieën Veel dieren zijn gesegmenteerd en metamerie is meer dan eens ontstaan. De gedeeltelijke segmentatie van de Chordata en de volledige segmentatie van de lintwormen staan dan ook geheel op zichzelf. Hier zullen alleen de bij vrij levende wormen voorkomende typen worden besproken.

Uiteraard is segmentatie in één of enkele orgaanstelsels minder belangrijk dan een segmentatie van vele orgaanstelsels. In het eerste geval spreekt men van pseudosegmentatie (bijv. de segmentatie van de cuticula van sommige Nematoda en de metamere rangschikking van gonaden en darmblindzakken bij veel platwormen). Als echte segmentatie worden gewoonlijk alleen die typen beschouwd waarbij in elk geval ook het spierstelsel en het coeloom betrokken zijn, wat meestal inhoudt dat het coeloom door septa in compartimenten is verdeeld. Er zijn groepen waarbij slechts enkele segmenten voorkomen, meestal drie (oligomeria), en groepen waar talrijke segmenten voorkomen (annulata).

Het spreekt vanzelf, dat de aan- of afwezigheid van segmentatie en de aard van de segmentatie als belangrijk worden beschouwd voor de typing van de fyta. De diverse theorieën betreffende het ontstaan van de segmentatie moeten hier dan ook genoemd worden. Sommige daarvan zijn gekoppeld aan de hiervoor behandelde coeloomtheorieën.

Volgens de *pseudosegmentatie-theorie*, die ook nu nog veel aanhangers telt, is echte segmentatie ontstaan uit pseudosegmentatie. Men gaat uit van Plathelminthes of Nemertini, dieren zonder coeloom dus, waarbij men nogal eens een min of meer duidelijke metamere rangschikking aan kan treffen van elementen van het excretiesysteem, het zenuwstelsel, de voorplantingsorganen en de darm. Met het spierstelsel is dit nooit het geval en men neemt dan ook aan dat dit pas tijdens verdere ontwikkelingen gesegmenteerd is als aanpassing aan een zwemmende levenswijze. Veelal wordt deze theorie beschouwd als een aanvulling op de gonocoel-theorie.

Volgens de *cyclomeer-theorie*, die altijd gekoppeld wordt aan de enterocoel-theorie, komt metamerie voort uit de radiaire symmetrie zoals die bijv. bij zeeanemonen te zien is. Uit darmblindzakken van holtedieren zouden coeloomcompartimenten ontstaan (fig. 5). Volgens de bekendste variant van deze theorie moet worden uitgegaan van vier darmblindzakken, waaruit in de primitiefste bilateraal symmetrische dieren vijf coeloomcompartimenten ontstaan. Als in dit opzicht meest primitieve bilateria worden derhalve beschouwd dieren met drie segmenten: een prosoma met een procoel, een mesosoma met linker en rechter mesocoel en een metasoma met linker en rechter metacoel (Remane, 1950, 1963b). Deze theorie vereist een groot voorstellingsvermogen en lijkt erg onwaarschijnlijk, maar er zijn ook nu nog belangrijke voorstanders te vinden.

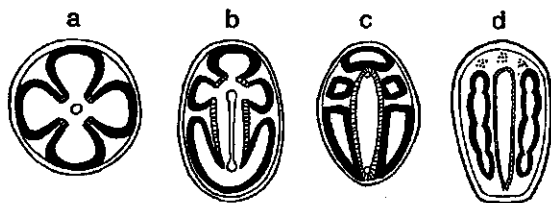


Fig. 5 Schematische voorstelling van de cyclomeer-theorie (naar Remane, 1950). Uit radiair symmetrische dieren met vier darmblindzakken (a) zijn bilateraal symmetrische dieren met vier darmblindzakken (b) ontstaan en daaruit trimere dieren met vijf coeloomcompartimenten (c). Uit deze laatste zouden de polymere dieren zijn ontstaan, waarvan het meest primitieve stadium is weergegeven (d). Vergelijk fig. 5d met fig. 19.

De aanhangers van de reeds zeer oude *ketting-theorie* huldigen de opvatting dat de oorsprong van segmentatie gezocht moet worden in onvolledige geslachtelijke voortplanting. Bij veel wormen en met name bij Plathelminthes, komt een vorm van asexuele voortplanting voor waarbij aan het achtereind van een dier nieuwe individuen ontstaan, die loslaten nadat ze volledig ontwikkeld zijn. Zodoende ontstaan kettingen van individuen in verschillende stadia van ontwikkeling. Wanneer er geen afsnoering meer zou optreden zou men van een gesegmenteerd individu kunnen spreken. Voor het verklaren van de segmentatie bij de lintwormen is deze theorie wellicht bruikbaar, maar de meeste onderzoekers voelen niet voor een dergelijke verklaring voor het ontstaan van segmentatie bij dieren met een coeloom.

De eerder genoemde opvattingen van Jägersten, samen te vatten onder de betiteling *bilaterogastraea-enterocoel-theorie*, houden ook een verklaring voor het ontstaan van segmentatie in. Deze onderzoeker neemt aan dat hij bij de meest primitieve dieren met een coeloom (protocoeloma), dit coeloom in zes compartimenten was verdeeld, dus ontstaan gedacht kan worden uit zes darmblindzakken, drie links en drie rechts (fig. 3-4). Volgens deze opvattingen worden dus coelomata met drie segmenten in dit opzicht als primitiever beschouwd dan die met meer segmenten en ook dan dieren zonder coeloom.

De *zwem-theorie* wordt aangehangen door verscheidene auteurs die segmentatie beschouwen als een aanpassing aan zwemmen, en wel dat veel voorkomende type van zwemmen waarbij het lichaam golfbewegingen uitvoert. Aan dit onderwerp is nogal wat aandacht besteed (zie de uitvoerige beschouwing van Clark, 1964). Men kan op goede gronden aannemen, dat de segmentatie van de Annelida géén verband houdt met het zwemvermogen. Dieren zonder een spoor van segmentatie kunnen even goed zwemmen. Men kan aannemelijk maken dat een gesegmenteerde opbouw van de lengtespieren eerder een nadeel vormt. Voor het ontstaan van de weinige segmenten bij de oligomeria is deze theorie uiteraard ook niet aantrekkelijk. Bij de Chordata ligt de zaak anders; men neemt hier in het algemeen aan, dat de gedeeltelijke segmentatie begonnen is met spiermetamerie als aanpassing aan het zwemmen. Dit is mechanisch verklaarbaar als men ervan uitgaat, dat er eerst een stevige chorda aanwezig was.

Deuterostoom-theorie Dit is een theorie die men slechts zelden duidelijk geformuleerd vindt (bijv. Boettger, 1952), maar waar wel altijd verstrekkende conclusies uit getrokken worden. De indeling van alle bilateria in twee groepen, de protostomia en de deuterostomia, een verdeling die de meeste recente auteurs nog als juist beschouwen, is hoofdzakelijk op deze theorie gebaseerd.

De theorie steunt op ontogenetische waarnemingen en heeft de recapitulatie-theorie als achtergrond. Bij een aantal groepen, protostomia genoemd, ziet men gedurende de ontogenese het volgende gebeuren: de blastoporus wordt grotendeels gesloten en de overblijvende opening ontwikkelt zich tot de mondopening van het volwassen dier (fig. 6). Ergens anders ontstaat een nieuwe opening die later de anus wordt. Bij andere groepen, aangeduid als deuterostomia, ontwikkelt de rest van de blasto-

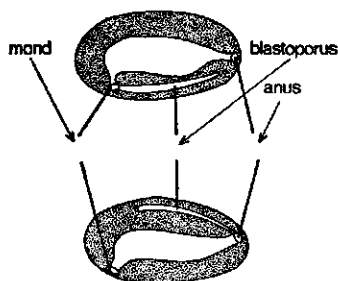


Fig. 6 Schematische voorstelling van de deuterostoom-theorie. De protostomia (boven) leiden tot de deuterostomia (onder) wanneer men zich voorstelt dat ze zich omdraaien. Het centrale zenuwstelsel, dat ongeveer op de plaats van de blastoporus ontstaat, komt aan de rugzijde te liggen.

porus zich tot anus, terwijl op een andere plaats de latere mond als een nieuwe opening wordt gevormd. Volgens ontogenetische criteria is de anus van de deuterostomia dus homoloog te noemen met de mond van de protostomia. De deuterostoom-theorie trekt hier fylogenetische conclusies uit. De deuterostomia zouden uit protostomia zijn ontstaan, waarbij een nieuwe mondopening wordt gevormd en waarbij de dieren zich bovendien omgedraaid zouden hebben, zodat de buikzenuwstreng rugzenuwstreng werd.

Zoals al gezegd is deze theorie nooit behoorlijk uitgewerkt, maar wanneer men dit wel zou doen zou men op grote moeilijkheden stuiten. Men zou zich kunnen voorstellen, dat de richting van de voedselstroom door de darm is omgekeerd en dat de achterkant van het dier voorkant werd. Men zou zich ook kunnen voorstellen dat er een tussenstadium met twee monden is geweest. Er bestaat geen enkele aanwijzing dat een van beide ontwikkelingen heeft plaatsgevonden. Wanneer het duidelijk onverantwoord is uit de ontogenetische ontwikkelingen conclusies te trekken betreffende de orgaanfylogenie, is het eveneens onverantwoord op een dergelijk relatief eenvoudig kenmerk een tweedeling van het grootste deel van het dierenrijk te baseren. Daar komt nog bij, dat het kenmerk voor een aantal groepen slecht bruikbaar is. Er zijn dieren waarbij geen invaginatie optreedt en waarbij dus ook geen blastoporus ontstaat. Er zijn dieren waarbij de blastoporus geheel gesloten wordt en zowel de mond als de anus nieuw gevormd worden. Er zijn dieren waarbij zowel de mond als de anus uit de blastoporus ontstaan. Deze en andere variaties en uitzonderingen duiden er al op, dat het onjuist is dit kenmerk apart te hanteren. Het moet gebruikt worden in combinatie met andere kenmerken. Dit blijkt in een aantal gevallen heel goed mogelijk, zodat het kenmerk

ongetwijfeld waarde heeft, maar met name bij de wormen is een indeling in prostostomia en deuterostomia onverantwoord. Het is zeer wel mogelijk, dat deuterostomie in de loop van de evolutie meer dan één maal is ontstaan. De eenvoudige voorstelling van zaken zoals die in ieder leerboek wordt gegeven, moet dus met groot wantrouwen bezien worden.

Saltatie-theorie De theorie van de sprongsgewijze evolutie of saltatie-theorie wordt in de zoölogie vrijwel niet meer aangehangen, maar hierop bestaat één uitzondering. Door velen wordt namelijk neotenie nog beschouwd als een mogelijke vorm van sprongsgewijze evolutie.

Onder neotenie is hier verstaan een ontwikkeling waarbij volwassen dieren kenmerken van jongere stadia krijgen. Ongetwijfeld heeft dit in de evolutie een belangrijke rol gespeeld, vooral ook bij wormen, maar wanneer men nagaat, hoe de term is gebruikt, ziet men de neotenie vrijwel steeds als een 'deus ex machina' ten tonele gevoerd. Men beschouwt dit verschijnsel kennelijk als een gebeurtenis, als een 'saltatie', en niet als een langzame ontwikkeling. Men stelt zich voor, dat het volwassen stadium plotseling verdween en dat alleen de larve overbleef. Dit idee is uiteraard geïnspireerd op waarnemingen van aberrante toestanden bij salamanders, maar waarschijnlijker is het dat neotenie een langzame ontwikkeling is geweest. Men dient daarbij in het oog te houden, dat neotenie nooit slaat op hele dieren maar steeds op aparte organen, hoe veel dit er ook geweest mogen zijn. Neotenie is dus een aanduiding voor een bepaald type van kenmerkfylogenese.

Ook het tegengestelde van neotenie, dus een ontwikkeling waarbij jongere stadia kenmerken van de volwassen vormen krijgen, kan voorkomen. Dit type van kenmerkfylogenese, door De Beer (1962) acceleratie genoemd en door Siewing (1969) aangeduid als excalatie en basale abbreviatie, heeft veel minder aandacht gekregen, ofschoon het wellicht niet minder zeldzaam is.

Termen als neotenie en acceleratie kunnen wel gebruikt worden, al zijn ze bepaald niet onmisbaar, mits men maar duidelijk maakt dat men hiermee niet tevens de saltatie-theorie als juist aanvaardt. Het bestaan van sprongsgewijze evolutie bij dieren is tot nu toe op geen enkele wijze aannemelijk gemaakt.

Verwantschapssystemen

In het voorgaande is duidelijk geworden, dat het verwantschapsonder-

zoek van de fyla verre van eenvoudig is en dat verscheidene kenmerk-fylogenetische theorieën te hulp moeten worden geroepen. Hieruit volgt dat bij het maken van een verwantschapssysteem het resultaat in sterke mate afhangt van de theorieën die men als juist aanvaardt. Aan de hand van een aantal voorbeelden kan dit worden gedemonstreerd. Zoals gebruikelijk worden de systemen weergegeven in figuren die lijken op stambomen (ze worden dan ook wel ten onrechte als echte stambomen, dus als fylogenetische systemen, opgevat). Om ze vergelijkbaar te maken, zijn alle systemen in de zelfde trant weergegeven en de nomenclatuur is, zo nodig, aangepast aan die van het lineaire systeem in de tabel.

Systemen van Haeckel Ongetwijfeld is Haeckel een van de grootste producenten van verwantschapssystemen geweest. Zoals blijkt uit fig. 7 is hij eenvoudig begonnen. In dit systeem van 1872 is maar één hypothetische groep, de Archelminthes, opgenomen. Opvallend is dat de Coelenterata van de Porifera worden afgeleid. Alle wormen worden nog in één phylum geplaatst en daarvan worden op weinig gedetailleerde wijze de vier meest succesvolle groepen afgeleid.

Haeckel heeft later nog talloze andere systemen opgesteld, maar deze worden steeds verwarrender en theoretischer, vooral doordat er talrijke hypothetische groepen in worden opgenomen. Hij paste zijn recapitulatie-theorie steeds consequenter toe en hij beschreef allerlei ontogenetische

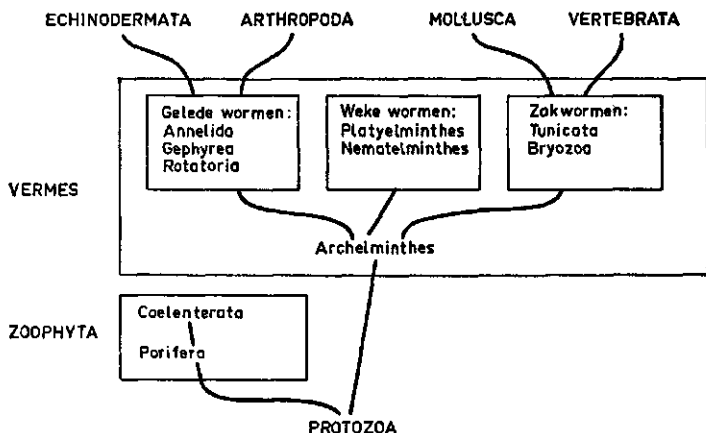


Fig. 7 Het systeem van Haeckel (1872). De fyla zijn in hoofdletters aangegeven.

stadia als uitgestorven groepen. Het systeem weergegeven in fig. 8 is gebaseerd op de laatste door Haeckel gemaakte stambomen. Om de zaak niet te gecompliceerd te maken zijn slechts enkele hypothetische groepen opgenomen. Men ziet onder andere vermeld het phylum Gastraeades, gebaseerd op het gastrula-stadium in de ontogenese, en de Trochozoa, gebaseerd op de trochophora-larve van sommige wormen en van de molusken.

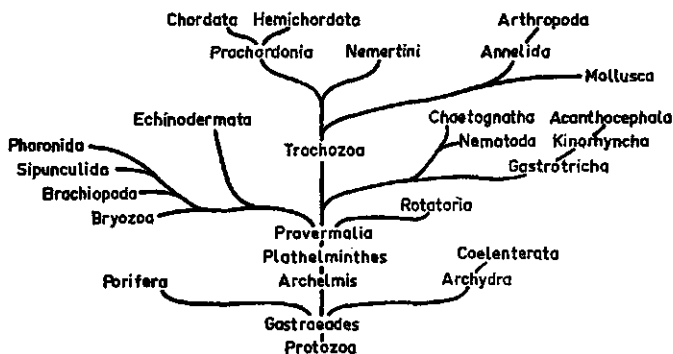


Fig. 8 Het systeem van Haeckel (1926).

De systemen van Haeckel hebben alleen nog historische waarde, maar als zodanig zijn ze dan ook belangrijk omdat Haeckel veel invloed heeft gehad op latere auteurs. Het is leerzaam te beseffen, dat het laatstgenoemde systeem, dat in een niet eens zo erg ver verleden door velen als goed gefundeerd werd beschouwd, thans in vrijwel geen enkel opzicht nog bruikbaar is.

Een recent leerboekstelsel Als voorbeeld van een leerboekstelsel werd gekozen dat van de Amerikaan Hickman (1967), een stelsel dus dat de 10 tot 15 jaar geleden in Amerika heersende opvattingen weergeeft (fig. 9). Dit houdt in, dat het een sterke gelijkenis vertoont met dat van Hyman (1940). Alleen komt de vooral bij Amerikaanse auteurs aanwezige tendens tot het onderscheiden van veel fyla er nog iets sterker in naar voren. De invloed van Haeckel is nog merkbaar aan het feit dat er namen van larven (planula, trochophora) en van een hypothetische larve (diplaurula) in het stelsel voorkomen. Verder komen de planuloïde-theorie

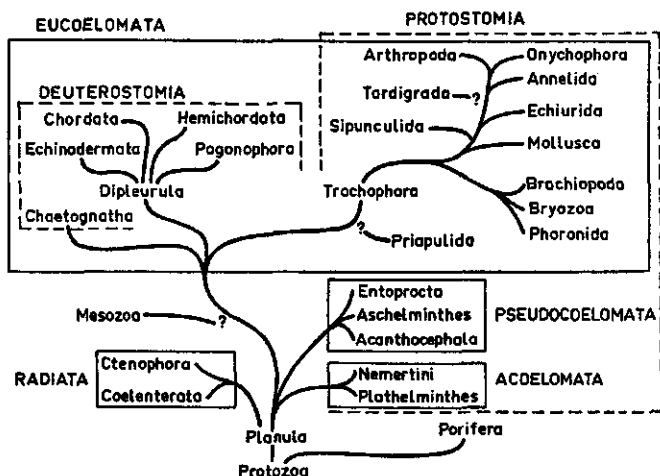


Fig. 9 Het systeem van Hickman (1967).

en de deuterostoom-theorie tot uitdrukking (de laatste enigszins vaag: de hokken voor protostomia en deuterostomia zijn niet geheel gesloten). De vooral bij engels sprekende auteurs bestaande opvatting dat er echte en onechte coelomen bestaan en dat beide slechts eenmaal zijn ontstaan komt naar voren in de onderscheiding van eucoelomata en pseudocoelomata.

Het systeem van Marcus Marcus (1958) kan worden beschouwd als een vertegenwoordiger van de Duitse fylogenetische school, waar onder anderen ook Boettger (1952) en Remane (1950, 1963) toe behoren. Het systeem van Marcus (fig. 10) toont hoe de gastraea-, de enterocoel-, de cyclomeer- en de deuterostoom-theorie worden toegepast. Met alle andere Metazoa worden ook de Porifera van een gastraea-vorm afgeleid. De Coelenterata worden als primitief beschouwd. De bilateria worden vanaf de basis in twee groepen verdeeld, beide af te leiden van dieren die een coeloom bezaten en uit drie segmenten bestonden. Vandaar dat de Plathelminthes, die geen coeloom bezitten en die door veel auteurs als primitief worden beschouwd, in dit systeem als sterk afgeleid zijn voorgesteld (zij zouden reducties hebben ondergaan waarbij onder meer ook de anus zou zijn verdwenen). Het zelfde geldt voor wormen met een enkel-

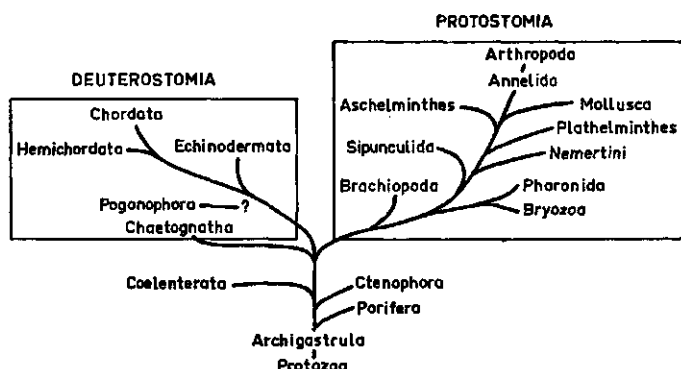


Fig. 10 Het systeem van Marcus (1958).

voudig coeloom als de Aschelminthes. Er is geen onderscheid gemaakt tussen eucoelomata en pseudocoelomata, wat een van de redenen is waarom de Entoprocta hier niet van de Bryozoa-Ectoprocta zijn gescheiden. Opvallend is, dat nogal wat sedentaire dieren (Phoronida, Bryozoa, Brachiopoda) als primitief moeten worden beschouwd, evenals sommige half-sedentaire wormengroepen (Pogonophora, Sipunculida). De Duitse onderzoekers voelen over het algemeen weinig behoefte aan het onderscheiden van veel fyla.

Het systeem van Jägersten Jägersten (1955, 1959) heeft zich alleen met de primitiefste groepen beziggehouden en hij heeft dan ook geen poging gedaan een volledig systeem te maken (fig. 11). Zijn bilaterogastraea-theorie is in feite een variant van de gastraea-theorie zodat zijn systeem niet veel afwijkt van dat van Marcus. Hij beschouwt echter de radiaal symmetrische Coelenterata en Ctenophora als afgeleid van bilateraal symmetrische vormen. De Mesozoa worden afgeleid van de bilatero-

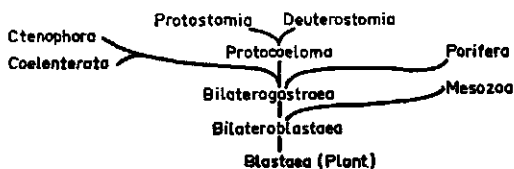


Fig. 11 Het systeem van Jägersten (1955).

blastaea-vorm en daarmee steunt Jägersten dus, zij het met enige twijfel, de oude opvatting dat deze parasitaire wormen zijn te beschouwen als de meest primitieve recente Metazoa. Enerzijds geeft hij een van de weinige kritische beschouwingen over de deuterostoom-theorie, maar anderzijds houdt hij nog wel vast aan de daarop gebaseerde verdeling van de hogere bilateria.

Het systeem van Hadži Hadži is vooral bekend geworden door de propaganda die hij heeft gemaakt voor de plasmodium- of syncytium-theorie. Daarnaast heeft hij echter ook ideeën naar voren gebracht betreffende de verwantschap van de hogere fyla. Aanvankelijk publiceerde hij in het Sloweens en pas na diverse artikelen in het Engels en Duits te hebben geschreven heeft hij een zekere faam verworven. Bovendien werd een Engelse bewerking van zijn boek over de evolutie van de Metazoa gepubliceerd (1963). Het gevolg was dat de plasmodium-theorie veel aandacht heeft gekregen, zelfs in leerboeken, zij het dan vooral als curiositeit. Ook indien men de plasmodium-theorie minder geslaagd vindt, kan men toch

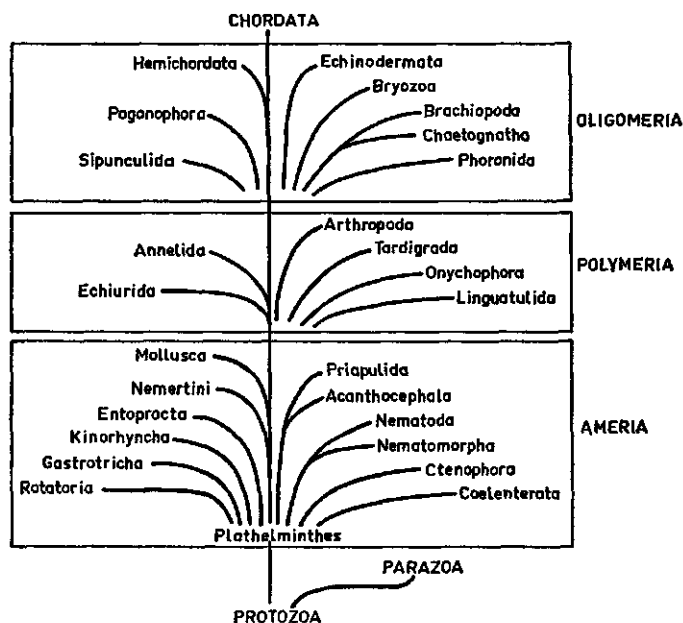


Fig. 12 Het systeem van Hadži (1963). De fyla zijn in hoofdletters aangegeven.

wel waardering hebben voor Hadži's kritische benadering van vele problemen. In zijn systeem (fig. 12) ziet men diverse afwijkende ideeën gedemonstreerd. Een gevolg van de plasmodium-theorie is, dat alle andere Metazoa van de Plathelminthes worden afgeleid. De recapitulatie-theorie wordt nadrukkelijk verworpen, zodat in het systeem geen namen van larven voorkomen, evenmin als de indeling in protostomia en deuterostomia. Daarentegen wordt het al of niet gesegmenteerd zijn van veel belang geacht. Hadži beschouwt iedere lichaamsholte als coeloom (sensu lato) en een strenge scheiding in typen acht hij veelal niet mogelijk (dit wijst op de schizocoel-theorie). Een uitzondering wordt gemaakt voor de coelomen sensu stricto, dat wil zeggen de gesegmenteerde coelomen en de daarvan af te leiden typen. Wat het ontstaan van segmentatie betreft is hij een aanhanger van de pseudosegmentatie-theorie (wellicht gekoppeld aan de gonocoel-theorie), zodat hij de Annelida afleidt van dieren die te vergelijken zijn met Nemertini. De groepen met een gering aantal segmenten (oligomeria) worden afgeleid van groepen met een groot aantal segmenten (polymeria). Overigens is het hele systeem weinig gedetailleerd. Een nieuwigheid is de opvatting dat de Chaetognatha door neotenie uit Brachiopoda zijn ontstaan.

Het systeem van Larsson De uitvoerige beschouwingen van Larsson (1963, 1965), die nog maar gedeeltelijk gepubliceerd zijn, zijn zeer opmerkelijk. Deze auteur is een coleopteroloog die een theoretische studie van alle grote groepen van het dierenrijk noodzakelijk acht als basis voor zijn eigen onderzoek. Dat hij zich hiermee op terreinen begeeft waarvan zijn kennis volkomen ontoereikend is vindt hij eerder een voordeel dan een nadeel: "...perhaps owing to my lack of knowledge, ideas occurred to me which do not follow the traditional lines" en "...a subject must be viewed from the outside also". Inderdaad is hij erin geslaagd een geheel nieuw systeem te ontwerpen (fig. 13), voornamelijk op basis van de in zijn cormus-theorie neergelegde ideeën. De deuterostomia en de protostomia erkent hij als systematische groepen, maar hij geeft er een geheel nieuwe betekenis aan. Bij de deuterostomia, met aan de basis de kolonievormende Bryozoa, heeft de seksuele fase de overhand gekregen. Bij de protostomia, met aan de basis de kolonievormende Entoprocta, heeft de asexuele fase de overhand gekregen ten koste van de seksuele fase die alleen nog aanwezig is in de vorm van gonaden. Overigens komen nog wel enkele andere merkwaardige opvattingen in het pas gedeeltelijk voltooide systeem tot uitdrukking. De Brachiopoda zijn naar de deuterostomia over-

4

statisch skelet. Wormen kunnen zich maar op twee manieren actief voortbewegen: door middel van cilia en door middel van spiercontracties. Wil de laatste methode effectief zijn dan is een skelet nodig en bij wormen is dat per definitie een hydrostatisch skelet, door de aanwezigheid waarvan de lengte- en ringspieren van de lichaamswand als elkaars antagonist kunnen optreden. Ook het overbrengen van spierkracht naar andere delen van het lichaam moet via een skelet plaatsvinden. Parenchymatisch weefsel (zoals bij de platwormen voorkomt) kan daarvoor dienst doen, maar met vloeistof gevulde holtes werken veel efficiënter.

Coelomen hebben nog meer voordelen, zoals onbelemmerde darmbewegingen, goed transport van metabolieten, goede osmoregulatie en ruimte voor de gonaden, maar deze zijn volgens Clark secundair.

Wormen met een enkelvoudig coeloom maken voor de locomotie gebruik van veranderingen in de lichaamsvorm als gevolg van contracties van de spieren van de lichaamswand. Dergelijke wormen leven voor het merendeel in permanente of semipermanente gangen of buizen in de grond. Daarin kunnen ze zich voortbewegen door middel van peristaltische bewegingen veroorzaakt door antagonistische contracties van zowel ring- als lengtespieren. Deze dieren hebben vaak een slurf of een introvert. Deze lichaamsdelen, waarin het coeloom zich voortzet, kunnen door speciale lengtespieren (retractoren) ingestulpt en door de druk van de coeloomvloeistof uitgestulpt worden. Een slurf of een introvert kan dan ook, doordat hij werkt als een wig, een goed graafinstrument zijn.

Als voorbeeld van de weinige wormen met een enkelvoudig coeloom die een actief gravende levenswijze hebben, worden hier de Priapulida genoemd. De larven daarvan (fig. 14) maken voor de voortbeweging alleen gebruik van een introvert, de volwassen dieren maken tevens gebruik van peristaltische bewegingen (fig. 15). Dergelijke wormen verkeren in de onaangename situatie dat bij iedere beweging vrijwel alle spieren moeten worden gebruikt en men mag wel aannemen dat dit de reden is dat bij de meeste dieren van dit type een sterke neiging bestond een minder vermoeiend leven te kiezen. Vele zijn min of meer sedentair en het hydrostatisch skelet wordt dan vooral gebruikt voor bewegingen van slurf of tentakels (fig. 16).

Volgens Clark zijn alleen wormen met een door septa in vele compartimenten verdeeld coeloom in staat langere tijd te graven, doordat verhoogde vloeistofdruk veroorzaakt door spiercontracties in één segment, zich niet voortplant door het hele dier. Dit komt alleen voor bij de Annelida en de regenwormen kunnen het best als voorbeeld dienen (fig. 17).

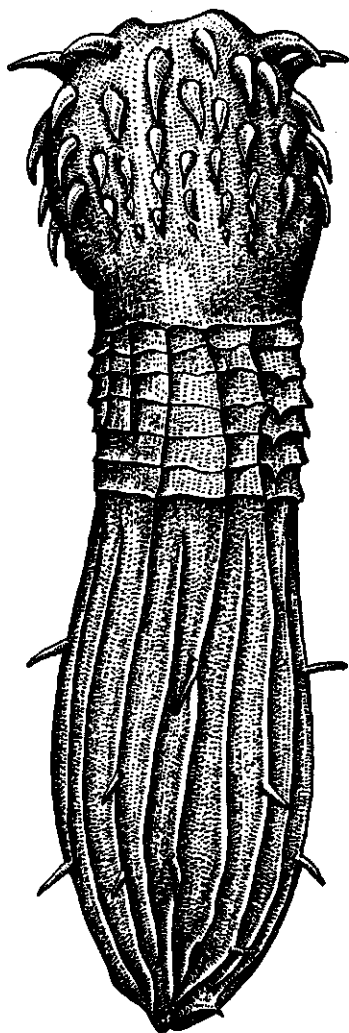


Fig. 14 Larve van *Tubiluchus corallicola* (Priapulida). Voorbeeld van een worm met een enkelvoudig coelom waarbij de introvert het enige voortbewegings-apparaat is. Het achterlijf kan geen peristaltische bewegingen uitvoeren zoals bij volwassen priapuliden wel mogelijk is (zie fig.15); uiteraard kan het wel in sterke mate van volume veranderen. Bij gravende dieren treft men allerlei gradaties van radiaire symmetrie aan; *Tubiluchus* is één van de meeste extreme voorbeelden.

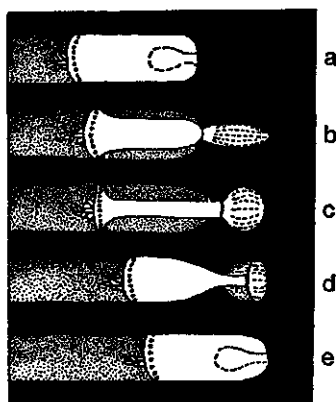


Fig. 15 Schematische voorstelling van de graafmethode van *Priapulus*. *a*, Het voorste deel van het lichaam (introvert) in ingestulpt. *b*, Als gevolg van contractie van de ringspieren wordt de introvert met grote kracht uitgestulpt. *c*, De lengtespieren van het abdomen en de ringspieren van de introvert verslappen, de ringspieren van het abdomen (met uitzondering van de achterste) en de lengtespieren van de introvert contraheren; het achterste deel van het abdomen voorkomt terug-glijden. *d*, De lengtespieren van het abdomen contraheren en de ringspieren verslappen van achter naar voren; de van stekels voorziene introvert blijft op zijn plaats verankerd zodat het achterlijf naar voren wordt getrokken. *e*, Het abdomen heeft zich als het ware geheel om de introvert heengestulpt.

De mariene Polychaeta, die in de meeste opzichten primitiever zijn dan de landbewonende regenwormen, wijken vaak sterk van dit ideale grond-type af. Het meest opvallend is, dat zij zich bij de locomotie meestal van parapodia bedienen. Hierbij spelen de septa veelal nog wel een rol, maar zodra een dier de septa voor de locomotie niet meer nodig heeft reduceren deze, wat met name het geval is wanneer de werking van de musculatuur van de parapodia in mindere mate van hydrostatische druk afhankelijk wordt. Deze neiging tot opgeven van septatie is kennelijk sterk geweest en Clark schrijft dit toe aan het feit dat volledige segmentatie geen "unmixed blessing" is, omdat veel organen in veelvoud aanwezig moeten zijn en concentratie en specialisatie moeilijk is.

Men ziet hier weer, dat zich een ontwikkeling heeft voorgedaan die uiteindelijk op zichzelf genomen niet zo succesvol bleek (er zijn nog maar weinig dieren met een typische regenworm-levenswijze), maar waarmee de basis gelegd werd voor een verdere ontwikkeling. In dit geval zal men

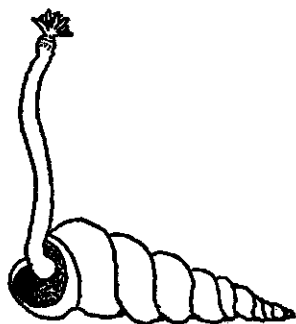


Fig. 16 Sipunculida zijn wormen met een enkelvoudig coeloom die vaak in sterke mate sedentair zijn. Zij houden zich op in zelf-gemaakte of (zoals in dit geval) bestaande buisjes en alleen de introvert komt naar buiten, bijv. voor het vangen van prooi.

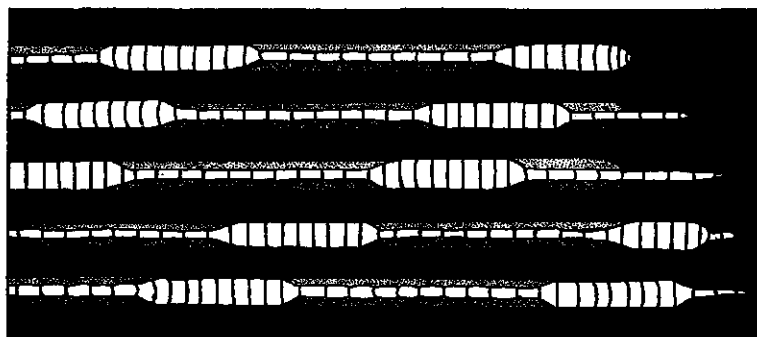


Fig. 17 Schematische voorstelling van de graafmethode van een regenworm. De eerste segmenten worden in de grond 'geperst' doordat de ringspieren sterk contraheren terwijl de lengtespieren verslappen. Terugglijden wordt voorkomen doordat de volgende segmenten tegen de wand van de gang gedrukt blijven terwijl bovendien de in ieder segment voorkomende haakjes zijn uitgestoken. De gang wordt verbreed doordat de ringspieren verslappen en de lengtespieren contraheren.

natuurlijk direct denken aan het ontstaan van de Arthropoda. Het ontstaan van parapodia met een eigen musculatuur is wellicht de eerste fase van 'arthropodisatie'. Een verder stadium in deze ontwikkeling laten de Tardigrada zien (echte wormen en ongetwijfeld geen voorouders van de Arthropoda), waarbij gelede poten kunnen voorkomen (fig. 18). Ook andere Arthropoda-kenmerken ziet men bij diverse wormengroepen reeds 'uitgeprobeerd'.

Wormen van enkele fyla (Phoronida, Hemichordata en Pogonophora)

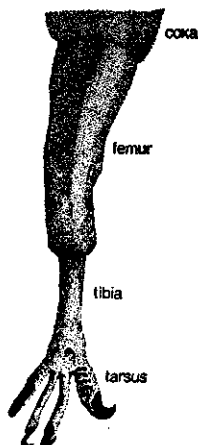


Fig. 18 Poot van de tardigraad Florarctus antillensis. Bij veel mariene tardigraden komen dergelijke geledede poten voor. Een hydrostatisch skelet maakt dus het gebruik van vrij ingewikkeld gebouwde poten mogelijk al bieden ze lang niet zo veel mogelijkheden als die van de Arthropoda.

bezitten drie segmenten. Bij de Brachiopoda en de Bryozoa is dit in principe ook het geval en velen menen dat Chordata en Echinodermata zijn af te leiden van oligomere wormen. Het merendeel van de oligomeria is sterk gemodificeerd en het zou dus te ver voeren hun lichaamsbouw hier uitvoerig te bespreken.

Clark beschouwt een driedeling van het lichaam primair als een aanpassing aan een min of meer sedentaire levenswijze. Op het eerste of tweede segment zijn vaak tentakels ingeplant, waarmee voedsel wordt verzameld, een methode die door veel sedentaire dieren wordt toegepast. Met het derde segment, het grootste deel van het lichaam uitmakend, kruipt het dier door zijn gang of koker, met behulp van peristaltische bewegingen. Men kan inzien dat het bezit van onafhankelijke hydrostatische systemen in de vorm van coeloomcompartimenten een betere werkverdeling mogelijk maakt. Het is ongetwijfeld gunstig als de tentakelapparatuur onafhankelijk is van het voortbewegingsmechanisme.

Een typisch voorbeeld is te vinden bij de Pogonophora (fig. 19-20), waarbij de tentakels zijn ingeplant op het prosoma en het procoel zich voortzet in de tentakels. Wellicht kan het dier zich met het mesosoma in zijn buis verankeren. Het buitengewoon lange metasoma kan peristaltische kruipbewegingen uitvoeren.

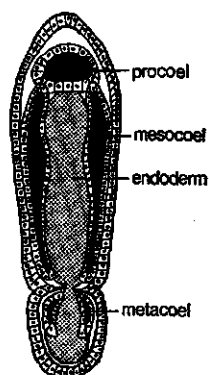


Fig. 19 Embryo van een pogonophoor in het eerste stadium van segmentatie met vijf coeloomcompartimenten (naar Ivanov, 1963).

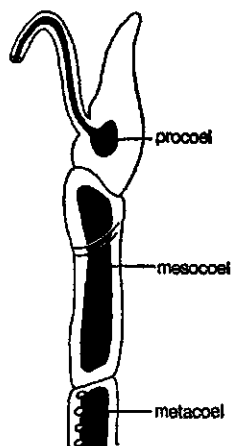


Fig. 20 De coeloomcompartimenten van een volwassen pogonophoor. Van het zeer lange metasoma is alleen het voorste stukje weergegeven. Van de lange tentakel is alleen de basis afgebeeld (vaak zijn twee of meer tentakels aanwezig).

Neotenie en het kleiner worden Als een bijzonder type van kenmerkfylogenese werd de neotenie genoemd (zie blz. 40). Omdat hierbij verliesmutaties op de voorgrond treden is het onderscheiden van dit type vanuit het standpunt van de genetica wellicht nuttig, maar fylogenetisch gezien houdt het woord neotenie geen verklaring in, al gebruikt men het vaak wel in die zin; het is hoogstens een constatering. Er is dus alle reden om ook neotenie functioneel te zien, dus steeds te trachten het selectieve voordeel van een dergelijke ontwikkeling te begrijpen. Dit is noodzakelijk om een beter inzicht in de evolutie van de wormen te krijgen. Ook hier

geeft de studie van recente organismen houvast, want men kan bij diverse groepen nog allerlei stadia van neotenie aantreffen. Hier ligt nog een veld van onderzoek grotendeels braak, waarvan één voorbeeld gegeven moge worden.

Wellicht is neotenie bij een aantal wormen een aanpassing aan een interstitiële levenswijze (waarbij de dieren zich ophouden in de tussenruimten tussen zandkorrels). Een voorwaarde daartoe is dat de dieren klein zijn. Bij interstitiële vertegenwoordigers van de Annelida ziet men dan ook vaak een sterke reductie van het aantal segmenten, wat als neotenie te beschrijven is. Zo zijn Tardigrada (fig. 21) primair te beschouwen als eindproducten van een ontwikkeling met neotenische elementen, als aanpassing aan een interstitieel leven. Ze hebben bijv. maar vijf segmenten, wat volgens de ideeën van Clark een afgeleid kenmerk is. Het onderzoek van de interstitiële fauna, dat pas in vrij recente tijd opgang heeft gemaakt, is in allerlei opzichten zeer vruchtbaar gebleken (Ax, 1966) en ook voor de studie van neotenie zal het van veel betekenis kunnen zijn.

Enerzijds behoeft neotenie uiteraard niet tot kleine dieren te leiden, anderzijds behoeft bij het kleiner worden geen neotenie voor te komen en er spelen dan in elk geval ook andere factoren een rol. Een aantal groepen van wormen, zoals de Tardigrada, Kinorhyncha, Gastrotricha en Rotatoria, omvat alleen microscopisch kleine dieren. Bij het verwantschaps-onderzoek vergelijkt men deze dieren nogal eens met andere zonder te bedenken, dat het zeer klein zijn op zichzelf al bijzondere eisen stelt. Zo moet het feit dat er in zulke dieren weinig ruimte is alleen al tot sterke

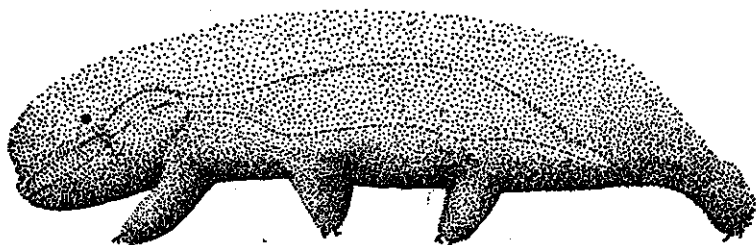


Fig. 21 Tardigraden zijn zeer kleine wormen met slechts vijf onduidelijke segmenten en een enkelvoudig coelom. Wellicht zijn zij het eindproduct van een ontwikkeling waarbij dieren zich bij een interstitiële levenswijze hebben aangepast. Een aantal primitieve tardigraden (bijv. Florarctus, fig. 18) behoort ook nu nog tot de interstitiële zandfauna.

reducties leiden. Het zou wel eens kunnen zijn dat Tardigrada en Kinnorhyncha geen 'echt' coeloom hebben omdat ze geen ruimte hebben voor een mesenterium, waar ze bovendien geen emplot meer voor hebben. Wanneer microscopisch kleine dieren later weer tot grotere vormen geleid hebben, kan de afleiding van deze laatste van primitievere dieren bijzonder moeilijk zijn wanneer de tussenvormen zijn uitgestorven. Het is dan ook van belang in de toekomst meer aandacht te schenken aan het klein worden op zichzelf, zoals thans reeds pogingen worden ondernomen morfologische regels te vinden voor interstitiële dieren (Ax, 1966). Natuurlijk moeten hiertoe vooral groepen onderzocht worden waarin naast kleine ook grotere dieren voorkomen.

Conclusies

Het oordeel over het verwantschapsonderzoek van de fyla in het algemeen en van de wormenfyla in het bijzonder, moet somber zijn. Het is niet bepaald een onderdeel van hun vak waarop de systematici trots kunnen zijn. Noch de methoden, noch de resultaten zijn tegen een kritische analyse bestand. Niettemin kan aan deze beschouwing een optimistisch slot gegeven worden. Het is alleen al een vooruitgang dat thans een kritische analyse mogelijk is en dat te dogmatische en te theoretische benaderingen kunnen worden vermeden. Het is te hopen, dat de vraag naar 'science fiction'-lectuur in de toekomst kan worden weerstaan en voorbarige conclusies, bijv. in de vorm van 'stambomen', vermeden.

In het laatste hoofdstuk is gepleit voor een functionele benadering van een aantal problemen. In andere onderdelen van de systematiek is dit niets bijzonders, maar bij het verwantschapsonderzoek van de fyla is de functionele morfologie nog te weinig toegepast. De ideeën van Clark betreffende het ontstaan van coelomen en segmentatie en de differentiatie daarvan wekken gunstige verwachtingen. Daarnaast wordt van betekenis een functionele benadering van neotenie en het kleiner worden. Met opzet is het laatste deel vrij vaag gehouden en is van het geven van resultaten voor de systematiek afgezien (Clark heeft ook terecht geen nieuw systeem opgesteld). Het ging er alleen om aan te geven welke richtingen van onderzoek op dit moment veelbelovend zijn, zonder daarmee te zeggen dat allerlei andere vormen van vergelijkend kenmerkonderzoek niet eveneens resultaten zullen opleveren. Het verwantschapsonderzoek van de fyla is nog springlevend en er mogen nog interessante resultaten van verwacht worden.

Taxonomie en oecologie

DR. J. J. BARKMAN

Inleiding

Ongeveer een jaar geleden verscheen in *Taxon* een uitvoerige publikatie over 'ecology' en plantensystematiek van de Amerikaan Kruckeberg, getiteld 'The Implications of Ecology for Plant Systematics'. Ofschoon de auteur vrijwel alleen Engelstalige literatuur van na 1945 en uitsluitend botanische literatuur aanhaalt, citeert hij niet minder dan 128 artikelen. Als wij hier de niet-Engelse, de oudere botanische en de zoölogische literatuur bij optellen, komen wij naar schatting zeker boven de duizend publikaties, waaronder soms lijvige boekwerken. Het was niet mogelijk deze alle te lezen, maar een schat van gegevens staat vermeld in twee recente handboeken: Mayr, *Animal species and evolution*, en Davis en Heywood, *Principles of angiosperm taxonomy*, beide voor het eerst gepubliceerd in 1963. Hiernaar, en naar het artikel van Kruckeberg, zal herhaaldelijk verwezen worden.

Liever dan naar volledigheid te streven, wil ik hier enkele facetten van het probleemcomplex 'taxonomie en oecologie' belichten. Enerzijds zal ook de vegetatiekunde in mijn beschouwingen betrokken worden, anderzijds beperk ik mij voornamelijk tot het plantenrijk.

Opmerkingen over het soortsbegrip

Aangezien men niet dan in uiterst vage termen kan spreken over de oecologie van genera, families en nog hogere categorieën, en aangezien voorts de moderne taxonomie zich hoofdzakelijk onderscheidt van de klassieke systematiek door haar methoden en begrippen betreffende soorten en infraspecifieke taxa, zal ik mij ook vrijwel geheel daartoe beperken. Het is daarom nuttig vast te stellen, wat ik in het volgende onder een soort versta. Het soortsbegrip zal niet gehanteerd worden in de biologische zin van Mayr, dus niet gebaseerd zijn op het principe van de feitelijke reproductieve isolatie, maar als typologische eenheid, zij het

dan in de moderne zin (de zgn. taxonomische soort van Davis en Heywood), niet in de klassiek-morfologische zin, dus niet gebaseerd op individuen maar op populaties, niet primair op gelijkenis binnen de populaties (verschillen mogen groot zijn, mits door geleidelijke overgangen verbonden) maar op de aanwezigheid van typologische hiaten met andere populaties; voorts niet alleen op morfologische kenmerken in de ruimste zin (inclusief anatomie, histologie en embryologie) maar ook op chemische kenmerken, en tenslotte rekening houdend met zulke verschijnselen als fenotypische variatie, morfologische leeftijdsverschillen, generatiewisseling, geslachtsdimorfie en seizoensdimorfie. Soorten als hier bedoeld worden ook niet op één enkel kenmerk onderscheiden, maar op groepen van minstens twee kenmerken.

Het areaal van een soort kan slechts als kenmerk gelden wanneer (en voorzover) het een uitdrukking is van oecologische eigenschappen. Oecologische verschillen kunnen morfologische en chemische argumenten ondersteunen bij het onderscheiden van soorten, maar mogen nooit als criterium gebruikt worden. Ten eerste zou dit leiden tot cirkelredeneringen bij het hanteren van oecologische indicatorsoorten. Ten tweede blijken zogenaamde hiaten in de oecologische 'range' van soorten (het bewonen van twee of meer scherp gescheiden habitats) vaak slechts schijn te zijn, hetzij als gevolg van toevallig plaatselijk ontbreken van intermediaire milieu's, hetzij door het geheel ontbreken van ware hiaten. Men heeft zich niet zelden blind gestaaard op voor het organisme onbelangrijke, disjuncte factoren en de verbindende 'master factor' niet herkend, ofwel de afwijking in de ene factor heft die in een andere factor op, met andere woorden: door factoren-compensatie zijn de twee verschillende habitats oecologisch equivalent. Een fraai voorbeeld is het korstmos *Physcia elaeina*, dat ogenschijnlijk in Nederland en Zuid-Frankrijk twee diametraal tegengestelde standplaatsen bewoont, hoewel deze in wezen gelijk zijn (Barkman, 1958).

De afwijzing van het biologische soortsbegrip van Mayr geschiedt hier onder andere, maar niet alleen, op grond van de vele moeilijkheden die het in de praktijk biedt en die Mayr zelf op zo voortreffelijke wijze heeft opgesomd. Een zeer belangrijke moeilijkheid is het ontbreken van allogame geslachtelijke voortplanting, hetgeen bij planten veel meer voorkomt dan bij dieren. Ik denk daarbij niet alleen aan de apomixie van vele hogere planten, maar ook aan het feit dat vele soorten mossen en lichenen zich alleen vegetatief vermenigvuldigen, om van de tienduizenden fungi imperfecti nog maar te zwijgen.

Daarnaast zie ik een fundamenteel theoretisch bezwaar, dat ook door Davis en Heywood wordt aangevoerd. Mayr gaat voor zijn biologisch soortsbegrip terecht niet uit van intersteriliteit, maar van feitelijke reproductieve isolatie tussen natuurlijke populaties. Onder kunstmatige of gestoorde natuurlijke omstandigheden, zegt hij, kunnen dergelijke soorten vaak zeer goed en frequent bastaarderen en zelfs volkomen fertiele nakomelingen geven. Zo geformuleerd echter zouden alle geografisch geïsoleerde populaties van een soort als aparte soorten moeten worden beschouwd. Immers er is in feite reproductieve isolatie. Toch zullen de meeste zoölogen ook dan niet van aparte soorten spreken als er geen enkel morfologisch of ander verschil te vinden is, tenzij blijkt dat de individuen onderling niet kruisbaar zijn.

Wat echter indien ze wel kruisbaar zijn? Reeds het overbrengen van individuen naar een totaal ander gebied is een kunstmatige ingreep, een storing. De eventueel optredende geslaagde kruisbevruchting bewijst niet, dat dit onder natuurlijke omstandigheden ook het geval geweest zou zijn, bijv. door geleidelijke uitbreiding of migratie der deelpopulaties. Volgens het biologisch soortsbegrip moet dus elk isolaat als een soort worden beschouwd. Dat ook de aanhangers van dit begrip dat niet doen (zie bijv. ook Voous, 1967) bewijst, dat het criterium niet consequent hanteerbaar is en Mayr's soortsbegrip in de praktijk niet voldoet aan de door hem zo geroemde enkelvoudige niet-arbitraire definitie, waardoor het zich zo gunstig van het typologisch soortsbegrip zou onderscheiden. Typerend is Mayr's uitspraak: "Whenever reproductive isolation and morphological differentiation do not coincide, the decision as to species status must be based on a broad evaluation of the particular case. This solution is generally a rather unsatisfactory compromise."

Problemen rondom de relatie taxonomie-oecologie

Bij discussies over taxonomie kan de fylogenie niet buiten beschouwing blijven. Bij de betrekkingen tussen taxonomie en oecologie kunnen wij derhalve drie vragen stellen:

- 1 Welke rol speelt het milieu bij de evolutie en welke bijdrage kunnen dientengevolge oecologische principes leveren tot een beter inzicht in aard en ontstaan van taxa?
- 2 Kunnen oecologische kenmerken bijdragen tot betere omgrenzing van bekende taxa of zelfs leiden tot onderscheiding van nieuwe taxa?
- 3 Welke bijdrage kan omgekeerd de taxonomie leveren tot de oecologie?

Betekenis van de taxonomie voor de oecologie

Voor de taxonomie als autonome tak van wetenschap is de oecologie als één van zijn hulpwetenschappen te beschouwen. De laatste vraag valt dus enigszins buiten het eigenlijke kader van deze bijdrage. Ik wil er dan ook kort over zijn.

Taxa vormen de basis voor de vergelijkbaarheid van alle biologisch onderzoek, dus ook van de oecologie, en de moderne systematiek kan een belangrijke bijdrage leveren tot dit vak. Daar Linneaanse soorten oecologisch vaak heterogeen zijn, is niet alleen bij autoecologisch, maar ook bij synoecologisch en vegetatiekundig onderzoek het werken met micro-species, subspecies, variëteiten en oecotypen van essentieel belang. Toch houdt dit enkele gevaren in.

Maar al te gauw is men geneigd om, als een soort op uiteenlopende standplaatsen voorkomt, naarstig te zoeken naar minutieuze morfologische verschillen teneinde verschillende taxa te onderscheiden. Dit is uiteraard geoorloofd, maar zelfs als bij experimenteel onderzoek blijkt dat deze taxa genetisch constant zijn, is deze werkwijze aanvechtbaar indien niet binnen de populaties van hetzelfde habitatype evenzo naarstig naar morfologisch verschillende taxa gezocht wordt, wat niet altijd gebeurt. Een voorbeeld is de door Braun-Blanquet (1952) in Ierland onderscheiden *Antennaria hibernica*, die op kalk voorkomt, terwijl *A. dioica* op zure bodems groeit. De verschillen tussen deze 'soorten' zijn echter niet groter dan de variatie binnen de restsoort *Antennaria dioica* s.s. Zo creëert men kunstmatig oecologisch verschillende species. Worden die dan weer gebruikt voor de karakterisering van plantengemeenschappen, dan bevindt men zich eerst recht in een vicieuze cirkel. Het is hier vaak als met geografische subspecies en species: bij grote disjuncties is menig taxonoom, op grond van kleine morfologische verschillen, eerder geneigd van ondersoorten of soorten te spreken dan bij verschillen binnen een samenhangend deel van het areaal. Een voorbeeld van deze werkwijze is de *Digitaria*-monografie van de Nederlandse graminoloog Henrard (1950), die *Digitaria bicornis* (Zuidoost-Azië) en *D. biformis* (Madagascar) als soorten handhaaft, hoewel er in feite geen morfologisch verschil tussen bestaat. Als tegenpool kan de *Orthodontium*-monografie van Meijer (1951) genoemd worden. Maar hoewel Meijer duidelijk heeft aangetoond, dat de Europese *O. germanicum* morfologisch niet te onderscheiden is van de Zuid-Afrikaanse *O. lineare*, blijven de Duitse bryologen vasthouden aan de soort *O. germanicum*.

Erger nog wordt het, wanneer niet nagegaan wordt of men met fenotypen of met genotypen te maken heeft. Juist als een verschil in milieu samengaat met een morfologisch verschil, moet men bedacht zijn op fenotypische verschillen. Bij nader onderzoek blijkt trouwens dat afwijkende standplaatsvormen vaak bestaan uit mengpopulaties van fenoeotypen en genoecotypen. Ik voel daarom veel voor het principe van de Fin Tuomikoski die, zolang experimenteel onderzoek nog niet verricht is, bij morfologisch nauw verwante mossen pas dan van soorten spreekt als zij in hetzelfde milieu door elkaar en zonder overgangen gevonden worden, een principe dat in de zoölogie algemeen gebruikelijk schijnt te zijn. Het kan bij nauw verwante diersoorten voor een goede onderscheiding soms zelfs noodzakelijk zijn, alleen sympatrische populaties van dezelfde biotoop te vergelijken (zie bijv. ook Sacchi en Rastelli, 1966). Het spreekt vanzelf, dat de eis om mengpopulaties te onderzoeken niet gesteld behoeft te worden als de morfologische verschillen duidelijk, groot en constant zijn. Anders zou het onderscheiden van oecologisch vicariërende, allopatrische soorten onmogelijk zijn.

Een derde gevaar schuilt in het hanteren van morfologisch identieke oecospecies (en hetzelfde geldt voor geografische rassen of subspecies) alleen op basis van fysiologische, chemische of cytologische verschillen. Uitwendig is immers aan de individuen geen verschil te zien, en de tijd zal wel nooit toelaten dat men meer dan een fractie van de populaties fysiologisch en cytologisch kan onderzoeken. Kiest men nu, met het vooropgezette idee dat bijvoorbeeld de chemische of cytologische verschillen geografisch of oecologisch bepaald zijn, deze fracties uit populaties van verschillende gebieden, respectievelijk biotopen, dan kan men verschillen vinden die dan uiteraard met het gebied van herkomst respectievelijk met de habitat in verband gebracht worden, terwijl ze in werkelijkheid zuiver toevallig zijn. Men kent echter niet de totale variatie van één populatie, laat staan van alle populaties tezamen van een deelaaraal of van een bepaald milieutype van die soort.

Betekenis van het milieu voor de evolutie

Neodarwinisme en neolamarckisme Kruckeberg gaat in zijn reeds eerder genoemd artikel als vanzelfsprekend uit van neodarwinistische opvattingen. Dit is typisch Anglo-Amerikaans. Orthogenese speelt zeker een rol bij de evolutie, ook voor moderne evolutionisten: hun principe van 'genetische drift' zou men kunnen beschouwen als tegenhanger in de

micro-evolutie van wat orthogenese is in de macro-evolutie. Het aantal dergenen die heden ten dage in orthogenese de enige drijfveer van de evolutie zien, is echter uiterst gering. Vrijwel algemeen is de opvatting, dat het milieu een zeer belangrijke rol heeft gespeeld en nog speelt, hetzij in neolamarckistische, hetzij in neodarwinistische zin. Men moet echter wel bedenken, dat alleen in het eerste geval het milieu direct de evolutie veroorzaakt en de richting ervan bepaalt. Dit neolamarckisme is geenszins dood, zoals neodarwinisten vaak denken.

Davis en Heywood zeggen het eigenlijk heel duidelijk: "Het belang van oecologische modificaties voor micro-evolutie is waarschijnlijk onderschat. Hun rol bij de vorming van genoecotypen is over het hoofd gezien... Zij zijn daarbij van aanzienlijk belang..." Men vindt deze opvatting in recente publikaties (1953-1961), en hoewel er ter verklaring de natuurlijke selectie bij gehaald wordt, is hier in feite sprake van zuiver neolamarckisme en niet van een verschijnsel "which appears superficially neo-Lamarckian".

Volgens de neodarwinistische opvatting veroorzaakt het milieu de evolutie niet en geeft er slechts indirect, door selectie, richting aan. Dit principe speelt zeker een zeer grote rol.

Oecologische isolatie Er wordt in dit verband, vooral door botanici zoals Stebbins, Davis en Heywood, en Kruckeberg, veel gesproken over oecologische isolatie als evolutiefactor, speciaal bij de soortsvorming. Die wordt dan op één lijn gesteld met geografische en met sexuele of reproductieve isolatie. Kruckeberg: "Every possible ecological barrier can initiate the evolution of definable segregates". Davis en Heywood zeggen het aldus: "Most geographical races may have arisen primarily as ecotypes". En verderop: "There is some reason to believe that spatial isolation, divorced from other factors, does not lead to the formation of differentiated geographical races, still less to the evolution of ecospecies".

Dit is een mythe. Oecologische isolatie speelt bij planten vrijwel geen rol, noch als primaire soortsvormende factor, noch als secundaire isolerende factor. Stel dat in een populatie een mutant optreedt die niet kruisbaar is met de stamvorm, dan is zijn genetische zelfstandigheid verzekerd; als hij bovendien in concurrentiekracht tegen de stamvorm is opgewassen of in staat is een milieu te koloniseren waar de stamvorm niet kan leven, dan is ook zijn voortbestaan verzekerd. Dit is echter in eerste instantie een geval van reproductieve isolatie, dat met oecologie niets te maken hoeft te hebben. Is de mutant wel interfertiel met de

stamvorm, dan zal hij, omdat hij aanvankelijk numeriek sterk in de minderheid is, spoedig door terugkruising weer opgaan in de stamvorm, tenzij hij zich sterk vegetatief weet uit te breiden of zoveel beter aangepast is aan het milieu, dat hij de stamvorm geheel verdringt. Dat is dan echter een geval van selectie door het milieu en niet van een oecologisch isolatiemechanisme. Zo'n populatie, die na enige tijd uitsluitend bestaat uit de mutant, wordt immers nog steeds geïnfecteerd met genen van de stamvorm uit de naburige populaties. In het algemeen liggen immers de populaties van een soort, ook al bewonen zij verschillende standplaatstypen, binnen elkaars bereik. Zij zijn toch ook meestal uit elkaar ontstaan? En stuifmeel of andere diasporen kunnen over het algemeen grote afstanden overbruggen. Wij kunnen dus zeggen dat de nieuwe populatie raszuiver blijft alleen doordat de indringende stamvorm steeds weggeselecteerd wordt, en ondanks het voortdurende genetische contact met die stamvorm. Is er wel isolatie, dan is deze van geografische, niet van oecologische aard.

Een uitzondering is mogelijkwerwijze het geval dat een mutant een ander milieu gaat bezetten en dat aldaar door een ander microklimaat de bloeitijd verschoven wordt, waardoor onderlinge kruising niet meer mogelijk is. Zo bloeien bijv. in Nederland de populaties van *Menyanthes trifoliata* in oligotrofe en mesotrofe venen niet geheel tegelijk; hetzelfde geldt voor *Hottonia palustris* in open sloten (*Hottonietum palustris*) en in drassige bosjes (*Salici-Franguletum*). Over het algemeen overlappen de bloeitijden elkaar echter nog zodanig dat genenuitwisseling tussen de populaties mogelijk blijft. Deze overlapping ziet men heel duidelijk in het bloeiperiodiciteitsschema dat Ellenberg (1952) geeft voor een aantal hooilandkruiden waarbij de bloeitijd voor dezelfde soorten later ligt naarmate het hooiland vochtiger is. Zelfs bij noord- en zuidhellingen in de duinen, waar reeds Van Dieren op elkaar niet overlappende bloeitijden wees, is indirect genencontact nog mogelijk via intermediaire populaties op west- en oosthellingen. Dit alles is in tegenspraak met de bewering van Stebbins (1950), dat seizoenisolatie bij planten algemeen zou zijn. Davis en Heywood geven weliswaar diverse voorbeelden van seizoenisolatie, maar het betreft steeds of allopatrische populaties (dan is er dus ook geografische isolatie), of sympatrische populaties die oecologisch niet verschillen (dan zijn de voorbeelden voor onze probleemstelling dus niet relevant), of zeer

micro-evolutie van wat orthogenese is in de macro-evolutie. Het aantal dergenen die heden ten dage in orthogenese de enige drijfveer van de evolutie zien, is echter uiterst gering. Vrijwel algemeen is de opvatting, dat het milieu een zeer belangrijke rol heeft gespeeld en nog speelt, hetzij in neolamarckistische, hetzij in neodarwinistische zin. Men moet echter wel bedenken, dat alleen in het eerste geval het milieu direct de evolutie veroorzaakt en de richting ervan bepaalt. Dit neolamarckisme is geenszins dood, zoals neodarwinisten vaak denken.

Davis en Heywood zeggen het eigenlijk heel duidelijk: "Het belang van oecologische modificaties voor micro-evolutie is waarschijnlijk onderschat. Hun rol bij de vorming van genoecotypen is over het hoofd gezien... Zij zijn daarbij van aanzienlijk belang..." Men vindt deze opvatting in recente publikaties (1953-1961), en hoewel er ter verklaring de natuurlijke selectie bij gehaald wordt, is hier in feite sprake van zuiver neolamarckisme en niet van een verschijnsel "which appears superficially neo-Lamarckian".

Volgens de neodarwinistische opvatting veroorzaakt het milieu de evolutie niet en geeft er slechts indirect, door selectie, richting aan. Dit principe speelt zeker een zeer grote rol.

Oecologische isolatie Er wordt in dit verband, vooral door botanici zoals Stebbins, Davis en Heywood, en Kruckeberg, veel gesproken over oecologische isolatie als evolutiefactor, speciaal bij de soortsvorming. Die wordt dan op één lijn gesteld met geografische en met sexuele of reproductieve isolatie. Kruckeberg: "Every possible ecological barrier can initiate the evolution of definable segregates". Davis en Heywood zeggen het aldus: "Most geographical races may have arisen primarily as ecotypes". En verderop: "There is some reason to believe that spatial isolation, divorced from other factors, does not lead to the formation of differentiated geographical races, still less to the evolution of ecospecies".

Dit is een mythe. Oecologische isolatie speelt bij planten vrijwel geen rol, noch als primaire soortsvormende factor, noch als secundaire isolerende factor. Stel dat in een populatie een mutant optreedt die niet kruisbaar is met de stamvorm, dan is zijn genetische zelfstandigheid verzekerd; als hij bovendien in concurrentiekracht tegen de stamvorm is opgewassen of in staat is een milieu te koloniseren waar de stamvorm niet kan leven, dan is ook zijn voortbestaan verzekerd. Dit is echter in eerste instantie een geval van reproductieve isolatie, dat met oecologie niets te maken hoeft te hebben. Is de mutant wel interfertiel met de

stamvorm, dan zal hij, omdat hij aanvankelijk numeriek sterk in de minderheid is, spoedig door terugkruising weer opgaan in de stamvorm, tenzij hij zich sterk vegetatief weet uit te breiden of zoveel beter aangepast is aan het milieu, dat hij de stamvorm geheel verdringt. Dat is dan echter een geval van selectie door het milieu en niet van een oecologisch isolatiemechanisme. Zo'n populatie, die na enige tijd uitsluitend bestaat uit de mutant, wordt immers nog steeds geïnfecteerd met genen van de stamvorm uit de naburige populaties. In het algemeen liggen immers de populaties van een soort, ook al bewonen zij verschillende standplaatstypen, binnen elkaars bereik. Zij zijn toch ook meestal uit elkaar ontstaan? En stuifmeel of andere diasporen kunnen over het algemeen grote afstanden overbruggen. Wij kunnen dus zeggen dat de nieuwe populatie raszuiver blijft alleen doordat de indringende stamvorm steeds weggeselecteerd wordt, en ondanks het voortdurende genetische contact met die stamvorm. Is er wel isolatie, dan is deze van geografische, niet van oecologische aard.

Een uitzondering is mogelijkwijze het geval dat een mutant een ander milieu gaat bezetten en dat aldaar door een ander microklimaat de bloeitijd verschoven wordt, waardoor onderlinge kruising niet meer mogelijk is. Zo bloeien bijv. in Nederland de populaties van *Menyanthes trifoliata* in oligotrofe en mesotrofe venen niet geheel tegelijk; hetzelfde geldt voor *Hottonia palustris* in open sloten (*Hottonietum palustris*) en in drassige bosjes (*Salici-Franguletum*). Over het algemeen overlappen de bloeitijden elkaar echter nog zodanig dat genenuitwisseling tussen de populaties mogelijk blijft. Deze overlapping ziet men heel duidelijk in het bloeiperiodiciteitsschema dat Ellenberg (1952) geeft voor een aantal hooilandkruiden waarbij de bloeitijd voor dezelfde soorten later ligt naarmate het hooiland vochtiger is. Zelfs bij noord- en zuidhellingen in de duinen, waar reeds Van Dieren op elkaar niet overlappende bloeitijden wees, is indirect genencontact nog mogelijk via intermediaire populaties op west- en oosthellingen. Dit alles is in tegenspraak met de bewering van Stebbins (1950), dat seizoenisolatie bij planten algemeen zou zijn. Davis en Heywood geven weliswaar diverse voorbeelden van seizoenisolatie, maar het betreft steeds of allopatrische populaties (dan is er dus ook geografische isolatie), of sympatrische populaties die oecologisch niet verschillen (dan zijn de voorbeelden voor onze probleemstelling dus niet relevant), of zeer onvolkomen isolatie doordat de bloeitijden gedeeltelijk samenvallen. Dit laatste geldt ook voor de voorbeelden die Andreas (1967) geeft.

Een tweede uitzondering lijken die planten te vormen die door bijen

bestoven worden. Deze dieren zijn bij hun bloembezoek vaak dagen achtereen trouw aan één plantesoort en maken soms zelfs scherp verschil tussen ondersoorten die slechts weinig verschillen in bloemvorm of -geur (voorbeelden bij Davis en Heywood). Kleine mutaties in deze bloemkenmerken zouden dus reeds tot ethologische isolatie kunnen leiden, maar ook hier geldt dat deze mutanten niet noodzakelijkerwijze oecologisch behoeven te verschillen. Doen zij dit niet, en groeit de mutant temidden van de moederpopulatie, dan is er trouwens geen isolatie, omdat Hadley en Levin (1967) aantoonen dat in mengpopulaties de bijen zich niet tot één soort (laat staan tot één mutant) beperken. Een afstand van enkele meters is echter al voldoende voor de bijen. Zou dus de mutant ook verschillen in standplaats eisen, dan is isolatie mogelijk. Tot nu toe is echter nog geen voorbeeld van deze uitzonderlijke situatie bekend.

Een derde uitzondering zouden wij mogen verwachten bij planten die strikt autogaam zijn (bijv. met cleistogame bloemen), ofwel apomictisch, ofwel met uitsluitend vegetatieve vermenigvuldiging. In het laatste geval is elke kloon genetisch gelsoleerd (van een genetische populatie is dus geen sprake), en dit geldt dus ook voor elke gemuteerde kloon. Bij roestzwammen en bij *Phytophthora infestans* komen vel efysiologische rassen voor, elk aan een bepaald gastheerras aangepast. Dit berust op één gen, en men zou dus kunnen veronderstellen, dat één enkele mutatie leidt tot een andere gastheergebondenheid, dus tot oecologische isolatie. Waar echter deze fungi zich autogaam of parthenogenetisch voortplanten, is dit een geval van reproductieve isolatie, die op zichzelf al voldoende is als barrière. Dit heeft met oecologische isolatie niets te maken: het geldt evenzeer in een qua milieu homogeen terrein en zonder dat de mutant een andere oecologische preferentie of tolerantie heeft. Inderdaad zien wij bij apomictische bloemplanten als *Taraxacum* en *Hieracium* vaak een grote 'soortenrijkdom' op één terrein, in één biotoop. Maar bij mossen die nooit fructificeren (en dat komt vrij veel voor) is dit merkwaardig genoeg niet het geval: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* en *Aulacomnium androgynum*, zijn vrijwel altijd steriel, zeer weinig polymorf en in grote gebieden de enige soort van hun geslacht die in een bepaalde biotoop voorhanden is. Bij deze soorten zijn zelfs de populaties van verschillende biotopen morfologisch eender. Daar staat dan tegenover, dat de zeer polymorfe mossoorten *Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium rutabulum* en *Ceratodon purpureus* heel vaak fertiel zijn en dat van de weinig polymorfe, maar meestal fertiele soorten van *Orthotrichum* en *Ulota* dikwijls diverse nauw verwante soorten zonder overgangsvormen

of hybriden door elkaar groeien. Hetzelfde geldt voor vele, rijkelijk sporen producerende Basidiomycetengeslachten, die nog nader ter sprake komen.

Het is in dit verband interessant te constateren, dat zoösystematici tegenwoordig vrijwel geen waarde hechten aan oecologische isolatie als primaire soortsvormende factor (zie bijv. Vooijs, 1967). Mayr zegt het onomwonden: "The evidence overwhelmingly supports the conclusion that speciation in sexually reproducing higher animals is not possible without geographic isolation". Deze uitspraak staat wel in schrille tegenspraak tot die van Davis en Heywood en van Kruckeberg. Mogelijk is dit mede toe te schrijven aan het feit, dat bij dieren een enkele mutant in een grote, niet geïsoleerde populatie weinig kans heeft zich te handhaven, terwijl deze bij planten door vegetatieve vermenigvuldiging wel in staat is via een kloon een zelfstandige reproductieve deelpopulatie op te bouwen. Men bedenke, dat in het dierenrijk parthenogenese en ongeslachtelijke vermenigvuldiging alleen bij bepaalde lagere groepen voorkomt en dat juist deze groepen populatiegenetisch en genoecologisch nog vrijwel niet onderzocht zijn (Mayr).

Anderzijds speelt secundaire oecologische isolatie, dus bij reeds op andere wijze ontstane soorten, bij dieren een grotere rol dan bij planten. Mayr geeft talloze voorbeelden. Waarschijnlijk komt dit omdat bij hogere dieren, anders dan bij planten, de genen niet willoos door wind en water verbreid worden, maar door copulatie van gehele individuen die zich zelfstandig verplaatsen en een bepaald gedragspatroon vertonen. Indien van een diersoort verschillende oecotypen voorkomen, is het denkbaar dat zelfs sympatrische populaties van die oecotypen seksueel van elkaar geïsoleerd zijn, doordat de geslachtsrijpe mannetjes van het ene oecotype de habitat van het andere oecotype mijden. Ook verschillen in broedseizoen en in dag- en nachtactiviteit spelen bij dieren een grotere rol. Des te merkwaardiger is het dat Mayr, sprekende over secundaire isolatie, stelt dat habitatisolatie geen zeer effectief isolatiemechanisme vormt bij mobiele dieren en een veel grotere rol speelt bij planten. Het is eerder juist andersom.

Wel is het misschien waar, dat het abiotische milieu selectiewerking uitoefent op planten en mobiele dieren; maar dat is een heel andere zaak. Bovendien is bij dieren van oecologische specialisatie eerder een isolerend effect te verwachten bij mobiele soorten dan bij sedentaire. Immers de mobiele dieren (uitgezonderd lucht- en waterplankton) vertonen meestal locomotie en copulatie, de sessiele soorten hebben vaak planktonische

gameten en uitwendige bevruchting, gereguleerd door abiotische factoren.

Het milieu als selector en regulator Bij de bespreking van de selectiewerking van het milieu als evolutiefactor is het nodig, te beginnen met enkele erkende waarheden.

Het huidige systeem der organismen is een momentopname uit een voortdurend evolutieproces en alleen daaruit te begrijpen. Elke soort, en zijn voorouders, hebben op elk moment van hun geschiedenis in een bepaald milieu en in een bepaalde biocoenose geleefd, die niet altijd dezelfde zijn geweest en waarbij elke populatie steeds bloot stond aan velerlei abiotische en biotische invloeden. De hierop gebaseerde oecologie en biocoenologie (c.q. de vegetatiekunde) zijn uit de evolutie niet weg te denken.

Naast constitutionele kenmerken moet elke soort dan ook steeds een aantal adaptieve kenmerken vertoond hebben. Onderscheiding daarvan is slechts mogelijk aan de hand van ruim materiaal. Dit zou ook kunnen verklaren, waarom fossielen zuiver typologisch vrijwel nooit in een rechte afstammingslijn geplaatst worden, en altijd op de uiteinden van doodlopende zijtakjes, terwijl de vormen die op de hoofdtak staan zelden of nooit gevonden worden. Misschien is het probleem echter veel fundamenteeler en hebben wij wel degelijk de echte tussenvormen van de hoofdstam te pakken, maar moeten wij bij het opstellen van fylogenetische reeksen leren af te zien van adaptieve kenmerken. Ook een echte tussenvorm behoort immers niet in alle opzichten morfologisch intermediair te zijn, omdat ook deze leefde in een eigen milieu. Elk milieutype vertoont door zijn combinatie van factoren een eigen karakter, zoals o.a. Van Leeuwen duidelijk heeft aangetoond.

Elke plantesoort heeft zich ontwikkeld binnen een reeks van plantengezelschappen. Dit moet een stempel gedrukt hebben op zijn evolutie, vooral nu wij weten hoe algemeen het verschijnsel is van onderlinge beïnvloeding van planten door groei- en remstoffen en hoe specifiek deze stoffen vaak op andere soorten werken. Recent onderzoek heeft aangetoond, dat soorten van de genera *Salvia*, *Rosmarinus* en *Eucalyptus* giftige stoffen afscheiden die het gehele soortenassortiment van hun gezelschappen op drastische wijze beïnvloeden. Deze invloed kan voor bepaalde soorten of soortgenoten ook gunstig zijn (coöperatie, mutualisme).

Ook dienen wij ons te realiseren, hoe algemeen het verschijnsel is van

de vaak specifieke mycorrhiza-symbiose tussen hogere planten en fungi en hoe nauw de relaties zijn tussen hogere planten en bodemmicro-organismen die door hun specifieke wijze van humusafbraak de fysische en chemisch toestand van de bodem voor een groot deel bepalen en daarmee de hogere plant sterk beïnvloeden, ja zelfs het leven mogelijk of onmogelijk kunnen maken.

Het is dan ook geen wonder, dat vele genera in verschillende bio-coenosen verschillende soorten ontwikkeld hebben. Men denke hierbij aan het oecologisch vicariïsme van verwante soorten, bijv. in biocoenosen op kalk en op zure grond. In de Alpen is dit verschijnsel bij alpine weiden en rotsgezelschappen wel zeer duidelijk waar te nemen. Pioniergezelschappen van mossen op bomen zijn, zowel op vrijstaande bomen als in bossen, gekenmerkt door de genera *Orthotrichum*, *Ulotia* en *Frullania*, maar de soorten zijn verschillend. Iets dergelijks zien we bij de genera *Bryum*, *Grimmia* en *Tortula* op kalkkrotten en zuur gesteente in het laagland. Een gevolg hiervan is, dat polymorfe genera zelden of nooit bruikbare indicatoren zijn voor een bepaald milieutype of vegetatietype.

Wel kunnen geografisch vicariërende, nauw verwante soortenparen van één geslacht dit zijn. Zo zijn de eiken-berkenbossen van West-Europa en Noord-Amerika gekenmerkt door overeenkomstig klimaat, gelijke bodem (zure, voedselarme zandgronden met podsolprofiel), gelijke fysiognomie en structuur, gelijke mosflora, vele gemeenschappelijke fungi, en, wat hogere planten betreft, door o.a. de volgende soortenparen:

Noord-Amerika	West-Europa
<i>Quercus rubra</i>	<i>Quercus robur</i>
<i>Betula papyrifera</i>	<i>Betula verrucosa</i>
<i>Populus tremuloides</i>	<i>Populus tremula</i>
<i>Sorbus americana</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>
<i>Lonicera canadensis</i>	<i>Lonicera periclymenum</i>
<i>Maianthemum canadense</i>	<i>Maianthemum bifolium</i>
<i>Cornus canadensis</i>	<i>Cornus suecica</i>
<i>Vaccinium myrtilloides</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>
<i>Trientalis borealis</i>	<i>Trientalis europaea</i>
<i>Melampyrum lineare</i> var. <i>americanum</i>	<i>Melampyrum pratense</i>
<i>Hieracium paniculatum</i>	<i>Hieracium umbellatum</i>

Iets dergelijks, ofschoon minder spectaculair, zien wij bij de voedselrijke laagland-loofbossen (*Quercus-Carpinetum* in Europa, *Aceretum saccharophori* in Noord-Amerika), bij de montane loofbossen (*Fagion sylvaticae*

resp. *Fagion grandiflorae*) en zeer duidelijk bij de subalpine naaldbossen. Bij epiphytengesellschaften zijn ook sprekende voorbeelden te vinden (Barkman, 1958).

Keren wij echter terug tot het verschijnsel van oecologisch vicariïsme. Dit doet zich ook op infraspecifiek niveau voor. Vele soorten hebben in verschillende plantengesellschaften verschillende subspecies of oecotypen ontwikkeld (de zgn. synoecotypen van Sinskaja). Soms verschillen deze slechts in chromosomenaantal, in hun fysiologie of biochemie. Bekend is, dat diverse soorten niet als kentaxa van bepaalde syntaxa kunnen gelden, maar hun chromosoomrassen wel. Klikoff (1966) vond zelfs een genetisch bepaald verschil in de temperatuur-afhankelijkheid van de ademhaling der mitochondria bij populaties van één soort afkomstig van verschillende standplaatsen.

In hoeverre dergelijke minutieuze verschillen praktische waarde hebben voor de taxonomie is een andere vraag. Waarschijnlijk bijzonder weinig, althans nu nog. Dit kunnen echter de soorten van morgen zijn en daarbij denk ik zowel op korte termijn aan verbeterde onderzoekstechnieken waardoor deze verschillen binnen het bereik van elke taxonoom komen (electronenmicroscopie, chromatografie, serumdiagnostiek), alsook op langere termijn aan de evolutie, waardoor de kleine verschillen door divergentie uitgroeien tot grote.

In dit verband zou het uitermate nuttig zijn als niet alleen aandacht werd besteed aan oecologische verschillen tussen rassen van één soort, maar ook aan de vergelijkende oecologie binnen een heel geslacht. Samen met de vergelijkende morfologie zou het ons heel wat kunnen leren over de soortsvorming (Kruckeberg).

Het milieu is een regulator; het kan zowel nivellerend (eliminatie van alle minder geschikte genotypen van een taxon in een bepaalde habitat) als differentiërend werken (bevordering van soortsvorming door milieu-differentiatie). Maar ook het organisme zelf is een regulator in de moderne cybernetische zin. Er is dus sprake van voortdurende wisselwerking, van samenspel tussen milieu en organisme. Organismen werken ook regulerend op elkaar bij de evolutie. Wij raken hier de zeer interessante problemen van co-evolutie, zoals die van gastheer en parasiet, predator en prooi, bloemplant en bloembezoekend dier. Van de coëvolutie van het laatstgenoemde type geeft o.a. Van der Pijl in een serie artikelen zeer interessante voorbeelden.

Zeer innig zijn de genetische en evolutionistische relaties tussen obli-gaat parasitaire fungi zoals roest- en brandzwammen, en hun gastheer-

planten. Eén fungussoort kan uit talrijke oecotypen (fysiologische rassen) bestaan waarvan elk specifiek is voor één gastheersoort of zelfs variëteit. Elk parasietenras bezit een bepaald gen voor specifieke virulentie dat correspondeert met een bepaald gen voor specifieke gevoeligheid in het betreffende gastheerras (zie Ainsworth en Sussman, 1968).

Selectie-verhinderende mechanismen Parasitisme kan nog een andere invloed uitoefenen op de evolutie. Gillett (1962) geeft vele fraaie voorbeelden van de regulerende werking van parasieten. Hij wijst erop dat een gastheer het meest kwetsbaar is voor infectie als hij massaal optreedt, dus als hij in een plantengezelschap domineert. Hierdoor worden dominante soorten door hun parasieten in toom gehouden en krijgen zwakkere verwante soorten in hetzelfde milieu ook een kans. Zeldzaamheid wordt zo tot een premie voor succes bij het voortbestaan van een soort (Kruckeberg). Gillett zegt het anders: "Parasietendruk is de onvermijdelijke, alom tegenwoordige factor in de evolutie, die verantwoordelijk is voor de schijnbaar zinneloze veelvuldigheid van soorten in alle gebieden waar deze factor de tijd heeft gehad om te werken". Het is een geval van vermindering van selectie. Bij dieren kan predatiedruk een soortgelijk effect hebben. Freyer (1959, geciteerd door Mayr) meent waargenomen te hebben dat in Afrikaanse meren de aanwezigheid van roofvissen gunstig is voor de soortenrijkdom van prooivissen, en hij veronderstelt dat de meest talrijke prooi-vissoorten de hoofdmassa van het dieet der roofvissen vormen waardoor de overige vissoorten een grotere overlevingskans krijgen. Ofschoon de zaak veel ingewikkelder schijnt te zijn dan hier gesteld wordt, is de kritiek die Mayr hierop levert onjuist. Mayr geeft nl. een gefingeerd voorbeeld en stelt daarbij dat ook al eet een roofdier absoluut gesproken minder individuen van een weinig voorkomende prooi-soort dan van een talrijk voorkomende soort, dit toch een groter percentage van de totale populatie van die zeldzame soort kan betekenen. Daar echter de ontmoetingskans evenredig toeneemt met de populatiedichtheid van de prooi-soort, is dit percentageverschil niet te verwachten. Integendeel: te verwachten is dat van de dichtere populatie een groter percentage gepredeerd wordt, omdat de herhaalde ontmoeting met de talrijke soort leidt tot een vast zoekbeeld bij de predator (geheugenvorming) waardoor hij zich in zijn voedsel gaat concentreren op juist die soort.

Dit is dan het zoölogische equivalent van de grotere infectiekans door geringere onderlinge individuenafstand die een talrijke gastheersoort aan een plantaardige parasiet biedt. Dit gaat trouwens ook op bij dierlijk pa-

rasitisme en zelfs bij herbivorie: het is gebleken dat massale vraat van de struikheide, *Calluna*, door het heidekevertje (*Lochmaea suturalis*) optreedt in grote gesloten heidevegetaties van één leeftijdsklasse. Reeds onderbreking van de heide door enkele meters van een andere vegetatie vrijwaart de heideplanten tegen vraat (Den Boer, ongepubliceerd).

Selectie kan ook verhinderd worden door het abiotische milieu, nl. als dit bestaat uit vele grillige en onafhankelijk van elkaar variërende factoren, zoals dit bij het weer in hoge mate het geval is. Nu eens zal het ene genotype van een soort (de ene soort) tijdelijk relatief bevoordeeld worden, dan weer het andere genotype (of een andere soort). Polymorfe soorten zijn in het algemeen goed aangepast aan deze aselechte toestand. Den Boer (1968) illustreerde dit aan de hand van de polymorfe loopkeversoort *Pterostichus oblongopunctatus*, waar een genetische variabiliteit in aantal stippen op de dekschilden gecorreleerd is met een genetische variabiliteit in droogte- en vochttolerantie. Hij ziet hierin een vorm van risicospreiding, die overigens voor planktonalgen reeds eerder door Margalef geformuleerd en cybernetisch geïnterpreteerd was. Het is misschien niet geheel overbodig op te merken, dat polymorfie natuurlijk geen garantie is voor risicospreiding, en dat evenmin morfologisch weinig variabele soorten per se kwetsbaarder moeten zijn. Immers, morfologische en oecologische variatie gaan niet altijd samen. Het gaat bij de beoordeling van overlevingskansen alleen om de variatie in (al of niet morfologisch verschillende) oecotypen. En zelfs deze variatie is alleen noodzakelijk als elk individu een enge tolerantie bezit. Soorten waarvan alle individuen dezelfde, maar wijde oecologische amplitude bezitten, zijn uiteraard minstens even goed aangepast aan wisselende omstandigheden. De principes van opheffing van selectie enerzijds door parasietendruk en predatie, anderzijds door in de tijd snel wisselende milieufactoren (mogelijk ook nog door andere processen) kunnen wellicht een verklaring geven voor het permanent naast elkaar bestaan van vele, nauw verwante soorten, iets wat volgens neodarwinistische concurrentie-opvattingen niet mogelijk zou zijn, een opvatting die vooral onder zoölogen wijd verbreid is. Andere factoren kunnen hierbij ook een rol spelen. Harper (1961) oppert als mogelijkheden nog: verschillende voedselbehoeften, gevoeligheid voor verschillende toxinen, en gevoeligheid voor dezelfde milieufactoren maar in verschillende levensstadia.

In laagveenmoerassen en blauwgraslanden vindt men dikwijls in dichte vegetaties diverse *Carex*-soorten door elkaar, in heggen en struwelen dikwijls vele *Rosa*- en *Rubus*-soorten. In het Middellandse Zeegebied kan

men in het *Suaedetum fruticosae* vijf *Bromus*-soorten tezamen aantreffen. Maar overigens is het verschijnsel bij hogere planten in de gematigde streken niet algemeen (in tegenstelling tot het tropische regenwoud). Ook bij mossen komt het niet veel voor, al moeten hier als uitzondering genoemd worden de concentraties van *Ulota*- en *Orthotrichum*-soorten op bepaalde bomen (in de tropen heel sterk bij *Macromitrium*, *Frullania* en *Lejeuneaceae*) en van *Sphagnum*-soorten in bepaalde venen. Bij lichenen vindt men dikwijls op bomen vele *Parmelia*'s of *Physcia*'s bij elkaar, op de grond en op boomstompen dikwijls vele *Cladonia*-soorten, die dan op boomstompen nog grotendeels tot hetzelfde subgenus *Cenomyce* behoren, op de grond tot hetzelfde subgenus *Cladina*. Deze *Cladina*'s vormen in de heide boven de boomgrens en in de arctische toendra vaak gesloten vegetaties. Bijzonder duidelijk is het verschijnsel bij de *Desmidiaceae* onder de groenwieren (in de daarvoor geschikte ondiepe mesotrofe plas-sen vindt men steeds vele soorten van *Staurostrum*, *Euastrum*, *Closterium*, *Micrasterias* e.a. geslachten bij elkaar) en bij de Basidiomyceten: diverse terreinen zijn arm aan genera, maar opvallend rijk aan soorten. Zo zijn in hoogvenen *Omphalia* en *Galerina*, in jeneverbesstruwelen *Mycena*, *Rhodophyllus*, *Galerina*, *Lyophyllum*, *Hygrophorus* en *Clitocybe* rijk vertegenwoordigd. Schrale, matig droge graslanden zijn zeer rijk aan soorten van *Hygrophorus*, *Rhodophyllus*, *Clavaria* e.a., eiken-haagbeukenbossen en beukenbossen op kalk aan soorten van *Lactarius*, *Russula*, *Amanita*, *Cortinari* en *Pluteus*, enz. In één jeneverbesstruweel in Drente van slechts 2000 m² werden door mij niet minder dan 23 soorten *Galerina* gevonden, in een ander jeneverbesstruweel 17 *Mycena*-soorten.

Ruimtelijke en tijdelijke milieuvariatie in verband met hybridisatie en evolutie In bijna al deze gevallen van grote diversiteit binnen één genus blijken de soorten scherp gescheiden te zijn en bastaarden zeldzaam of afwezig. Het betreft hier steeds stabiele milieu's met een fijnkorrelig patroon. Men noemt deze milieu's oecoklinen of limes divergens-milieu's. Anderzijds is herhaaldelijk waargenomen dat hybridisatie, gevolgd door allopolyploidie, in de natuur vooral voorkomt op gestoorde plaatsen, waar vegetatie en milieu instabiel zijn. De storing kan zowel van natuurlijke alsook van menselijke oorsprong zijn. Deze milieu's hebben veelal een grofkorrelig vegetatiepatroon met scherpe grenzen tussen contrasterende vegetaties en milieu's. Men noemt dit oecotonen of limes convergens-milieu's (Van Leeuwen, 1966). Deze verschijnselen worden vaak onjuist geïnterpreteerd. Zo schrijft Mayr: "De afbraak van scherpe

grenzen tussen habitats als gevolg van menselijke of andere storingen is de oorzaak geweest van de meeste bekende gevallen van bastaardering tussen sympatrische dieren". Wij weten nu, dat anthropogene en natuurlijke storingen juist abrupte habitatgrenzen scheppen in plaats van deze af te breken, zodat deze verklaring niet juist kan zijn. Soortbarrières worden ook niet gehandhaafd door abrupte habitatgrenzen, maar door stabiele milieu's, hetgeen juist samengaat met in het algemeen vage grenzen.

Het verschijnsel van frequente hybridenvorming in gestoorde milieu's komt veel bij dieren voor (diverse voorbeelden bij Mayr, 1963). Bij planten is het in de laatste dertig jaar alleen in al Noord-Amerika bij soorten van acht genera beschreven. Voor Europa is het verschijnsel o.a. bekend bij *Epilobium* en *Salix*. In stabiele, ongestoorde milieu's daarentegen is bij niet minder dan tien geslachten vastgesteld dat, indien er al soortsbastarden optreden, de F_1 of zeldzaam is doordat deze in het gesloten milieu geen levenskansen heeft, of spoedig weer in de stamouders opgaat.

Een fraai voorbeeld geven Hadley en Levin (1967), ofschoon zij dit zelf niet als zodanig formuleren. In de kustduinen van Lake Chicago (Illinois) komen op een terrein van 6 ha drie niet-verwante soorten van het Composietengeslacht *Liatris* voor (verschillende series van het genus, maar zelfde chromosomenaantal). De auteurs hebben de bodem op minutieuze wijze gekarteerd en ook de verspreiding van de drie soorten en hun bastarden. De drie mogelijke enkelvoudige hybriden komen er alle voor. Nu wordt naar schatting 40% van het terrein door mengpopulaties ingenomen. Hier zou dus levendige hybridisatie verwacht worden. In kassen (onnatuurlijke, gestoorde situatie!) blijken de soorten namelijk gemakkelijk te kruisen; het is zelfs gemakkelijker bastarden te kweken dan de soorten zelf. De hybriden hebben dezelfde kiemkracht en zijn even fertiel als de ouders. Toch behoort in het genoemde duinterrein van de 416.000 onderzochte individuen der drie soorten tezamen minder dan 0,1% tot één der hybriden. Wij hebben hier te maken met een vrij stabiel, oud duinlandschap met vele geleidelijke milieugradiënten. Het verband tussen limes divergens en geringe hybridisatie is dus evident.

Cercocarpus intricatus en *C. ledifolius* komen in Californië in ongestoorde milieu's raszuiver voor, maar waar de grens tussen de biotopen scherp is, treedt hybridisatie op. Hier is dus sprake van een oecotoon en tevens van instabiliteit, aangezien de grens telkens heen en weer schuift.

In Australië is bij alpine *Ranunculus*-soorten waargenomen, dat de mate van bastaardering toeneemt met de steilheid van de oecologische

gradiënt, dus met de overgang van oecokline naar oecotoon. Hetzelfde geldt voor eikensoorten in Noord-Amerika.

De vergrote levenskans van soortsbastarden in gestoorde milieus wordt soms toegeschreven aan het optreden van hybride milieus (maar wat zijn dat?), soms aan dat van kale, concurrentievrije plekken. Van Leeuwen toonde echter aan, dat in stabiele milieus ook kale plekken stabiel zijn en niet door planten gekoloniseerd worden. De hypothese van de kale, concurrentievrije plekken kan dus gevoelig verworpen worden.

In het licht van de moderne cybernetica moet het optreden van hybriden veeleer gezien worden als een storing in het isolatiemechanisme tussen twee soorten, dus tussen twee zelfregulerende systemen. De soortsgrens vervaagt en er ontstaat een 'open' situatie (nivellering). Deze is kenmerkend voor een ruimtelijk 'open' milieu (wat niet wil zeggen dat er kale plekken in de vegetatie zijn!), hetgeen weer gepaard gaat met verandering in de tijd, dus instabiliteit. Instabiele milieus zijn dus ruimtelijk weinig gedifferentieerd, hetgeen zich bij de vegetatie uit in een gering aantal soorten en nivellering door bastaardering. Stabiele milieus (limes divergens) zijn daarentegen soortenrijk (grote differentiatie) en arm aan hybriden. Inderdaad zagen wij dat waar weinig hybriden optreden, de soortenrijkdom groot is. Ogenschijnlijk is hiermede in tegenspraak, dat in de tijd variabele, dus instabiele, milieufactoren zoals het weer, het verschijnsel van polymorfie juist bevorderen, zoals wij hierboven zagen. Wij moeten echter niet vergeten, dat het bij meteorologische factoren gaat om kortstondige wisselingen en om multiële variatie. Over langere perioden gezien is de situatie in de tijd stabiel. In feite gaat het bij het weer dus om een fijnkorrelig milieupatroon, een limes divergens, in de tijd.

Overigens werkt dit patroon, ruimtelijk gezien, nivellerend op verschillen tussen populaties, maar differentiërend binnen de populaties. Dit blijkt o.a. uit de publikatie van Struhsaker (1968) over polymorfie bij de slak *Littorina picta* op Hawaï, waarbij vormen met gladde en ruwe huisjes duidelijk verschillen in gevoeligheid tegen golfslag. De grote verschillen in brandingsintensiteit die op Hawaï bestaan tussen zomer en winter maken, dat de verschillen in verhouding ruwe/gladde dieren tussen populaties op beschutte en geëxponeerde kusten aldaar enigszins worden genivelleerd.

Voorlopig is deze verklaring een formele en niet een causale. Verder onderzoek, ook experimenteel, is ten zeerste gewenst. Ik zou echter willen wagen de hypothese uit te spreken dat gesloten, stabiele milieus de beste kansen bieden op evolutie door mutatie, open, instabiele milieus de beste

kansen op evolutie door bastaardering (gevolgd door allopolyploidie). Dit laatste geldt uiteraard alleen voor planten: bij dieren komt allopolyploidie niet voor.

Betekenis van oecologische kenmerken voor de taxonomie

Oecotypen en morfotypen Wij komen nu aan een bespreking van de tweede vraag: kunnen oecologische kenmerken een bijdrage tot de taxonomie leveren? Aangezien een natuurlijk systeem in principe op alle kenmerken van de organismen gebaseerd is, moet de vraag bevestigend beantwoord worden. Uit talloze, ook experimentele onderzoeken (zie o.a. Davis en Heywood) is gebleken, dat euryoece soorten meestal bestaan uit populaties die niet alleen verschillen in oecologische amplitude en oecologisch optimum, maar dikwijls ook in morfologie. Beide kenmerkenreeksen blijken veelal een genetische basis te bezitten (genoecotypen of oecotypen sensu stricto). Ontbreekt deze basis, dan spreekt men van fenoeecotypen, ecaden of modificaties.

Nu gaan oecologische en morfologische variatie lang niet altijd samen. De variëteiten van de paddestoelen *Mycena galopus*, *Cystoderma amianthinum*, *Clavulinopsis luteoalba* en vele andere soorten vertonen geen verschil in standplaats. Anderzijds bestaan vele roestzwammensoorten uit talloze oecotypen, elk aangepast aan een eigen gastheersoort, zonder dat enig morfologisch verschil aanwezig is (Person, in Ainsworth en Sussman, 1968). Mossoorten als *Calliergonella cuspidata*, *Fissidens adiantoides* en *Leptobryum pyriforme* zijn morfologisch uniform, maar bewonen elk enige sterk verschillende biotopen. Ik zou daarom onderscheid willen maken tussen oecotypen en morfotypen. Gaan zij samen, dan is er sprake van een oeco-morfotype. Evenzo bestaan er chemotypen en topotypen (geografische rassen). Allerlei combinaties zijn mogelijk. Veel voorkomende gevallen zijn topo-oeco-morfotypen bij fanerogamen en topo-oeco-chemotypen bij lichenen. Het is in dit verband merkwaardig dat bij de bryofyten, die toch tot hetzelfde fyllum behoren als de fanerogamen, topo-morfotypen (morfologische geografische rassen) zeer zeldzaam schijnen te zijn, de combinatie topo-oeco-morfotypen dus ook. Oeco-morfotypen komen er waarschijnlijk wel veel voor, o.a. bij *Hypnum cupressiforme*, *Tortula ruralis* en *Ceratodon purpureus*, ofschoon dit nog zelden grondig genetisch onderzocht is. Het is dus mogelijk dat het slechts om fenotypen gaat; bij de zeer plastische soorten van *Drepanocladus* en *Sphagnum* sectie *Subsecunda* is dat zelfs waarschijnlijk.

Nog merkwaardiger is de situatie bij de hogere fungi (Asco- en Basidiomycetes), d.w.z. juist bij die groepen schimmels die als groep ook deel uit maken van lichenen. De sterke geografische rasvorming bij lichenen vindt geen waardig pendant bij de vrij levende fungi van dezelfde orden. Zelfs soorten die zowel in Europa als N.-Amerika voorkomen, vertonen vaak geen enkel verschil in vorm of anatomie. Ook oeco-morfotypen schijnen bij hogere fungi zeldzaam te zijn: de soorten vertonen in verschillende milieus dezelfde vorm of vormvariatie. Afwijkingen, bijv. in grootte, lengte van de steel, aanhechting van de lamellen en aanwezigheid van velumresten op de hoed zijn veelal zeer duidelijk fenotypisch, of de typen zijn ook geografisch geïsoleerd, zoals bij *Suillus* (*Boletus*) *granulatus* (Singer, 1962).

De vele chemotypen bij lichenen onderscheiden zich door hun lichen-zuren die nota bene door de fungus gevormd worden. Hoewel sommige van deze zuren ook bij vrij levende fungi gevonden zijn, zijn chemotypen hier niet bekend. Toch worden kleuringen en chemische reacties bij fungi veelal als goede diagnostische kenmerken gebruikt, maar zij blijken steeds soortskonstant te zijn. Hieruit blijkt dat de structuur van soorten, d.w.z. de morfologische, chemische, oecologische en geografische patroonvorming van hun populaties, voor grote groepen planten vrij wezenlijk verschilt. Over de oorzaken en de betekenis daarvan tasten wij nog geheel in het duister.

Oecoklinen en morfoklinen Tot nu toe was steeds sprake van duidelijk gescheiden typen. De variaties binnen een soort zijn echter vaak continu en men spreekt dan van klinen. Ook hier geldt dat morfologische en oecologische klinen vaak onafhankelijk van elkaar optreden. De twee 'soorten' *Mycena vitrea* en *iodiolens* vormen in feite één morfologische kline, die men in verschillende milieus kan aantreffen. Hetzelfde geldt voor de zeer variable soort *Galerina atkinsoniana*. Ook bij *Festuca ovina* komt dit verschijnsel voor (Davis en Heywood). Volgens dezelfde auteurs loopt in het nabije Oosten de oecoklinale variatie van *Pinus sylvestris* dwars door de morfoklinale variatie van de kegelschubben. Om deze redenen zou ik ook hier een onderscheid willen maken tussen oecoklinen en morfoklinen.

Zoals wij nog zullen zien, vertonen sommige soorten ook vloeiende reeksen in biochemische kenmerken, z.g. chemoklinen. Al deze klinen kunnen weer gekoppeld zijn aan een macrogeografische gradiënt, een topokline. Böcher (1944) beschrijft een gecombineerde topo-oeco-mor-

fokline bij *Veronica officinalis*. Het ingewikkeldst zijn de gecombineerde topo-oeco-chemo-morfoklinen. Zijn de overgangen niet geleidelijk, dan spreekt men van 'stepped clines' (onderbroken klinen). Eigenlijk vormen de oeco-, morfo- en chemotypen slechts een extreem geval van onderbroken klinen. Nog gecompliceerder zijn die gevallen, waar bij één soort combinaties van allerlei soorten klinen met allerlei soorten typen voorkomen. Zo zijn bij *Pinus nigra* sommige morfologische kenmerken klinaal, andere niet. Het meest ingewikkeld zijn die gevallen waarin bovendien de klinen niet één-, maar meerdimensionaal (reticulaat) zijn, zoals bij de oeco-morfoklinen van *Agrostis tenuis* in Wales, welke soort daarnaast ook disjuncte oeco-morfotypen vertoont (Davis en Heywood). Dit is dan het 'botanicorum crux et scandalum' dat taxonomen van infraspecifische eenheden tot vertwijfeling brengt.

Oecotypen en taxonomie

Oeco-chemotypen Het zal overigens duidelijk zijn dat vooral de typen, meer dan de klinen, van belang zijn voor de taxonoom, in die zin dat zij het zijn die mogelijk tot opstelling van taxa aanleiding kunnen geven.

Een ander punt is, of morfologisch identieke oecotypen bruikbaar zijn voor een praktische, 'general purpose' classificatie. Hetzelfde geldt voor morfologisch identieke vormen die alleen fysiologisch of biochemisch verschillen. Kruckeberg ontzegt hun elke taxonomische betekenis. Toch is hiermede het laatste woord niet gezegd; speciaal in de moderne lichenologie is de kwestie van biochemische soorten een punt van hevige discussie. Nu is het soortsbegrip bij lichenen toch al een merkwaardige zaak, omdat het in feite om een symbiose van twee organismen gaat. Eigenlijk zijn dat de mooiste voorbeelden van plantengezelschappen; desondanks heeft zich over hen juist niet de plantensociologie, maar de taxonomie ontfemd!

Hoewel dit door sommige lichenologen bestreden wordt, ben ik met Des Abbayes, Culberson en anderen van mening, dat chemische kenmerken voor de taxonomie in principe dezelfde waarde hebben als morfologische, mits zij constant zijn en genetisch bepaald (maar die restricties gelden ook voor morfologische kenmerken). Zou men chemische reacties willen verwaarlozen, dan moet men ook alle kenmerken van kleur, geur en smaak overboord gooien bij taxonomisch onderzoek. Het gaat natuurlijk niet aan om bepaalde lichenensoorten wel in twee soorten te splitsen op grond van de al of niet aanwezigheid van één stof en andere niet, alleen omdat bij de eerste de stof gekleurd is en de twee soorten dus

verschillen in kleur, terwijl het in het tweede geval om een kleurloze stof gaat, zodat geen uitwendig zichtbaar verschil tussen de twee vormen bestaat. Toch wordt deze fout dikwijls gemaakt.

Ook kunnen eenvoudige kleurreacties op het thallus misleidend zijn, omdat chemisch geheel verschillende stoffen dezelfde kleurreactie kunnen geven. *Parmelia borrieri* en *pseudoborrieri* zijn morfologisch identiek, en hebben beide een merg dat met calciumhypochloriet rood verkleurt. Deze reactie berust echter in het geval van *P. borrieri* op de aanwezigheid van lecanorinezuur, in dat van *P. pseudoborrieri* op die van gyrophoorzuur (Culberson, 1960). Microscopische analyse van de kristalvorm der lichaamstoffen en papierchromatografie, eventueel in combinatie met chemische reacties en/of ultraviolet licht (om kleurloze lichenenstoffen zichtbaar te maken), zijn meer betrouwbare en tegenwoordig veel toegepaste methoden in de lichenen taxonomie.

Des Abbayes (1951) is van mening, dat slechts van twee soorten gesproken mag worden als zij verschillende stoffen bevatten die chemisch niet verwant zijn. Culberson (1960) bestrijdt dit op grond van het feit dat zeer verwante enzymen chemisch zeer verschillende eindproducten kunnen vormen. Voor hem doet de chemische verwantschap er niet toe en is de vervanging van één stof door een andere reden om van soorten te spreken, niet de afwezigheid van een stof of de aanwezigheid van een extra stof, in welke gevallen hij van een variëteit spreekt. Lamb (1951) komt hiertegen op en spreekt van 'chemical strains', indien het verschil op slechts één chemisch kenmerk berust, ook al is dit genetisch bepaald en constant. Zijn argument is o.m. dat wij ook bij morfologische kenmerken geen soorten onderscheiden op grond van slechts één kenmerk. Waarom dan wel bij chemische kenmerken? Nu hebben echter Hale en Culberson aangetoond, dat chemische verschillen dikwijls samengaan met geografische en/of oecologische verschillen. Dit kan een argument zijn om wel van taxa te spreken. Ik wil dit met twee voorbeelden toelichten.

De epifyt *Pseudevernia furfuracea* werd vroeger verdeeld in twee chemische rassen, die met chloorkalk respectievelijk géén of een rode verkleuring geven. Hale (1956) vond, dat het niet verkleurende C— -ras physodinezuur bevat en in Europa en Noord-Amerika voorkomt, terwijl de C+ -reactie berust op de aanwezigheid van één van twee stoffen, namelijk lecanorinezuur in Noord-Amerika, olivetorinezuur in Europa. Er zijn dus drie chemische rassen, waarvan twee elkaar geografisch uitsluiten. Voor zover deze rassen samen voorkomen zijn zij chemisch scherp gescheiden. In Europa domineert het C+ -ras in Groot Brittannië en Noor-

wegen en neemt naar Oost- en Zuid-Europa procentueel af, met een kleiner maximum in de Alpen.

Het C—-ras domineert in het mediterrane gebied en in Zuidoost-Europa en neemt naar het westen en noorden af (Hale, 1956). Uit nog ongepubliceerd onderzoek door mej. A. de Wit bleek, dat het C+ -ras in Zuid-Duitsland beperkt is tot hoogten boven 1200 m en in Tirol boven 1400 m, terwijl het C— -ras daar niet hoger dan 1400 m komt. Alleen rond de 1400 m komen zij samen voor. In Noord-Nederland vindt men beide rassen. Het C— -ras vertoont hier geen voorkeur voor bepaalde standplaatsen, terwijl het C+ -ras duidelijk frequenter is op zonnige en aan de wind geëxponeerde bomen dan op beschutte bomen. Vooralsnog zien wij geen verband tussen het geografische en oecologische gedrag van de twee rassen. Hun chemische verschil berust op een verschil in fysiologie van de schimmelcomponent.

Ook bij de algencomponent zijn echter chemische verschillen te vinden. Dwars door de indeling van de soort in een C+- en een C—-ras loopt namelijk een indeling in een ras waarvan het etherextract groen is en een ras waarvan dit extract rood zou zijn (Zopf, 1903-1905). De Wit vond echter een vloeiende reeks van donkergroene tot oranjegele (nooit rode) extracten. Fractionering van het extract en chromatografische analyse van de afzonderlijke fracties toonde aan, dat de alcohol-fractie twee rode kleurstoffen kan bevatten, die wij X en Y zullen noemen. Daarbij kan X ontbreken en is Y steeds aanwezig, maar in zeer uiteenlopende concentraties. Tevens blijkt dat in de petroleumether-fractie de verhouding van chlorofyl *a* tot chlorofyl *b* sterk varieert. De concentratie van X is omgekeerd evenredig met die van chlorofyl *b*. Zij beschouwt stof X als een afbraakproduct van chlorofyl *b* dat via stof Y daaruit ontstaat. De relatieve hoeveelheid chlorofyl *b* (ten opzichte van *a*) blijkt nu af te nemen met toenemende beschutting en schaduw. Tevens neemt dan stof X toe. Y vertoont geen correlatie met de standplaats, wat voor een tussenproduct ook wel voor de hand ligt. Alleen bij materiaal uit West-Noorwegen en Schotland werd steeds een extra, oranje carotenoïde aangetroffen. Waarschijnlijk bevat deze O+-vorm een ander algenras of zelfs een andere algensoort.

Morfologisch zijn geen duidelijke taxa binnen de soort *Pseudevernia furfuracea* te onderscheiden. Vorm en breedte der thalluslobben, vorm der isidia en dichtheid der isidia variëren alle volgens vloeiende reeksen. Wel is er een duidelijk verband tussen deze reeksen en het milieu. Het aantal isidia bijv. neemt toe met toenemende expositie en licht.

Samenvattend kunnen wij het volgende zeggen.

Pseudevernia furfuracea, hoewel zeer variabel van vorm, is op morfologische gronden niet in taxa te splitsen. In chemisch opzicht zijn volgens twee onafhankelijke kenmerken minstens vijf rassen te onderscheiden. Naar de chemie van de fungus onderscheiden wij een C—-ras, een C+1-ras (lecanorinezuur) en een C+o-ras (olivetorinezuur). Naar de alg onderscheiden wij een O+ -ras en een O—-ras. In Europa komen alle hier mogelijke combinaties voor, dus C—O—, C—O+ en C+oO— en C+oO+. Of ook bij het C+1-ras (dus in Amerika) zowel O— als O+ voorkomt, is nog niet bekend en verdient nader onderzoek. Alle combinaties zijn chemisch scherp van elkaar gescheiden; C+1 en C+o zijn bovendien geografisch streng gescheiden evenzo O+ en O—. C+ en C— zijn in Europa geografisch echter niet scherp gescheiden maar hebben wel het zwaartepunt van hun verspreiding in geheel verschillende delen van het continent. Ook oecologisch vertonen zij een verschil in voorkeur. Daarnaast zijn in Europa vloeiende reeksen te onderscheiden van (a) relatief veel chlorofyl *b*, weinig chlorofyl *a* en weinig stof X tot (b) relatief veel chlorofyl *a* en veel stof X.

In deze richting neemt de mate van windbeschutting en schaduw van de standplaats toe, en het aantal isidia op het thallus af. Wij hebben dus te maken met een gecombineerde morfo-chemo-oecokline. Dit wordt nog geaccentueerd door het feit dat het C+ -ras geconcentreerd is in het zonnige, geëxponeerde uiteinde van de milieurang.

Een ander voorbeeld betreft *Ramalina siliquosa*, een struikvormig lichoen van rotskusten aan zee. Dit lichoen is uitvoerig onderzocht door de Culbertsons (1967). Het heeft in Europa een wijde verspreiding van Ierland tot in de Finse Golf en van arctisch Noorwegen tot Zuid-Portugal, maar het heeft een nauwe oecologische amplitude. Morfologisch is de soort zeer variabel, maar met allerlei overgangen. Er zijn hooguit twee, onduidelijk gescheiden, variëteiten te onderscheiden. Chemisch valt de soort uiteen in zes scherp gescheiden rassen, één zonder een eigen lichoenzuur en vijf elk met een eigen lichoenzuur. Het ene morfologische type komt bij twee rassen vaak, bij één ras soms, bij de andere drie nooit voor. Het andere type komt bij alle zes rassen voor. De laatste drie zijn dus morfologisch identiek en homogeen. Alle zes rassen verschillen echter in hun geografische verspreiding, en hoewel hun arealen grotendeels overlappen, vertonen ze toch uiteenlopende zwaartepunten. Oecologisch zijn zij in drie groepen te verdelen. Zoals uit fig. 1 blijkt, bewonen de 'soorten' *Ramalina curnowii*, *R. siliquosa* s.s. en *R. druidarum* zowel in Portugal als

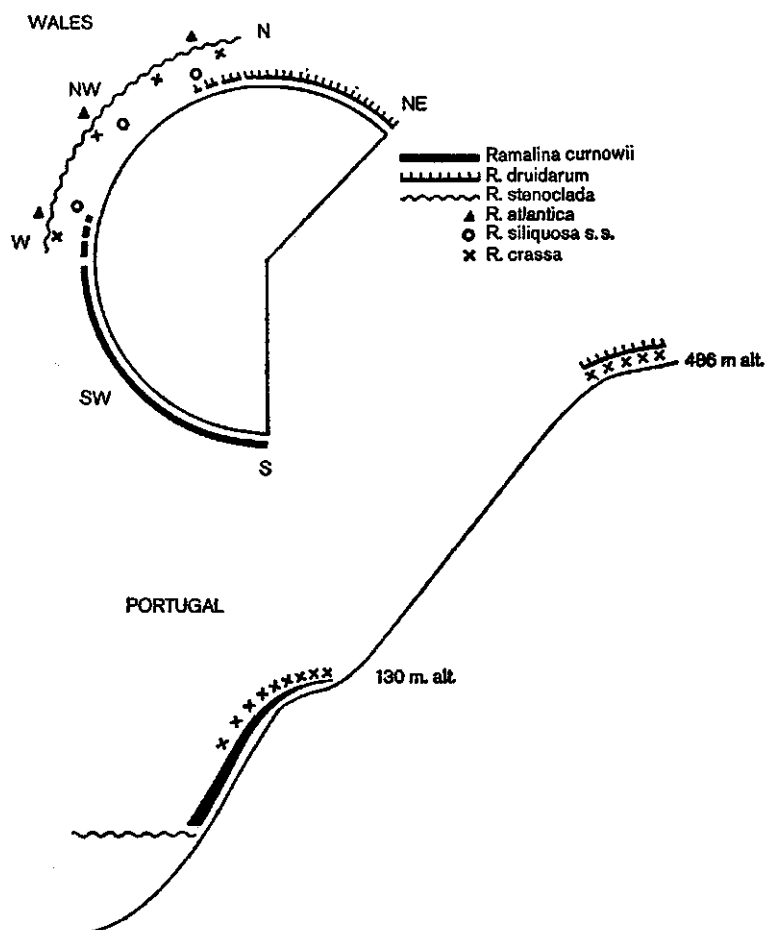


Fig. 1 Het voorkomen van *Ramalina*-soorten in Wales en Portugal (geschematiseerd naar gegevens van Culbertson en Culbertson, 1967).

in Wales verschillende biotopen. In Portugal is er een duidelijk hoogteverschil, in Wales een duidelijk verschil in expositie, waarbij steeds *R. siliquosa* s.s. een intermediaire positie inneemt. In Wales gedragen drie andere 'soorten', nl. *R. stenoclada*, *R. atlantica* en *R. crassa* zich net als *R. siliquosa* s.s. In het diagram uit Wales is *R. curnowii* talrijk, *R. crassa*

schaars. Het betreft hier rotsen in een beschutte baai. Op rotsen met veel wind is de verhouding juist omgekeerd.

Op grond van hun verschil in verspreidingspatroon, oecologie en chemie beschouwt Culberson de zes rassen als zelfstandige soorten. De algen die na isolatie uit deze soorten werden gekweekt, bleken echter morfologisch, fysiologisch en chemisch niet te verschillen. De verschillen komen dus alle voor rekening van de schimmelcomponent. Deze 'soorten' komen in vele gebieden en zelfs op sommige standplaatsen door elkaar voor en zijn bovendien in hoge mate fertil, maar het merkwaardige is, dat zij steeds scherp gescheiden zijn. Het ontbreken van hybriden zou ik weer willen zien als een gevolg van het gesloten milieu van marine rotskusten: Ondanks de vrij steile milieugradiënten (die overigens in het supralittoraal, waar het *Ramalina siliquosa*-complex groeit, niet zo steil zijn) is het een in de tijd zeer stabiel milieu. In het algemeen trouwens kan gezegd worden dat blad- en struikvormige lichenen, zeer langzame groeiers als zij zijn, kenmerkend zijn voor zeer stabiele milieus. Bij de gehele groep zijn geen hybriden bekend. Of wij in de hierboven besproken gevallen echter van soorten moeten spreken, is een tweede. Maar dank zij de oecologie weten wij dat hier niet sprake is van toevallige chemische mutanten, doch op zijn minst van geografisch-oecologische subspecies.

Oeco-morfotypen Veel eenvoudiger ligt de zaak bij morfologisch goed gescheiden typen. Hier kan de oecologie soms een belangrijke bevestiging en versterking van het taxonbegrip leveren.

Als voorbeeld wil ik enige resultaten bespreken uit eigen onderzoek aan de slak *Littorina obtusata*, de stompe alikruik (Barkman, 1955). Deze mariene Gastropode die geen pelagische larven heeft, leeft in het littoraal van met grote wieren begroeide rotskusten aan beide zijden van de Atlantische Oceaan, in Europa en Noord-Amerika. De habitat van deze soort en zijn variëteiten werd onderzocht in een gebied van Zuid-Bretagne tot Narvik en aangevuld met experimenteel onderzoek in Den Helder. De soort omvat vijf vormvariëteiten en veertien kleurvariëteiten. Vorm en kleur van het huisje variëren onafhankelijk van elkaar, zodat er 70 mogelijke combinaties zijn. Net als bij het periodiek systeem der elementen kon het bestaan van de nog niet gevonden combinaties voorspeld worden, en een onderzoek aan 3300 individuen leverde een aantal nieuwe combinaties op, zodat er nu ruim 60 van de 70 bekend zijn. De vormvariëteiten zijn misschien slechts fenotypische variaties. Zij vertonen alle mogelijke intergradaties, de kleurvariëteiten vertonen die in het algemeen

niet. Bij elf onderzochte kleurvariëteiten werden vijf verschillende geografische verspreidingspatronen aangetroffen die elkaar ten dele overlappen. Bovendien bleken de variëteiten te verschillen in hoogteniveau en in mate van expositie (brandingsintensiteit), waarbij hun oecologische ranges elkaar weer overlappen.

Wat de hoogteverspreiding in het littoraal betreft, zijn in Bretagne bij tien aanwezige variëteiten vier oecologische typen te onderscheiden, in Schotland bij negen variëteiten eveneens vier typen, in Noord-Noorwegen bij zeven variëteiten drie typen. In Schotland, waar vier populaties onderzocht zijn, variërend in milieu van matig beschut (kalme zee) tot zeer geëxponeerd (sterke branding), waren vijf oecologische typen van brandingsgevoeligheid te onderscheiden.

Twee variëteiten, nl. var. *citrina* en var. *olivacea*, zijn meer in detail onderzocht. Zij bleken in het veld in de volgende punten oecologisch te verschillen:

- 1 var. *citrina* is beter tegen branding bestand;
 - 2 var. *citrina* leeft dicht bij de laagwaterlijn;
 - 3 var. *citrina* leeft meestal op het wierdek, var. *olivacea* in en onder het wierdek;
 - 4 var. *citrina* is het talrijkst op *Fucus serratus* (alle gebieden), var. *olivacea* is in Bretagne en Schotland het talrijkst op *Fucus spiralis*, op Schouwen, bij Den Helder en bij Narvik op *Ascophyllum* en *Fucus vesiculosus*.
- Experimenteel onderzoek bracht de volgende verschillen aan het licht:
- 5 var. *citrina* kruipt sneller uit het water omhoog dan var. *olivacea*, maar stopt op een gemiddeld lager niveau;
 - 6 var. *citrina* heeft een minder sterke negatieve fototaxis;
 - 7 var. *citrina* toont in keuzeproeven tussen alle vier bruinwieren en vier andere wieren een minder geprononceerde voorkeur voor de bruinwieren;
 - 8 van de rood- en groenwieren worden door var. *citrina* de genera *Chondrus* en *Ulva* geprefereerd, door var. *olivacea* de genera *Ulva* en *Porphyra*.

Wij zien dus dat twee eenvoudige kleurvariëteiten (die overigens ook verschillen in gemiddelde grootte, kleur van de binnenzijde van het huisje en (bij Den Helder) in kleur van het levende dier) tevens verschillen in een reeks van oecologische en gedragskenmerken. Gaat het hier om betere fundering van twee vaststaande taxa, anders is het gesteld met twee variëteitenparen waar twijfel bestond aan hun status als variëteit. Op allerlei gronden was het vermoeden gerezen dat var. *reticulata* slechts een jeugd stadium van var. *fusca* zou zijn, var. *citrina* een jeugdvorm van var.

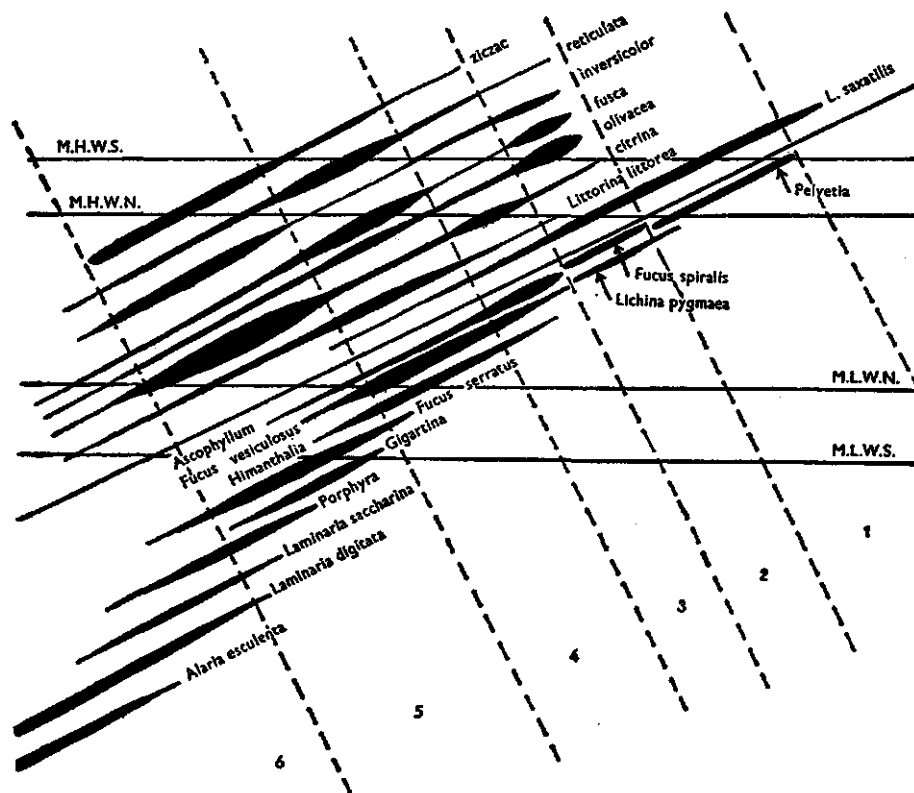


Fig. 2 Schematische voorstelling van de zonering van wieren en Littorina in Noord-Schotland (naar Barkman, 1955).

inversicolor. Het bleek echter, dat var. *reticulata* en *fusca* in Schotland niet alleen op één plaats verschillende algen bewonen – hetgeen nog verklaarbaar zou zijn door een verschillende oecologische preferentie van juveniele en adulte dieren, in combinatie met migratie – maar ook een verschil in voorkeur voor kustgedeelten met meer en minder branding, kustgedeelten waartussen geen migratie mogelijk schijnt. Dit laatste geldt ook voor het variëteitenpaar *citrina-inversicolor*. Het feit dat bovendien var. *inversicolor* op Schouwen, bij Den Helder, bij Narvik en op zeer geëxponeerde kusten van Schotland ontbreekt, terwijl var. *citrina* wel

overall aanwezig is, wijst er ook bepaald niet op dat var. *citrina* slechts een jeugdvorm van var. *inversicolor* zou zijn.

Konden wij aannemelijk maken dat de kleurvariatie bij *L. obtusata* genotypisch bepaald is, de vormvariatie fenotypisch, anders is het bij de purperslak, *Nucella lapillus*. Hier is bewezen, dat de kleurvariatie fenotypisch is en dat de dikte van de schaal genetisch is bepaald en zelfs gecorreleerd is met het aantal chromosomen (Staiger, 1957). Beide laatste zijn weer gecorreleerd met oecologische verschillen, namelijk met de gevoeligheid voor verschillende brandingsintensiteiten. De sculptuurvariatie van de huisjes van deze slak is zuiver en alleen een leeftijds kwestie (Fretter en Graham, 1962). Maar bij *Littorina picta* toonde Struhsaker (1968) aan, dat de sculptuurvariatie van de huisjes erfelijk bepaald is: er is een geleidelijke reeks op te stellen van gladde naar zeer ruwe vormen. De gladde leven op zwak glooiende, geëxponeerde rotskusten en laag in het supralittoraal, de ruwe op steile, beschutte kustgedeelten en hoog in het supralittoraal. Keuze- en kweekproeven toonden aan, dat de ruwe vorm over het algemeen groter is van afmeting, met een hoger voortplantingspercentage, een snellere larvale groei en een (onder optimale milieucondities van temperatuur en zoutgehalte) lagere mortaliteit. De ruwe vorm is meer resistent tegen extreem hoge zoutgehalten, hoge temperaturen en uitdroging, de gladde vorm is beter bestand tegen sterke stroming, lage temperaturen en langdurige inundatie. Ook bij drie andere *Littorina*-soorten (*L. obtusata*, *L. planaxis* en *L. scutulata*) is een negatieve correlatie vastgesteld tussen grootte van de huisjes en resistentie tegen golfslag (voor literatuur, zie Struhsaker, 1968). Maar de correlatie tussen sculptuur en brandingsgevoeligheid is bij *L. saxatilis* net omgekeerd als bij *L. picta*: de gladde vormen vindt men bij *saxatilis* juist op de meest beschutte plaatsen (Fischer-Piette c.s., 1961), geciteerd door Struhsaker, 1968). De genen die de schaalsculptuur bepalen, zijn bij *L. picta* en *saxatilis* waarschijnlijk op tegengestelde wijze gekoppeld aan genen die bepaalde fysiologische eigenschappen bepalen. Het verband tussen oecologisch gedrag en schaalsculptuur is dus zeker geen direct verband.

Bij *L. saxatilis* zijn de verschillen in kleur en sculptuur bovendien gecorreleerd met verschillen in broedseizoen en bezit elke vorm zijn eigen parasietensoort (trematode) (James, geciteerd door Fretter en Graham, 1963).

Ik ben mij ervan bewust dat deze greep uit vele voorbeelden een zeer willekeurige en onvolledige is, maar hoop toch daarmee het belang van samenwerking tussen de oecoloog en de moderne taxonoom, de zgn. biosystematicus, duidelijk te hebben gemaakt.

Doel, verworvenheden en tekortkomingen van de numerieke taxonomie

PROF. DR. D. J. ROGERS (Boulder, USA)

Inleiding

De term 'numerieke taxonomie' is in 1963 voorgesteld door Sokal. Hij had daarbij de belangstelling voor het gebruik en de ontwikkeling van modellen in de taxonomische methodiek op het oog. In de Verenigde Staten en in Engeland, in mindere mate ook in andere landen, is daaruit een groep onderzoekers, een 'school', gegroeid die zich bezig houdt met wat men aan kan duiden als 'operationele filosofie'. Reeds in de aanvang werd door deze school aangegeven, dat de numerieke taxonomie zich welbewust inzet voor een herziening van de taxonomische theorie en praktijk (zie Sokal & Sneath, 1963). Dat ik deze filosofie, noch het doel ervan, omhels zal duidelijk geworden zijn uit mijn eigen publikaties (1960, 1963, 1964, 1967, 1969), zodat ik mij niet beschouw als een adept ervan, zoals trouwens zal blijken uit de hier volgende gedachten. Desondanks wil ik een poging wagen om enkele van de doelstellingen, de ontwikkeling en de ideeën die aan de numerieke taxonomie ten grondslag liggen aan te geven, voor zover ze voor iedere taxonoom belangwekkend zijn.

Het hoofddoel, binnen het arbeidsterrein van de numerieke taxonomie, is het leveren van bevredigende wiskundige modellen en computerprogramma's, die niet alleen dienen om de taxonoom bij te staan in zijn grote moeilijkheden bij de classificatie, bij evolutionaire beschouwingen, of op het terrein waar de taxonoom zijn diensten bewijst aan andere biologen, maar ook aan allen die in ruimere wetenschappelijke kring belast zijn met de organisatie van informatie. Om dit doel te bereiken dienen verschillende stappen gedaan te worden:

- 1 Formulering van de taxonomische processen in logische, consistente regels;
- 2 Omzetting van deze regels in wiskundige termen;
- 3 Ontwikkeling van computerprogramma's aangepast aan 1 en 2;

4 Interpretatie van de uitkomsten in verband met enkele taxonomische problemen.

In de afgelopen tien jaar, of daaromtrent, heeft men de gelegenheid gehad, verschillende delen van deze processen te toetsen. Bij hun ontwikkeling zijn weliswaar enige vorderingen gemaakt, maar er hebben zich ook ontsporingen voorgedaan. Wat echter belangrijker is: de taxonomie is beter uit de doeken gekomen, en het is nu mogelijk geworden, studenten meer in de geest van de wetenschap te onderwijzen dan te instrueren als leerlingen die een 'vak' bijgebracht moet worden.

Het is nog pas enkele jaren geleden, dat een taxonoom zeer vruchtdragende arbeid kon verrichten in zijn vak zonder duidelijke mathematische bekwaamheid. Daar men oorspronkelijk dacht, dat rekenmachines alleen met getallen konden werken, stelde men pogingen in het werk, om taxonomische gegevens in zulke getallen om te zetten – vandaar de aanduiding 'numerieke' taxonomie. Daar bovendien de tak van toegepaste wiskunde die mathematische statistiek heet met veel succes in de genetica, de landbouw, e.d. was toegepast, ontstond de opvatting, dat de taxonomie de conventionele methoden zou kunnen toepassen bij het omzetten van morfologische kenmerken in getallen die behandeld zouden kunnen worden met een rekenmachine. Het is vooral op het terrein van de toegepaste wiskunde in de taxonomie dat een aantal valse starts is gemaakt.

Ook het ontwerpen van computerprogramma's vormde een probleem voor de numerieke taxonomen. In het begin begreep de taxonoom de werking en de behandeling van de machines niet. Als hij aanleiding zag er gebruik van te maken, was zo'n machine voor hem een soort optel-machine (of misschien, als het om een heel dure ging, een soort gemechaniseerde schrijftafel-calculator), en hij had de manipulaties die uitgevoerd moesten worden om op te tellen, af te trekken, te delen en te vermenigvuldigen geheel in zijn hoofd. Bij het gebruik van de moderne computer is het echter noodzakelijk een tot in details uitgewerkt programma op te schrijven waarin, stap voor stap, iedere nog zo simpele handeling aangegeven moet worden voordat de machine aan het werk wordt gezet. Tegenwoordig wordt dit stap-voor-stap-proces (de 'programmering') in hoofdzaak uitgevoerd door professionele programmeurs die precies op de hoogte zijn van de mogelijkheden van het computer-type waarmee zij werken en van de gedetailleerde voorschriften die door de fabrikant worden geleverd. Het komt maar zelden voor, dat de programmeur bovendien enige kennis heeft van de wetenschappelijke onderwerpen die aan de programma's ten grondslag liggen. Hier stuiten we wederom op een ter-

rein waar vele valse starts zijn gemaakt of waar de toepassing van de numerieke taxonomie tot een mislukking leidde: de naïve veronderstelling dat de programmeur zoveel weet van taxonomie dat hij verantwoorde voorschriften kan op stellen, waardoor het denkproces van de taxonoom op de juiste wijze kan worden uitgevoerd door de machine.

Wat kan het doel zijn van de numerieke taxonomie? Het is onmogelijk, een volledig antwoord te geven op deze vraag, zodat hier volstaan moet worden met het noemen van de punten waarmee ik mij persoonlijk bezig houd. Het gaat daarbij om het volgende (de volgorde geeft niet de belangrijkheid aan!):

- 1 Het opstellen van een geordende synthese van de feiten betrekking hebbend op planten of dieren;
- 2 Het opstellen van hiërarchieke categoriën om overeenkomsten en verschillen tussen organismen te demonstreren;
- 3 Het leveren van een identificatie-methode voor onbekende planten of dieren;
- 4 Het bereikbaar maken, voor anderen, van morfologische, genetische, fysiologische en evolutionaire gegevens betreffende planten en dieren.

Aan de hand van dit lijstje kan men natuurlijk de moderne numerische taxonomen niet van hun 'oudere' collega's onderscheiden. Dat is trouwens niet de bedoeling. Waar het wel om gaat is, dat de wijze van benadering van de problemen aan het veranderen is, vandaar dat ik de term 'taximetrie' heb voorgesteld (Rogers, 1963), die m.i. duidelijker de tegenwoordige werkwijze aangeeft dan 'numerieke taxonomie', omdat er vele andere hulpwetenschappen nodig zijn om taxonomisch onderzoek te ondersteunen.

De belangrijkste ontwikkelingen binnen de taximetrie

De belangrijkste ontwikkelingen binnen de taximetrie hebben zich voorgedaan bij de boven genoemde punten 1 en 2. Deze omvatten samen het gehele proces aangeduid als 'classificatie'. Als wij overgaan tot het opstellen van computerprogramma's die het denkproces van de taxonoom weergeven bij het opstellen van zulke classificaties, dienen wij er vanzelfsprekend het een of ander geordend, getrapt systeem aan ten grondslag te leggen. Het hier volgende eenvoudige schema heeft niet de bedoeling dit te doen voor de programmeur, maar alleen om de belangrijkste stappen in de taxonometrische classificatie-procedure aan te geven.

Van de zes stappen in dit schema is aan de punten 4 en 5 verreweg de

meeste aandacht besteed door de numerieke taxonomie. Voor punt 4 zijn vele statistische modellen ontworpen om de verschillende 'afstanden' tussen de individuen of taxa vast te leggen, hetzij in een euclidische, hetzij in een niet-euclidische ruimte. Dat echter de meeste statistische modellen geen succes hebben gehad wordt goed geïllustreerd door de voortdurende pogingen om ze te verfijnen. Zo toonde Eades (1965) aan, dat de Pearson-Lee-regressiecoëfficiënt gemakkelijk twee organismen als sterk op elkaar gelijkend kan classificeren, terwijl in werkelijkheid van enige gelijkenis geen sprake is. Van de vele statistische methoden om twee objecten met elkaar te vergelijken heeft tot nu toe een eenvoudige telling van het aantal gemeenschappelijke kenmerken gedeeld door het aantal gebruikte kenmerken het meeste succes opgeleverd.

De resultaten van de procedure onder punt 5 worden gewoonlijk samengevat onder de term 'clustering', wat men zou kunnen vertalen door 'zwermvorming'. Voor de taxonoom betekent dit het vaststellen van het taxon (in sommige gevallen de soortvorming.) Evenals bij de 4e stap zijn daarvoor verschillende procedures ontworpen. Het doel ervan is het samenvoegen, of juist gescheiden houden, van de door de biologische taxonoom ontworpen groepen, waarbij natuurlijk wel duidelijk vast moet staan, welke richtlijnen daarbij zijn gevolgd. Dat dit echter tot moeilijkheden kan leiden, moge een voorbeeld van Rubin (1967) verduidelijken. Hij ontwierp een zwermvormings-procedure voor duidelijk omschreven objecten en baseerde daarop de, zijns inziens, best passende classificatie, zonder echter rekening te houden met biologische verwantschap. De biologisch georiënteerde taxonoom blijkt echter met deze zwermvorming in het geheel niet tevreden te zijn, omdat in biologisch opzicht zeer uiteenlopende objecten bij elkaar geplaatst zijn.

Verloop van de procedure bij classificatie

- 1 Selectie van individuen representatief voor het betreffende classificatie-probleem (uit musea, uit de natuur, enz.);
- 2 Opsporen van gegevens (kenmerken) bruikbaar als basis voor de classificatie (morfologische, anatomische, ethologische, enz.);
- 3 Toetsen van de waarde van de kenmerken met het oog op de taxonomische classificatie;
- 4 Vastleggen van een criterium voor overeenkomsten (en verschillen) tussen individuen;
- 5 Opstellen van criteria waarnaar individuen (exemplaren) tot één hiërarchische groep samengenomen dienen te worden;
- 6 Vaststellen van het taxonomisch niveau van de gevonden groep.

Andere zwermvormingstechnieken leveren een beeld in de vorm van een stamboom, waarbij alleen de uiteinden van de takken de verwantschap van de planten of dieren, of welke 'operationele taxonomische eenheden' dan ook, aangeven. Hoewel formeel op een dergelijke voorstelling met zwermen weinig kritiek is uitgeoefend, zal het duidelijk zijn, dat in zulke dendrogrammen veel van de beschikbare informatie omtrent de bestudeerde objecten verloren gaat, en het is vrijwel onmogelijk, de ontwikkeling van de zwermen uit het diagram te volgen.

In 1957 stelde Sneath een methode voor die nu aangeduid wordt als de 'single-linkage clustering method', de methode van de enkelvoudig verbonden zwermvorming. Wirth, Estabrook en Rogers namen in 1965 dit idee over, zij ontwikkelden de ervoor nodige wiskundige en andere procedures, en zij ontwierpen een veelomvattend zwermvormingsprogramma. Dit programma is nadien met veel succes getoetst aan een groot aantal problemen in uiteenlopende taxonomische groepen. Als voorbeeld moge verwezen worden naar de classificatie binnen een sectie van het geslacht *Cassia* (Irwin & Rogers, 1967). Het was bijzonder verheugend, dat Jardin en zijn medewerkers (1967) langs wiskundige weg konden aantonen, dat de gevolgde methode van de enkelvoudig verbonden zwermvormingen de enige bevredigende manier was voor de verwerkelijking van de doelstellingen van de biologische taxonomie. Bij de enkelvoudige zwermvorming wordt ieder exemplaar 'verbonden' met het exemplaar dat er het dichtst bij staat (gemeten naar een maat geldend voor het gehele materiaal), en de zwermen zijn opgebouwd door alle elementen (specimina) die in het een of ander opzicht iets gemeenschappelijks hebben in de groepering te betrekken. In tegenstelling daarmee zou bij toepassing van de 'average-linkage procedure', de methode van zwermvorming der gemiddelden, de afstand tot de een of andere min of meer willekeurige, niet-bestaande abstractie ('centroïde') als maatstaf hebben moeten dienen. Daarmee zouden, *a priori*, aan de zwermen grenzen gesteld zijn, daar een exemplaar dat zich op een te grote afstand van het 'type' zou bevinden niet in de zwerm opgenomen zou kunnen worden. Zwermvorming met een centraal gericht karakter veronderstelt overeenkomstige 'vormen', iets wat in de biologie niet verenigbaar is met de werkelijkheid.

Nadat de eerste stappen gedaan waren in verband met de punten 4 en 5 van het classificatieproces, begon de numerieke taxonomie meer aandacht te besteden aan problemen die rezen in de voorafgaande punten (1, 2 en 3 van het overzicht). De eerste numerieke taxonomen beweerden dat het van veel belang was, 'ongewogen' kenmerken te gebruiken. Deze

gedachte wordt in de regel aan de Franse taxonoom Adanson toegeschreven; ten onrechte, want Lamarck had daarop al enkele jaren eerder aangedrongen in de Inleiding tot zijn Flora van Frankrijk. Helaas werd toentertijd geen onderscheid gemaakt tussen het statistische en het biologische principe van het wegen, wat tot veel onvruchtbare discussies heeft geleid. Het zal duidelijk zijn, dat de bioloog bij het vaststellen van de verwantschap tussen exemplaren of taxa kenmerken uit moet zoeken die genetisch vastliggen, voordat hij gegevens aan de een of andere rekenmachine toevertrouwt. Als een andere werkwijze wordt gevolgd, is de kans een goede classificatie op te stellen gering, met of zonder computer. Het toekennen van gewichten is, vanuit de taxonomie gezien, de selectie van zinnige biologische informatie, of het verwerpen van waarde-loze gegevens die niets met de werkelijke verwantschap tussen organismen te maken hebben. Geen enkele computer-methode is, of zal ooit worden ontworpen, die de goed getrainde bioloog in het classificatieproces kan vervangen.

Deze opmerkingen hebben niet de bedoeling te suggereren, dat niets kan worden gedaan ter verbetering van de gebruikelijke taxonomische methoden met het oog op het verzamelen van meer informatie ten behoeve van de classificatie. In tegendeel: een meer objectief begrip van de rol die kenmerken bij de classificatie spelen kan resulteren in een verbetering van de resultaten van de taxonoom. Een kenmerk, om met de taxonoom te spreken, geeft een classificatie in één vlak van een groep organismen. Als een ander kenmerk hetzelfde of een overeenkomstig vlak bestrijkt, zijn beide kenmerken gecorreleerd; in biologische zin zijn ze 'gewogen'. Dit beeld maakt duidelijk, hoe een kenmerk moet zijn, al geeft het niet aan hoeveel genen bij het tot uiting komen ervan zijn betrokken. Maar het noopt de taxonoom wel, zijn kennis van het genetische mechanisme zo te gebruiken, dat zo'n kenmerk dit mechanisme zo goed mogelijk weerspiegelt, ook bij afwezigheid van volledige kennis omtrent het genetisch gestel van het organisme. Dit zal het werk van de taxonoom verzwaren doordat zijn gegevens vrij gemaakt moeten worden van de directe inwerking van uitwendige invloeden. Gelukkig brengt de nadruk die gelegd dient te worden op de methodiek, vooral bij hen die computers gebruiken, zulke omschrijvingen aan het licht, wat op zijn beurt weer de waarde van taxonomisch werk verhoogt.

Tegenwoordig richt de aandacht van de taximetrie zich vooral op de in de inleiding genoemde punten 3 en 4. Als eenmaal de gegevens van een groep organismen geleid hebben tot een passend opgebouwde classifi-

catie, en de classificatie-kenmerken goed gecorreleerd zijn met de verschillende taxa, dan is het mogelijk het identificatieproces op te zetten. In de laatste tijd zijn verschillende pogingen gedaan om computerprogramma's op te stellen die overeen komen met de in de taxonomie gebruikelijke dichotome sleutels. Daarbij zou de computer moeten dienen om telkens aan te geven, welke aanvullende informatie nodig zou zijn om het identificatieproces voort te zetten. Zulke pogingen zijn echter inefficiënt en wijzen op een gebrek aan kennis van mogelijkheden van de computer. Het proces van een identificatie van organismen via de computer verloopt analoog met het vinden van literatuurgegevens door een documentalist over een bepaald onderwerp. Een vergelijking daarmee mag niet achterwege blijven, ook al betreft het een geheel ander vakgebied. Bij het opsporen van informatie wordt het onbekende beschreven naar de eigenschappen die het bezit, aan de hand van een vocabulaire van symbolen die in de computer aanwezig zijn. Met deze vocabulaire worden de betreffende beschrijvende woorden (of eigenschappen), als bekenden van het onbekende in de computer gebracht, en de bekende soorten met dezelfde eigenschappen als de te identificeren soort worden automatisch teruggegeven. Op deze manier, en niet door de computer als een mens stap voor stap een keus te laten doen, wordt alle informatie tegelijk gebruikt voor de automatische identificatie van het onbekende.

Voor zulk routine-werk zijn dezelfde vaardigheid en biologische kennis vereist als bij het beschrijven van classificatie-kenmerken, wil men tot een goede identificatie komen. Het geheugen van de computer bevat dezelfde kenmerken als die welke bij de classificatie van de taxa zijn gebruikt. Als de aard van het kenmerk de exemplaren niet duidelijk verdeelt in niet-overlappende groepen, is identificatie onmogelijk. Bij een goed ontworpen identificatie-methode voor de computer is één van de bezwaren van een dichotome sleutel uit de weg geruimd: men behoeft bij een bepaald kenmerk niet te kiezen uit twee alternatieven, wat dikwijls betekent dat in de sleutel nuttige kenmerken geheel buiten beschouwing blijven. Verder kan de biologische informatie die in een kenmerk besloten ligt weergegeven worden in overeenstemming met de variatie die dit kenmerk werkelijk vertoont. En tenslotte is de capaciteit van de computer om een groep variabele kenmerken vast te houden, op te zoeken en te reproduceren veel groter dan die van een individuele taxonoom.

Aan de 4e stap, die dient om aan anderen de kennis van morfologische, genetische, fysiologische en evolutionistische gegevens over planten en dieren over te brengen hebben de taxonomen reeds veel aandacht ge-

schonken. De normale gang van zaken is, dat de taxonoom de resultaten van zijn werk opschrijft, hetzij in een floristische (faunistische) monografie, hetzij in een morfologische studie. Dit is een verstrekking van informatie die de allerhoogste eisen aan de nauwkeurigheid stelt. De meeste taxonomen realiseren zich daarbij niet de grote betekenis van de techniek waarover zij moeten beschikken om het verband tussen het enorme aantal gegevens in de levende natuur vast te leggen. In de taximetrie worden tegenwoordig in verscheidene landen nieuwe hulpmiddelen ontwikkeld naast de bestaande. In herbaria en musea spant men zich in, om de enorme hoeveelheid informatie die opgesloten ligt in de omvangrijke verzamelingen in de kasten, op de planken, in de flessen en op de herbariumvellen toegankelijk te maken. Voor veel gegevens, nu op onbereikbare plaatsen opgeborgen, kan dit alleen gebeuren door middel van goed door-dachte informatie-methoden waarbij de hulp van de computer ingeschakeld wordt. Het systeem dat werd ontworpen en geprogrammeerd voor het Taximetrisch Laboratorium in Boulder is er geheel op gericht, de taxonoom hierin bij te staan. Dit systeem, TAXIR genaamd, maakt het mogelijk in het geheugen van de computer alle gewenste informatie op te bergen betreffende elk exemplaar in de verzamelingen. Met behulp van zo'n systeem zijn de eerder genoemde voornaamste doelstellingen van de taxonoom veel sneller realiseerbaar. Indien de taxonomen zich hun sleutelpositie in de biologie goed voor ogen houden, en als een van hun belangrijkste taken de onder 4 genoemde werkzaamheden beschouwen, dan is aan de inschakeling van computers als hulpmiddel bij de immense taak van het ordenen van biologische informatie niet te ontkomen. Het doet er daarbij niet toe of het gaat om 'moleculaire' biologen, om oecologen, of om welke andere specialisten dan ook.

Samenvattend kan gezegd worden, dat de taximetrie zich niet zozeer bezig houdt met de ontwikkeling van een nieuwe wetenschap, alswel met het verstrekken van hulp bij de uitvoering van de normale taak van de taxonoom. De nadruk wordt tegenwoordig, terecht, duidelijk gelegd op het gebruik door de taxonoom. Sommige van de vergaande commentaren, zoals die van Ehrlich (1964), die beweert dat men binnen afzienbare tijd alle exemplaren opzij kan schuiven, en dat alle natuurhistorische musea hun deuren kunnen sluiten, dienen te worden beschouwd als radicale fraaiigheden die de opmars van de taximetrie in een verkeerd daglicht plaatsen. Wat de taximetrie wél kan is: het medewerken aan de doelstellingen van de taxonomen en zich in hun midden plaatsen om als een zuur-desem de biologie te doortrekken, duidelijker dan tot nu toe het geval is.

Chromosomale aspecten van de biosystematiek

DR. T. W. J. GADELLA

Inleiding

Voor het verbreden van de basis van de moderne plantensystematiek is de studie van chromosomen van zeer grote betekenis. De hieruit resulterende richting van de systematiek, de cytotaxonomie, heeft in het bijzonder na 1930 een hoge vlucht genomen; volgens Solbrig (in lit.), een Amerikaanse biosystematicus, zouden tussen 1945 en 1964 ongeveer 12000 tijdschriftartikelen en boeken verschenen zijn op dit gebied.

Ondanks al dit werk blijken de indelingen van bijv. de Angiospermae in grotere groepen, zoals ordes en familie's, gedurende de laatste decennia niet sterk veranderd te zijn. De cytotaxonomie heeft dan ook niet zozeer bijgedragen tot een beter inzicht boven of op het niveau van genera en hogere eenheden als wel op soortsniveau of vlak daaronder of vlak daarboven. Het gezegde van Linnaeus: "Varietates levissimas non curat botanicus" (de botanicus bekommert zich niet om de zeer kleine variaties) is dan ook niet van toepassing op cytotaxonomie, want veel van het door hen verrichte werk zou met recht microsystematiek genoemd kunnen worden.

Bij cytotaxonomisch onderzoek kunnen in principe alle aspecten van het chromosomen-onderzoek worden betrokken, maar meestal valt de nadruk op het aantal chromosomen en hun vorm.

Er kunnen grote verschillen worden waargenomen in het aantal chromosomen bij verschillende plantesoorten. In de diplophase zijn de meest extreme voorbeelden: *Haplopappus gracilis* (Compositae): $2n=4$ en *Ophioglossum reticulatum* (een varen): $2n=1260$. Zeer lage en zeer hoge aantallen zijn echter uitzonderingen.

Volgens Löve (1967) is naar schatting ongeveer 25% van de Angiospermen-soorten tot op heden cytologisch onderzocht. Deze schatting is echter waarschijnlijk nog te hoog omdat:

a het aantal chromosomen per soort kan verschillen (diploide, tetra-

plolde enz. vormen in verschillende delen van het areaal) terwijl bij vele soorten slechts één telling is verricht;

b veel tellingen zijn uitgevoerd aan materiaal uit botanische tuinen, waar door de mogelijkheid tot hybridisatie, dit materiaal grote verschillen kan vertonen met in de natuur verzamelde planten;

c Niet zelden worden de planten, die voor cytologisch onderzoek gebruikt worden, onjuist gedetermineerd. Derhalve zijn er tamelijk veel onjuiste gegevens in de literatuur terecht gekomen. Het verdient dan ook aanbeveling, de cytologisch onderzochte planten in een herbarium te bewaren, zodat zij voor latere determinatie beschikbaar blijven.

Het aantal chromosomen kan variëren binnen één individu; men spreekt dan van aneusomatie. In ons land komt dit vaak voor bij de Pinksterbloem, *Cardamine pratensis* (Berg, 1967). Of het aantal varieert tussen de individuen van verschillende populaties van één soort zoals bij de Muurpeper (*Sedum acre*) met $2n=40, 60, 80, 100, 120$ (volgens nog ongepubliceerde gegevens van 't Hart) of tussen de soorten van een geslacht, waarvan *Campanula* (Gadella, 1964) een goed voorbeeld geeft ($2n=14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 28, 30, 32, 34, 36, 40, 58, 68, 80, 90, 102$).

Daarnaast zijn er echter genera (*Pinus*, *Quercus*) die qua chromosomenaantal geen variatie vertonen. Dan is het taxonomisch belang van het aantal chromosomen binnen de groep nihil, maar het kan soms wel gebruikt worden om de grenzen met andere genera vast te stellen.

De verschillen in aantal chromosomen kunnen in de volgende drie categoriën worden ondergebracht:

1 Polyploidie: de chromosoom-aantallen vormen een reeks uitgaande van een bepaald basis-getal (X); voorbeeld: $X = 9$: $2n = 18$ ($2X$), $2n = 36$ ($4X$), $2n = 54$ ($6X$).

2 De getallen vormen geen reeks. Men onderscheidt dan dysploldie (een aantal basale chromosoom-aantallen die slechts in één chromosoom verschillen: $X = 5, 6, 7$ etc.) en op polyploid niveau aneuploidie ($6X - 2, 8X - 4$, etc.).

3 De aanwezigheid van zgn. B-chromosomen.

Polyploidie Men onderscheidt euploïde reeksen, waarbij alle leden een geheel aantal malen het basale aantal chromosomen bezitten, $2X, 3X, 4X$ etc. Er wordt onderscheid gemaakt in autopolyploidie (verdubbeling van zuivere genomen) en allopolyploidie (verdubbeling van genomen van een hybride: $AA \times BB \rightarrow AABB$). Vaak is het uiterst moeilijk vast te stellen met welk van deze verschijnselen men te maken heeft. In de

natuur schijnt autopolyploidie echter zeldzaam te zijn.

Niet alleen komen even niveaus voor in euploïde reeksen, maar ook oneven, zoals bij verscheidene soorten van de genera *Hieracium*, *Potentilla* en *Rosa*. Meestal gaan dergelijke oneven aantallen gepaard met apomixis (d.w.z. ongeslachtelijke voortplanting in wijde zin, maar in het bijzonder met zgn. agamospermie, d.w.z. zaadvorming zonder voorafgaande bevruchting), doch er zijn gevallen bekend dat er wel seksuele voortplanting aanwezig is, ondanks het oneven aantal chromosomen. De Hondсроos (*Rosa canina*), bijvoorbeeld, is gekenmerkt door het chromosoom-aantal $2n = 35$. Bij deze soort komt voornamelijk zelfbestuiving voor. Tijdens de stuifmeelvorming worden de univalenten geëlimineerd, zodat in de fertiele pollenkorrels het haploïde aantal $n = 14$ wordt aangetroffen, doch bij de embryozakvorming (en eicelvorming) treedt juist het tegenovergestelde op, zodat een fertiele eicel gekenmerkt is door het haploïde aantal $n = 21$. Na de bevruchting komt dan weer het oneven aantal $2n = 35$ tot stand.

Er wordt onderscheid gemaakt in monobasische en dibasische polyploidie, afhankelijk van het feit of de reeksen op één of twee primaire basisgetallen zijn terug te voeren. Een voorbeeld vindt men bij de *Rosaceae* (zie tabel 1).

Deze familie bestaat uit 4 subfamilies: *Rosoideae* ($X = 7$, soms 8 of 9), *Prunoideae* ($X = 8$), *Spiraeoideae* ($X = 9$) en *Pomoideae* ($X = 17$). De *Pomoideae* vertonen zowel diverse morphologische kenmerken van de *Prunoideae* en *Spiraeoideae*, doch wijken in verschillende opzichten af van de *Rosoideae*. Het wordt dan ook door Stebbins (1950) niet onaannemelijk geacht dat het basisgetal $X = 17$ door allotetraploidie uit primitieve *Spiraeoideae* ($X = 9$) en primitieve *Prunoideae* ($X = 8$) zou kunnen zijn ontstaan. Dan is $X = 17$ een secundair basisgetal (X_2), zodat dit een geval van dibasische polyploidie is.

Dat cytotaxonomisch onderzoek waardevolle aanwijzingen kan geven op het niveau van families moge een uitzondering zijn, in verscheidene gevallen heeft het duidelijk gemaakt dat de omgrenzing van een bepaald genus te ruim of te nauw genomen was. Zo ondersteunde cytologisch onderzoek de op morphologische gronden gebaseerde afsplitsing van *Chimaphila*, *Moneses* en *Orthilia* van *Pyrola*: voor *Pyrola* geldt $X = 23$, voor *Orthilia* $X = 19$ en voor beide andere genera $X = 13$ (Hagerup, 1941).

Een veel voorkomend verschijnsel is het zgn. polyploïde paar, het optreden van twee nauw verwante soorten, waarvan de een diploïd is, de

Tabel 1 De indeling van de familie Rosaceae. Bij iedere subfamilie zijn vermeld het basale aantal chromosomen en de belangrijkste genera. Het basisgetal $X = 17$ kan door amphiploïdie uit $X = 8$ en $X = 9$ ontstaan zijn.

16 x <i>P. haematocarpa</i>	2n = 112				
15 x					
14 x <i>P. sibthorplana</i>	2n = 98				
13 x					
12 x <i>P. collina</i>	2n = 84				
11 x <i>P. chamissonis</i>	2n = 77				
10 x <i>P. norvegica</i>	2n = 70				
9 x <i>P. collina</i>	2n = 63				
8 x <i>P. intermedia</i>	2n = 56	<i>P. luisanica</i>	2n = 64		
7 x <i>P. verna</i>	2n = 49				
6 x <i>P. anserina</i>	2n = 42	<i>P. domestica</i>	2n = 48	<i>S. myrtilloides</i>	2n = 54
5 x <i>P. argentea</i>	2n = 35				
4 x <i>P. sterilis</i>	2n = 28	<i>P. spinosa</i>	2n = 32	<i>S. salicifolia</i>	2n = 36
3 x				<i>S. corymbosa</i>	2n = 27
2 x <i>P. argentea</i>	2n = 14	<i>P. amygdalus</i>	2n = 16	<i>S. cana</i>	2n = 18
POTENTILLA 7	PRUNUS 8	SPIRAEA 9	MALUS 17		
subfamilie Rosoideae	subfamilie Prunoideae	subfamilie Spiraeoideae	Subfamilie Pomoloideae		
basisgetal 7: <i>Fragaria</i> , <i>Rosa</i> , <i>Potentilla</i> , <i>Rubus</i> , <i>Agrimonia</i> , <i>Geum</i> , <i>Sanguisorba</i>	basisgetal 8: <i>Prunus</i>	basisgetal 9: <i>Spiraea</i>	basisgetal 17: <i>Sorbus</i> , <i>Pyrus</i> , <i>Malus</i> , <i>Amelanchier</i> , <i>Mespilus</i> , <i>Cotoneaster</i> , <i>Crataegus</i>		
basisgetal 8: <i>Alchemilla</i>					
basisgetal 9: <i>Dryas</i>					

ander polyploid: *Viola reichenbachiana*, Bosviooltje, $2n = 20$ en *Viola riviniana*, Rivin's Viool, $2n = 40$; *Cardamine hirsuta*, Kleine Veldkers, $2n = 16$ en *Cardamine flexuosa*, Boskers, $2n = 32$. Dikwijls gaat hiermede een verschil in oecologische preferentie gepaard.

Binnen een genus kan de plaats van een bepaalde soort problematisch zijn. Een voorbeeld hiervan vormde het Zinkviooltje, *Viola calaminaria*. Heimans (1961) is van mening dat de Zinkviooltjes niet tot *Viola lutea* (var. *multicaulis*) gerekend moeten worden en op morfologische gronden achtte hij een verwantschap met het *Viola tricolor*-complex waarschijnlijker. Cytologisch onderzoek toonde aan dat *Viola lutea* het chromosoom-aantal $2n = 48$ heeft, *Viola tricolor* $2n = 26$ en het Zinkviooltje $2n = 52$, dus dubbel zoveel als *Viola tricolor*. Dit vormt een ondersteuning voor de mening van Heimans. De morfologische eigenschappen, de oecologische preferentie en het aantal chromosomen rechtvaardigen de behandeling als aparte soort: *Viola calaminaria* en pleiten tegen de opvatting de Zinkviolen tot *Viola lutea* te rekenen.

Dysploïdie en aneuploidie Veranderingen in het aantal chromosomen zijn meestal het gevolg van onregelmatigheden bij mitotische en vooral meiotische delingen, in het bijzonder wanneer de chromosomen gelocaliseerde centromeren bezitten. Trisomie ($2n + 1$) en tetrasomie ($2n + 2$) individuen zijn meestal instabiel, monosomen ($2n - 1$) en nullisomen ($2n - 2$) nauwelijks levensvatbaar. Daarentegen kan door het optreden van structurele wijzigingen in het genoom het verschijnsel dysploïdie optreden. Bij dysploïdie wordt onderscheid gemaakt in afdalende en opstijgende reeksen. In het eerste geval speelt eliminatie van inerte rest-chromosomen na het optreden van translocatie een rol, in het tweede geval kunnen hybridisatie, structurele wijzigingen van de chromosomen of verdeling van de bouwstenen van één chromosoom over twee (nieuwe) chromosomen verantwoordelijk zijn. Slechts bij uitzondering is dysploïdie intraspecifiek (Longenkruid, *Pulmonaria officinalis*: $2n = 14, 16$, in populaties in Zweden). Meestal echter komt dysploïdie voor op genus-niveau.

Bij *Plantago* komen als basisgetallen voor: $X = 4$, $X = 5$, $X = 6$. Ehrendorfer (1963) is van mening dat als meest oorspronkelijk basisgetal beschouwd moet worden het getal dat uitgangspunt is van de hoogste polyploïde reeks. Bij *Plantago* is dat $X = 6$. Dit zou dan inhouden dat we te maken hebben met een afdalende dysploïde reeks: $X = 6 \rightarrow X = 5 \rightarrow X = 4$. Door veel auteurs wordt dysploïdie een belangrijk en

veel voorkomend verschijnsel genoemd; het zou tijdens de evolutie van het plantenrijk een grote rol hebben gespeeld, vooral bij de differentiatie van genera.

In de *Rupestria*-groep van het genus *Sedum* treft men enige zeer nauw aan elkaar verwante soorten aan. Er blijken twee euploïde reeksen voor te komen met als basisgetallen $X = 16$ en $X = 17$ (Gadella en Kliphuis, ongepubliceerd).

Tabel 2 Chromosoomaantallen in de groep *Rupestria* van het genus *Sedum*. Alle soorten vertonen sterke morfologische overeenkomst. Er zijn twee euploïde reeksen met als basisgetal $X = 16$ en $X = 17$.

9 x			<i>Sedum reflexum</i>	$2n = 153$
8 x				
7 x				
6 x	<i>Sedum sediforme</i>	$2n = 96$	<i>Sedum reflexum</i>	$2n = 102$
5 x				
4 x	<i>Sedum sediforme</i>	$2n = 64$	<i>Sedum tenuifolium</i>	$2n = 68$
			<i>Sedum ochroleucum</i>	$2n = 68$
3 x	<i>Sedum forsterianum</i>	$2n = 48$	<i>Sedum ochroleucum</i>	$2n = 51$
2 x	<i>Sedum sediforme</i>	$2n = 32$	<i>Sedum ochroleucum</i>	$2n = 34$
basisgetal		16	basisgetal	17

Het is moeilijk uit te maken of we hier te doen hebben met 'opstijgende' dysploïde ($X = 16 \rightarrow X = 17$) of met 'afdalende' ($X = 17 \rightarrow X = 16$). Naar alle waarschijnlijkheid moet $X = 17$ niet worden opgevat als een primair maar als een secundair basisgetal. Bovendien is het niet zeker dat $X = 16$ het werkelijke basis getal is van een van beide euploïde reeksen, maar zou verder moeten worden onderzocht of er soorten of rassen voorkomen met $2n = 16$. Dan zou $X = 17$ kunnen ontstaan zijn door $8 + 8 + 1$. In dat geval hebben we echter niet meer te maken met dysploïdie, maar met aneuploïdie, kleine afwijkingen in de polyploïde reeks op polyploïd niveau.

Een voorbeeld van aneuploïdie vormt *Myosotis palustris*, Moerasvergeet-mij-nietje, een zeer veelvormige soort, die in Europa rassen heeft met de chromosoom-aantallen $2n = 22$, $2n = 44$, $2n = 66$, $2n = 64$, $2n = 88$ (Berg, ongepubliceerd). De vorm met 64 chromosomen komt zeer veel voor bijvoorbeeld in West-Nederland in moerassen en langs slootkanten. Zij is aneuploïd en dient als hypohexaploïd ($6X - 2$) te worden opgevat.

Hypohexaploidie werd ook waargenomen bij het Kleefkruid, *Galium aparine*, o.a. in ons land (Kliphuis, 1967). Böcher, Larsen en Rahn (1955) toonden aan dat bij de hypohexaploïde rassen van deze soort twee grote chromosomen aanwezig zijn, naar alle waarschijnlijkheid ontstaan door fusie.

Aneuploïden zijn doorgaans levenskrachtig. In tegenstelling tot bij dysploïden schijnt bij aneuploïden het verschijnsel van structurele chromosomale wijzigingen een geringe rol te spelen.

B-chromosomen B-chromosomen, ook wel supernumeraire of accessorische chromosomen genoemd, zijn extra chromosomen die in wisselend aantal kunnen voorkomen in het overigens normale genoom. Meestal zijn zij kleiner dan de andere (A-) chromosomen en kan worden vastgesteld dat hun aantal varieert in de individuen van een populatie. Hun aanwezigheid heeft veelal geen duidelijk effect op het fenotype van de plant. Van paring tijdens de meiose met de A-chromosomen is geen sprake. In het algemeen komen de doorgaans heterochromatische B-chromosomen vaker voor bij diploïden dan bij polyploïden. In ons land zijn zij onder andere aangetroffen bij de Smeerwortel, *Symphytum officinale* ($2n = 24 + 1-4 B$), bij de Rapunzel, *Phyteuma spicatum* ($2n = 22 + 2B$), en op polyploïd niveau bij de Rivin's Viool, *Viola riviniana* ($2n = 40 + 5, 6, 7 B$). Slechts bij *Viola riviniana* kon een morfologisch verschil worden aangetoond tussen planten met- en zonder B-chromosomen: de uitlopervorming was doorgaans veel sterker bij de planten met B-chromosomen. Ook bleek er een geografisch verschil te bestaan: in Engeland en Nederland komen vaak populaties voor met B-chromosomen, in het zuiden van Duitsland daarentegen in het geheel niet.

Hoewel B-chromosomen voor de taxonomie niet erg belangrijk lijken, is toch als gevolg van hun onjuiste interpretatie een aantal foutieve gegevens in de literatuur terecht gekomen, wat tot onjuiste conclusies aanleiding zou kunnen geven. Cytotaxonomien dienen dus terdege op B-chromosomen te letten.

De vorm van de chromosomen

Bij de studie van de vorm van de chromosomen is het belangrijkste oriëntatiepunt de plaats van de primaire insnoering, het zgn. centromeer. Ligt dit centromeer in het midden dan heeft men met een isobrachiaal chromosoom te maken; in het andere geval spreekt men van hetero-

brachiale chromosomen. Bovendien kan bij sommige chromosomen door een secundaire insnoering een deel van het chromosoom (een z.g. satelliet) afgegrensd zijn van de rest.

Verschillen in de vorm van de chromosomen kunnen belangrijk zijn voor de taxonomie; vooral bij de *Gramineae*, *Liliaceae*, *Compositae*, *Ranunculaceae* en *Orchidaceae* zijn deze morfologische verschillen van de chromosomen gebruikt als systematisch kenmerk.

Een van de meest treffende voorbeelden verschaft ons de indeling van de familie *Ranunculaceae*. Prantl (1891) deelde deze familie in, uitgaande van verschillen in het vruchttype (doosvrucht en kokervrucht) en secundair van de aan- of afwezigheid en vorm van de nectariën. Later werd door diverse auteurs, o.a. door Gregory (1941), studie gemaakt van het karyotype van verscheidene soorten van de genera van de *Ranunculaceae*. Daarbij bleken er drie typen chromosomen voor te komen:

- a het T-type ($X = 7$): chromosomen klein, min of meer niervormig (o.a. *Thalictrum* en *Aquilegia*);
- b het C-type ($X = 9$): chromosomen klein en staafvormig (*Coptis*, *Xanthorrhiza*);
- c het R-type ($X = 7$ of 8): chromosomen lang (o.a. *Ranunculus*, *Caltha* en *Trollius*).

Men zou nu bij de indeling van deze familie met deze drie typen rekening kunnen houden en deze niet uitsluitend en in eerste instantie baseren op vruchttype en de nectariën. In figuur 1 is een indeling van de familie op gecombineerde cytologisch-morfologische basis weergegeven, bovendien is de oude indeling van Prantl ter vergelijking opgenomen. De genera met het R-type vormen waarschijnlijk een heterogene groep, waarbij verder onderzoek noodzakelijk is. In fytochemisch opzicht vormen de *Thalictrae* (T-type) en *Coptideae* (C-type) elk een meer natuurlijke eenheid dan de rest van de familie (Ruijgrok, 1967). Hieruit blijkt, dat gecombineerd morfologisch-cytologisch onderzoek aanleiding kan geven tot een meer natuurlijke groepering dan wanneer uitsluitend van morfologische kenmerken wordt uitgegaan.

Onderzoek van het karyotype kan ook van belang zijn bij het onderscheiden van genera. Vermeulen (1947) splitste het geslacht *Orchis* in de genera *Orchis* en *Dactylorhiza* (*Dactylorchis*) op grond van de volgende verschillen:

- a *Orchis* heeft een enkelvoudige knol, *Dactylorhiza* een gedeelde;
- b *Orchis* heeft vliezige bracteae, *Dactylorhiza* groene;
- c de aar van *Orchis* wordt door de bovenste bladeren omsloten tot vlak

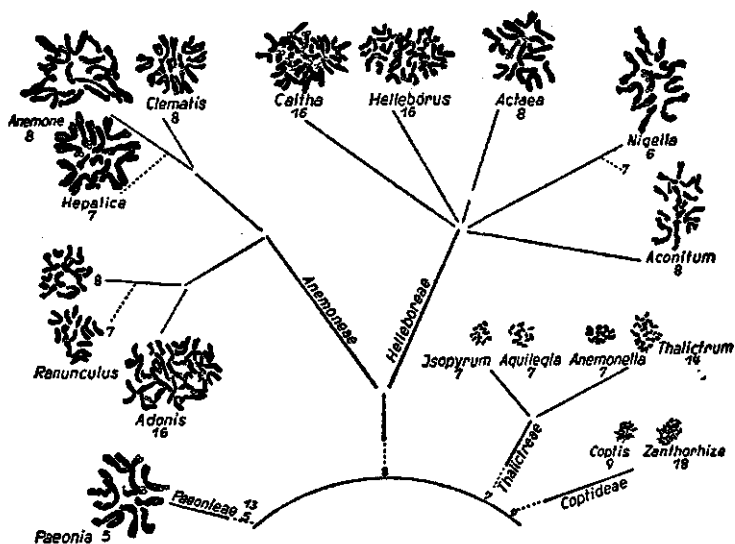
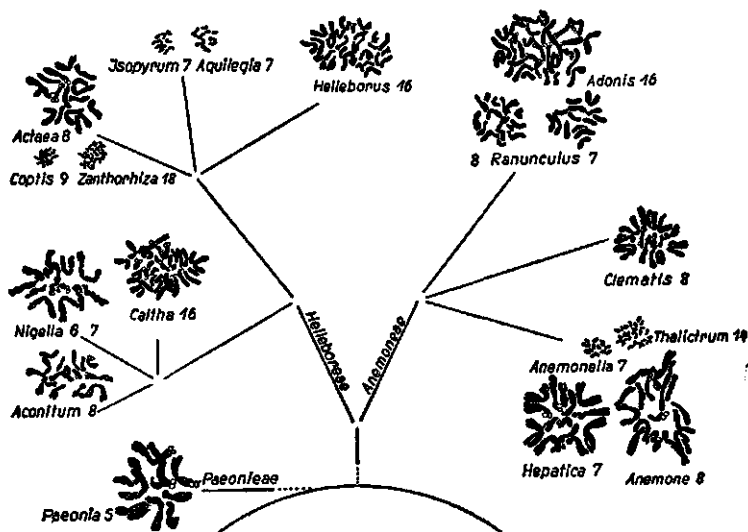


Fig. 1 De indeling van de Ranunculaceae volgens Prantl (1891; boven) en Gregory (1941; onder). In de bovenste afbeelding werd uitsluitend rekening gehouden met morfologische kenmerken, in de onderste tevens met verschillen in karyotype en basaal aasual chromosomen.

voor het opengaan van de bloemen, bij *Dactylorhiza* is de bloeiwijze van het begin af aan zichtbaar;

d bij *Orchis* vormen de lagere bladeren een rozet, bij *Dactylorhiza* niet;

e het basale aantal chromosomen X is bij *Orchis* meestal 21, bij *Dactylorhiza* 20;

f het karyotype van *Orchis* en *Dactylorhiza* verschilt (zie fig. 2).

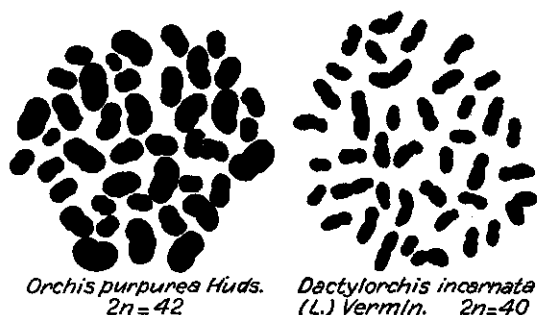


Fig. 2 Het karyotype van *Dactylorhiza incarnata* en *Orchis purpurea* (naar Kliphuis, 1963).

De aanwezigheid van deze verschillen werd later bevestigd door Kliphuis (1963). Hieruit blijkt dat de scheiding van de genera *Orchis* en *Dactylorhiza* zowel op morfologische als op cytologische gronden aanvaardbaar is.

Binnen het genus *Campanula* komen zeer verschillende aantallen chromosomen voor (Gadella, 1964). Vele soorten hebben als basaal aantal $X = 17$ ($2n = 34, 68, 102$), een klein aantal $X = 8$ ($2n = 16, 32$). De soorten uit de reeks $X = 17$ hebben kleine chromosomen (1,5–2,5 micron), zeer vaak hartvormige bladeren en meestal basaal opengaande hangende doosvruchten. Daarentegen hebben de soorten uit de reeks $X = 8$ grote chromosomen (5–6 micron), lancetvormige bladeren en rechtopstaande, aan de top opengaande doosvruchten. Er is één soort in het genus die moeilijk te plaatsen is: *Campanula carpatica*; deze heeft met de reeks $X = 17$ gemeen het aantal chromosomen ($2n = 34$), de korte chromosomen en de hartvormige bladeren, met de reeks $X = 8$ de rechtopstaande apicaal opengaande doosvruchten. Kruising van *Campanula carpatica* bleek slechts mogelijk met enkele andere soorten uit de reeks $X = 17$, niet met de soorten uit de reeks $X = 8$. Weliswaar stierven

de verkregen jonge planten in een vroeg stadium, maar in het andere geval werden zelfs geen zaden gevormd. Daaruit blijkt, dat de combinatie macroscopisch-morfologisch en cytologisch onderzoek, tezamen met kruisingsproeven, de systematische plaats van *Campanula carpatica* duidelijker aangeeft dan morfologisch onderzoek alleen.

Het zeer uitgebreide onderzoek van het genus *Crepis* (Babcock, 1947) maakte aannemelijk, dat bij de meest primitieve – doorgaans overblijvende – soorten hoofdzakelijk genen-differentiatie heeft plaatsgevonden, terwijl bij de afgeleide – vaak eenjarige – soorten sterke structurele wijzigingen optreden (afname van het aantal chromosomen, afname van de grootte van de chromosomen en toename van de asymmetrie van de chromosomen, zie fig. 3).

Bij vele genera echter zijn slechts zeer geringe verschillen in de vorm van de chromosomen te bespeuren. In het bijzonder bij soorten met kleine chromosomen (bijvoorbeeld binnen de genera *Sedum* en *Galium*) is de studie van het karyotype van weinig belang voor de systematiek.

Is de studie van de mitotische metafase van belang voor het verkrijgen van een beter inzicht in de vorm van de chromosomen, de studie van het meiotisch gedrag – in het bijzonder bij interspecifieke hybriden – kan belangrijke aanwijzingen geven omtrent bepaalde structurele verschillen van de chromosomen.

In het voorgaande was altijd sprake van chromosomen met een duidelijk gelocaliseerd centromeer. Bij sommige families, echter, zoals de *Juncaceae* en *Cyperaceae*, is het centromeer niet op een bepaalde plaats gelegen, maar komen meerdere plaatsen langs het chromosoom voor die als centromeer kunnen fungeren. Bij *Luzula* (*Juncaceae*) is zelfs het hele chromosoom centromeer-actief. Dit heeft tot gevolg dat na transversale fragmentatie de chromosoom-brokstukken niet worden geëlimineerd. Bij *Luzula*, bijvoorbeeld, kan door transversale halvering van de chromosomen een verdubbeling van het aantal chromosomen optreden, zonder dat dit gepaard gaat met toename van het genetisch materiaal. Dit verschijnsel wordt agmatoploidie genoemd en dient duidelijk van gewone polyploidie te worden onderscheiden. Door Strandhede (1965) werd een uitgebreid onderzoek verricht aan het moeilijk te ontrafelen complex *Eleocharis palustris*, de Waterbies (*Cyperaceae*). Het bleek dat grondig cytologisch onderzoek in belangrijke mate kon bijdragen aan een beter begrip van dit complex, zodat de omgrenzing van de taxonomische eenheden binnen deze ingewikkelde groep op een veel hechter fundament gebaseerd kon worden.

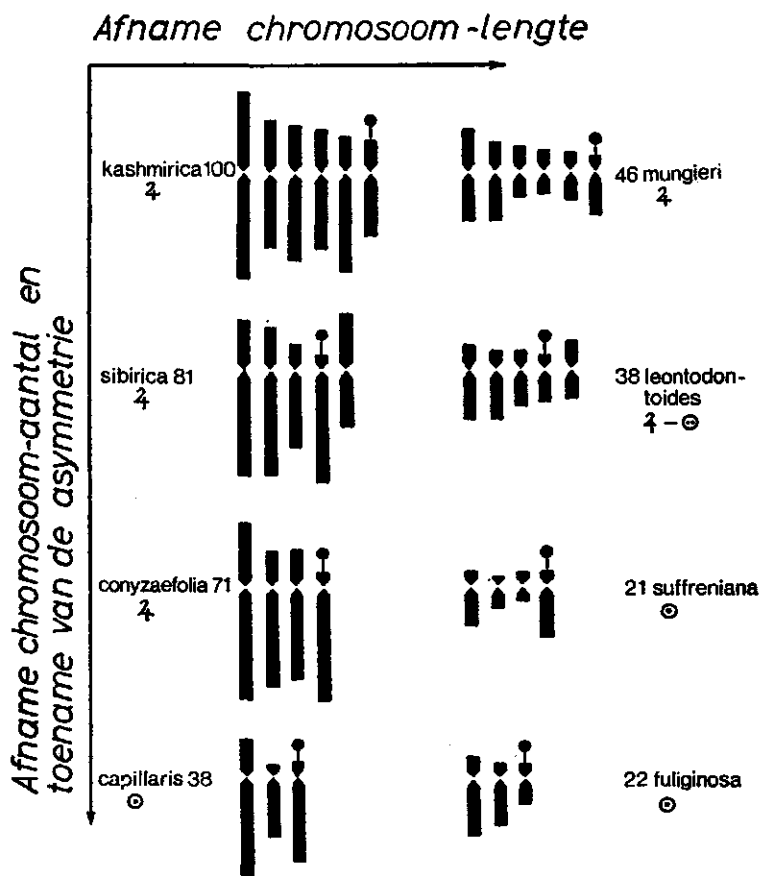


Fig. 3 De evolutie van het karyotype in het genus Crepis. De algemene tendens is, dat bij afname van het chromosoom-aantal de asymmetrie van de chromosomen toeneemt. Afname van de grootte van de chromosomen gaat vaak gepaard met afname van de duur van de levenscyclus (overblijvend → tweejarig → eenjarig). Naar Babcock (1947).

De invloed van experimenteel taxonomisch onderzoek op het soortsbegrip

De term 'species' wordt op twee manieren gebruikt:

a voor groepen van individuen die bepaalde, hoofdzakelijk morfologische, kenmerken gemeen hebben;

b voor reproductief van elkaar geïsoleerde Mendelse populaties of 'gene pools'. E. Mayer (1963) drukte dit als volgt uit: "to be a different species is not a matter of difference but of distinctness".

Stricte toepassing van het onder b genoemde principe leidt onvermijdelijk tot een grote chaos. In het algemeen geldt dat taxonomische soorten primair op morfologische basis omgrensd dienen te worden. Het is de taak van de systematicus de discontinuïteit in het morfologisch variatiepatroon te ontdekken en op grond daarvan taxa te onderscheiden. Dit houdt in, dat taxonomische species verschillende evolutionaire situaties kunnen representeren: zij komen lang niet altijd overeen met de werkelijke micro-evolutionaire eenheden uit de natuur. Daarom is het vaak uiterst moeilijk de gegevens van het experimenteel-systematische onderzoek in te passen in het systeem van de orthodoxe systematische categorieën. Deze inpassing levert slechts dan geen moeilijkheden wanneer een duidelijke discontinuïteit in het morfologisch variatiepatroon samenvalt met bepaalde verschillen in cytologische eigenschappen en in kruisbaarheid. In de overige gevallen verschaft ons de biosystematiek wel een beter inzicht in de evolutionaire aspecten van de soort en van de intraspecifieke eenheden, doch de aldus verworven kennis zal de classificatie nauwelijks beïnvloeden. Vele biosystematici gebruiken dan ook voor het onderscheiden van micro-evolutionaire eenheden een apart systeem van experimentele systematische categorieën. Het meest wordt het systeem van Turesson (1922, 1929), dat vooral genetisch en oecologisch gefundeerd is, en dat van Gilmour en Gregor (1939) en Gilmour en Heslop Harrison (1954) gebruikt. Het laatste systeem wordt het deme-systeem genoemd. De deme-terminologie wordt gebruikt voor die eenheden van variatie, die significant zijn voor het proces van micro-evolutie. Een deme wordt gedefinieerd als: "any group of individuals of a specified taxon". Derhalve kunnen de orthodoxe systematische categorieën gebruikt worden als een soort omlijsting, waarbinnen de microevolutionaire eenheden een plaats kunnen vinden. De term deme wordt altijd voorafgegaan door een voorvoegsel, dat de deme nauwkeuriger karakteriseert. Zo onderscheidt men bijvoorbeeld een 'gamodeme', d.w.z. een 'deme' die samengesteld is uit individuen die onderling geslachtelijke voortplanting vertonen. Voorts spreekt men van een 'phenodeme', d.w.z. een deme waarvan de leden in fenotypisch opzicht op elkaar lijken, van een 'ecodeme', d.w.z. een deme die in een bepaald biotoop voorkomt etc. Uit deze primaire afleidingen zijn weer verdere samenstellingen mogelijk. Zo spreekt men bijvoorbeeld van 'pheno-eco-demes', d.w.z. 'ecodemes' die feno-

typisch van andere 'ecodemes' verschillen, etc. Het voordeel dat het deme-systeem biedt, is vooral gelegen in het feit dat tijdens de voortgang van het onderzoek steeds andere, nader gepreciseerde, categorieën gebruikt kunnen worden. We dienen echter wel te bedenken dat ook bij het systeem van experimentele systematische categorieën gewoonlijk een classificatie in taxonomische (d.w.z. morfologisch-geografisch bepaalde) species vóórondersteld wordt.

Binnen de Nederlandse Angiospermen-flora zijn gevallen die er op duiden dat de resultaten van het biosystematisch onderzoek soms wel en soms niet in het orthodoxe taxonomische systeem passen.

Als voorbeeld kan gewezen worden op het Schapegras, *Festuca ovina*, een zeer polymorfe soort. Op heidevelden komt een diploïde vorm voor, de subspecies *tenuifolia* ($2n = 14$). Van een andere subspecies, *Festuca ovina* ssp. *ovina* ($2n = 28$) komt in ons land o.a. een vorm met blauw-groene bladeren langs de Geul in Zuid-Limburg op zinkhoudende grond voor. Onderzoek in Engeland toonde aan, dat de diploïden en tetraploïden zich in de natuur als aparte voortplantingseenheden gedragen (Watson, 1958). De morfologische discontinuïteit valt hier samen met een verschil in aantal chromosomen en de afwezigheid van genen-uitwisseling. Het lijkt dan ook zinvol deze taxonomische eenheden, die bijv. door De Wilde-Duyfjes (1964) als subspecies behandeld werden, te verheffen tot de rang van aparte soorten.

Binnen de soort *Stellaria media*, Muur, worden drie subspecies onderscheiden: ssp. *media*, *neglecta* en *pallida*. Zij vertonen morfologische en oecologische verschillen. In ons land werden de subspecies *media* en *pallida* cytologisch onderzocht; ze bleken respectievelijk hypotetraploïd ($2n = 40, 42$) en diploïd ($2n = 22$) te zijn, (Groet, ongepubliceerd). De diploïde planten komen voor op zandgrond, vooral in de duinen, en wel in het *Koelerion albescentis*, het *Ammophilion borealis* en het *Hippophaeto-Sambucetum*. De tetraploïde planten vindt men langs wegen en op ruderaire terreinen, terwijl ook speciale bosvormen bekend zijn. Peterson (1936) trachtte vergeefs planten van deze drie subspecies te kruisen, zodat er naast een morfologische discontinuïteit ook een steriliteitsbarrière aanwezig is. Ook in de natuur worden geen triploïde planten aangetroffen. Het verdient dus aanbeveling deze subspecies tot de rang van soort te verheffen.

Een gecompliceerder geval doet zich voor bij de Smeerwortel, *Symphytum officinale*. Volgens Gadella en Kliphuis (1967) is deze soort in ons land door drie chromosoomrassen vertegenwoordigd. Onder chromo-

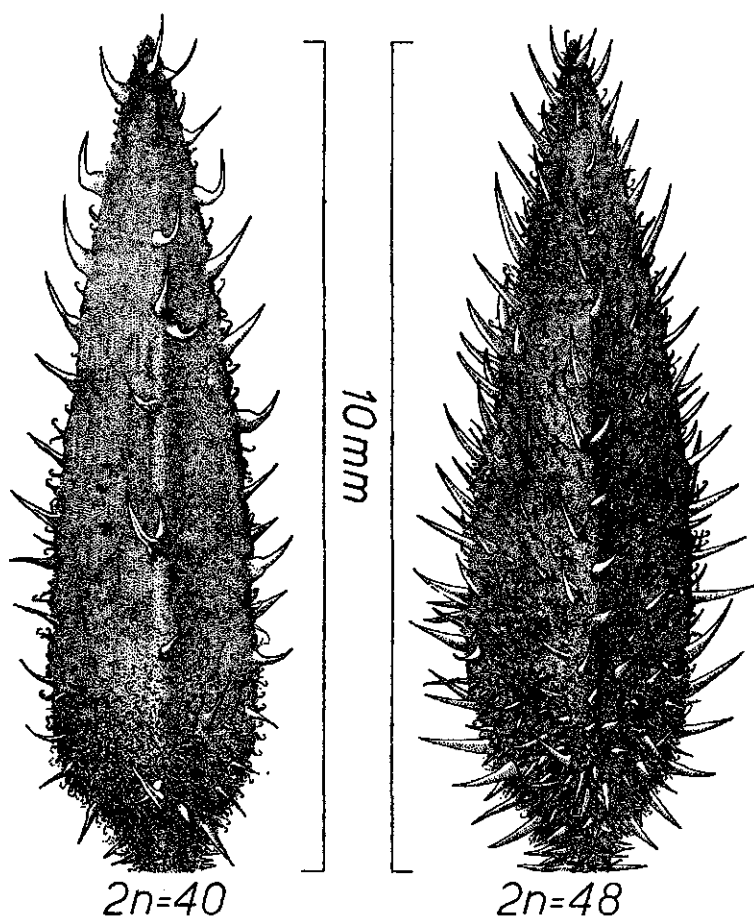


Fig. 4 De beharing van de kelkslippen van *Symphytum officinale*. Links het cytotype $2n = 40$, rechts het cytotype $2n = 48$ (en $2n = 24$). De randbehairing en de dichtheid van beharing verschillen duidelijk (naar Gadella, 1968, *De Levende Natuur* 71:130-138).

soomrassen worden rassen verstaan die in bepaalde cytologische kenmerken verschillen van andere rassen. Zij worden ook wel cytotypen genoemd. De volgende chromosoomrassen komen voor (fig. 4):

a $2n = 24$ (soms B-chromosomen aanwezig), diploïd, witbloemig, kelktype B;

b $2n = 40$ (nooit B-chromosomen), vrijwel altijd paarsbloemig, kelktype A;

c $2n = 48$ (nooit B-chromosomen), tetraploïd, bloemen wit, paars of rood/paars, kelktype B.

De verspreiding van deze rassen in ons land is weergegeven in fig. 5.

- $2n=24$
- $2n=40$
- × $2n=48$
- △ $2n=40-48$

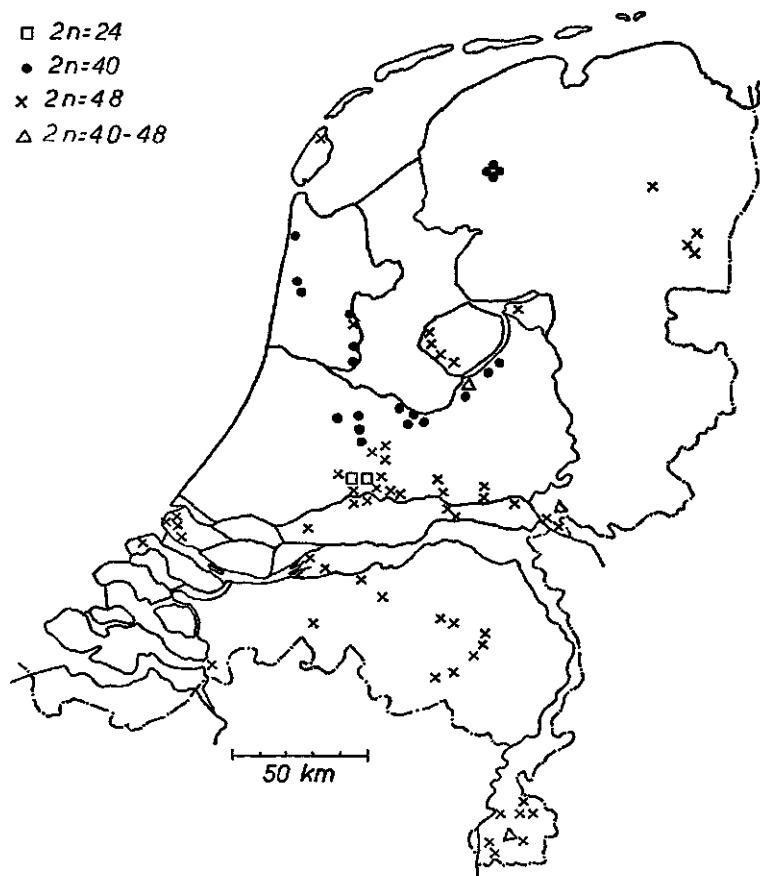


Fig. 5 De verspreiding van de cytotypen van *Symphytum officinale* in Nederland (naar Gadella, 1968, *De Levende Natuur* 71:130-138).

Op morfologische kenmerken zijn de diploïden ($2n = 24$) en tetraploïden ($2n = 48$) enerzijds en de planten met $2n = 40$ anderzijds uit elkaar te houden. Er zijn verder aanwijzingen, dat het 40-type een andere oecologische preferentie heeft dan de diploïden en tetraploïden; de diploïden zijn tot dusverre aangetroffen in grienden, de tetraploïden in bosranden, langs wegen, op dijken en in grienden, terwijl de planten met $2n = 40$ uitsluitend in laagveenmoerassen (legakkers) en op zeer vochtige plaatsen langs sloten op venige grond voorkomen. Kruisingsproeven hebben uitgewezen dat de cytotypen $2n = 24$ en $2n = 40$ niet kruisbaar zijn (Gadella en Kliphuis, 1969). Dit geldt in het algemeen ook voor diploïden en tetraploïden; slechts de kruising witbloemig diploïd $\times$ witbloemig tetraploïd leverde in de proeftuin eenmaal een kiemkrachtig zaad op waaruit een levenskrachtige witbloemige triploïde hybride opgroeide. Uit de natuur is een mengpopulatie bekend van witbloemige diploïden en wit- en paarsbloemige tetraploïden, maar hierin kwamen geen triploïde hybriden voor. Daar bestuivingsproeven hebben bewezen dat bij de Smeerwortel kruisbestuiving regel is, zou men kunnen verwachten dat in de mengpopulatie stuifmeel van diploïden naar tetraploïden wordt overgebracht en omgekeerd. In de proeftuin kon bewezen worden dat hybridisatie wel mogelijk is, maar in de natuur niet. Tenslotte bleek dat de cytotypen $2n = 40$ en $2n = 48$ volledig interfertiel zijn: zij kunnen onderling en vervolgens met de ouders (terug)kruisen. Dit kan zelfs aanleiding geven tot mengpopulaties die geheel bestaan uit planten met chromosoomaantallen variërend van $2n = 40$ tot $2n = 48$; in Vinkeveen werd een dergelijke hybridenzwerm aangetroffen.

Op morfologische gronden horen de cytotypen $2n = 24$ en $2n = 48$ dus bij elkaar, terwijl cytotype $2n = 40$ daar tegenover staat. Op grond van 'mengbaarheid' en kruisbaarheid behoren de cytotypen $2n = 40$ en $2n = 48$ bij elkaar en is slechts een zeer zwak verband aantoonbaar tussen de cytotypen $2n = 24$ en $2n = 48$. Men zou kunnen zeggen, dat de cytotypen $2n = 40$ en $2n = 48$ tot dezelfde biospecies behoren, de cytotypen $2n = 24$ en $2n = 40$ tot verschillende. Op grond van de morfologische discontinuïteit zal men in de klassieke systematiek de cytotypen $2n = 40$ en $2n = 48$ als verschillende taxa beschouwen, hoewel ze volledig interfertiel zijn, terwijl men de diploïden en tetraploïden tot dezelfde eenheid zal rekenen, hoewel slechts potentieel en niet actueel kruisbaarheid aanwezig is.

Wanneer discontinuïteit in het morfologisch variatiepatroon geconstateerd wordt, zegt dit op zich zelf nog niets over de rangorde in het

hiërarchisch systeem van de betreffende systematische eenheden. In het geval van de Smeerwortel kan men zich afvragen, of het geringe onderscheid in beharing, tezamen met enige andere kleine morfologische verschillen, voor een systematicus voldoende is om de cytotypen $2n = 40$ en $2n = 48$ tot verschillende species te rekenen. Er zijn echter aanwijzingen, dat het cytotype $2n = 40$ een ander milieu prefereert dan de diploïden en tetraploïden, zodat het waarschijnlijk aanbeveling verdient het cytotype $2n = 40$ tot een aparte subspecies te rekenen. Deze moet dan genoemd worden: *Symphytum officinale* L. subsp. *uliginosum* (Nym.) Kern. De diploïden en tetraploïden behoren dan tot *Symphytum officinale* L. subsp. *officinale*. De studie van materiaal uit andere delen van Europa (Engeland, Italië, Oostduitsland, Oostenrijk, Hongarije en Tsjechoslowakije) bevestigde de in Nederland gevonden resultaten. Neemt men toch de beslissing om de cytotypen $2n = 24$ en $2n = 48$ gescheiden te houden van cytotype $2n = 40$, dan dient men zich te realiseren, dat het interfertiliteitsprincipe niet in deze classificatie verdisconteerd kan worden. De micro-evolutionaire eenheden kunnen op deze manier niet duidelijk worden aangegeven.

Aangezien diploïden en polyploïden doorgaans reproductief van elkaar geïsoleerd zijn, levert dit bij zgn. cryptische polyploidie (gevallen van polyploidie waarbij duidelijke morfologische 'maskers' ontbreken) vaak grote taxonomische moeilijkheden. Soms brengt het meten van de diameter van de pollenkorrels en van het aantal en de grootte van huidmondjes uitkomst. Het is namelijk gebleken, dat deze kenmerken vaak een zekere correlatie vertonen met de graad van polyploidie. Voorzichtigheid blijft echter geboden.

Merkwaardig is voorts, dat bij sommige soorten de vatbaarheid voor bepaalde ziekten (bijv. aantasting door roestzwammen) een verband vertoont met de graad van polyploidie: diploïden worden wel, tetraploïden niet aangetast, of omgekeerd. Zo is volgens Favarger (1962) de diploïde vorm van *Anthoxanthum alpinum* wel vatbaar voor de roestzwam *Puccinia sardonensis*, terwijl de tetraploïde – die nauwelijks van de diploïde te onderscheiden is – niet vatbaar is. Dit ontlokte de mycoloog Gaüman de opmerking dat roestzwammen betere plantenkenners zijn dan systematici!

Het variatiepatroon van een taxon hangt nauw samen met het voortplantingsgedrag. Naast de diverse vormen van apomixis (zoals agamospermie, zaadontwikkeling zonder voorafgaande bevruchting) komt amphimixis voor, d.w.z. zaadzetting na zelfbevruchting (autogamie) of allogamie (kruisbevruchting). Taxa met zowel apomictische als amphimixis.

mictische voortplanting leveren grote moeilijkheden op voor de systematicus. Een voorbeeld hiervan is het Muizeoor, *Hieracium pilosella*, een zeer complexe soort, waarbinnen door Zahn (1923) 624 subspecies zijn onderscheiden. Onderzoek in Zweden (Turesson en Turesson, 1960) en in Nederland (Gadella en Kliphuis 1968; A. de Wit, ongepubliceerd) bracht aan het licht dat de pentaploïde rassen ($2n = 45$) apomixis vertonen, de tetraploïde ($2n = 36$) daarentegen amphimixis. Bij dergelijke taxa is de omgrenzing ten gevolge van het ingewikkelde variatiepatroon bijzonder moeilijk.

De relatie tussen cytotaxonomie en andere takken van wetenschap

Uit het voorafgaande is gebleken, dat cytologische kenmerken, mits op genuanceerde wijze gehanteerd, vaak zeer bruikbaar zijn bij de oplossing van systematische problemen. Ook in combinatie met verscheidene andere vakgebieden (chemotaxonomie, fyto geografie en oecologie) kan de cytologie belangrijke diensten bewijzen.

Cytotaxonomie en pollenmorfologie Stebbins (1959) is van mening dat de combinatie van pollenanalytisch en cytotaxonomisch onderzoek kan leiden tot het verkrijgen van een beter inzicht in de voorouders van polyploïde complexen. Wagenitz (1955) vond, dat binnen het grote en gevarieerde genus *Centaurea* grote verschillen in pollenmorfologie voorkomen, die volgens Löve (1963) gecorreleerd zijn met verschillen in de uitwendige morfologie van de planten en met de cytologische verschillen.

Cytotaxonomie en chemotaxonomie Chemotaxonomisch onderzoek kan als aanvulling van morfologisch en cytologisch onderzoek bijzonder waardevolle informatie verschaffen inzake verwantschapsproblemen. Zo konden Stebbins en zijn medewerkers (1963) na biosystematisch werk, aangevuld met chromatografisch onderzoek aantonen, dat *Viola quercetorum* (tetraploïd) door allopolyploidie uit *Viola purpurea* (diploïd) en *Viola aurea* var. *mahovensis* (diploïd) ontstaan is.

Cytotaxonomie en plantengeografie Enige decennia geleden is de opvatting naar voren gekomen dat er verband kan bestaan tussen de geografische verspreiding van een bepaald taxon en het aantal chromosomen.

Men meende, dat bepaalde klimatologische omstandigheden (bijv. in arctische gebieden en in woestijnen) polyploidie zouden kunnen induceren. Door anderen werd de verspreiding van bepaalde polyploïde rassen binnen een taxon in verband gebracht met de ijstijden. Hoewel vele van de oorspronkelijke theoriën niet houdbaar bleken te zijn, heeft de combinatie plantengeografisch-cytologisch onderzoek (cytogeografie genoemd) nieuwe wegen geopend om plantengeografische problemen op te lossen.

Het verspreidingsgebied van een taxon kan in grote trekken worden opgevat als de resultante van twee systemen: enerzijds het geheel van de genen en anderzijds de milieufactoren. Hoewel bij vele soorten alle individuen binnen het verspreidingsgebied hetzelfde chromosoom-aantal bezitten en derhalve eventueel binnen het verspreidingsgebied aanwezige verschillen moeten samenhangen met verschillen op het niveau van de genen, houden cytogeografen zich met deze problemen toch weinig bezig. Meestal blijft cytogeografisch onderzoek beperkt tot de studie van polyploïde rassen. Niet alleen zijn de verschillen op dit niveau gemakkelijker aan te tonen, het is tevens duidelijk, dat het aantonen van kleine verschillen in genen-differentiatie zeer uitgebreide genetische onderzoeken vergt, gecombineerd met vergelijkende kweekproeven op grote schaal.

Cytogeografisch onderzoek richt zich in het bijzonder op z.g. corresponderende taxa, dat wil zeggen systematisch nauw verwante taxa, waartussen ontegenzeggelijk een fylogenetisch verband bestaat (Löve, 1954). Zulke taxa kunnen sympatrisch zijn (dat wil zeggen dat hun arealen elkaar minstens ten dele overlappen) of allopatrisch (met volledig gescheiden arealen). In het eerste geval komen de taxa meestal in verschillende oecologische 'niches' voor, in het andere geval zijn er doorgaans zeer geprononceerde overeenkomsten tussen de plantengezelschappen waarin ze voorkomen. Meestal is echter de differentiatie tussen de beide taxa noch uitsluitend oecologisch noch uitsluitend geografisch, doch een combinatie van beide.

Voor cytogeografische studies moeten vele planten uit vele populaties cytologisch worden onderzocht, wat zeer tijdrovend is: voor het verspreidingskaartje van de cytologische rassen van *Symphytum officinale* in ons land (fig. 5) moesten 511 planten worden onderzocht. Indien echter de di- en polyploïde planten binnen een soort morfologisch duidelijk uit elkaar te houden zijn, kan de procedure aanzienlijk worden vereenvoudigd door herbariummateriaal te onderzoeken. Door het veelvuldige

voorkomen van cryptische polyploidie blijft veldwerk in vele gevallen echter noodzakelijk.

Voor het juist interpreteren van de resultaten van cytogeografisch onderzoek zijn plantensociologische, oecologische en bij voorkeur ook geologische aspecten zeer belangrijk. Het is dan ook zeer gewenst, dat cytogeografisch onderzoek in teamverband wordt verricht.

De conclusies uit cytogeografisch onderzoek laten vaak het opstellen van algemene regels niet toe; daarvoor komen te dikwijls uitzonderingen voor. Ten aanzien van corresponderende taxa kunnen in het algemeen de volgende regels worden gesteld:

a Het areaal van polyploïden verschilt meestal van dat van de corresponderende diploïden. Vaak sluiten de arealen van diploïden en corresponderende polyploïden elkaar uit en zijn de taxa vicariërend.

b Polyploïden bewonen vaak een groter areaal dan corresponderende diploïden.

c Er is geen algemeen verband tussen polyploidie en geografische lengte en breedte of met de hoogteligging boven zee.

d Diploïde taxa komen vaak in gebieden voor die tijdens de ijstijden niet door het ijs bedekt zijn geweest, òf in relictsituaties. De corresponderende polyploïden komen daarentegen vooral voor in gebieden die door geologische of klimatologische invloeden ingrijpend gestoord zijn geweest.

e Het areaal van polyploïden ligt dikwijls tussen dat van corresponderende diploïden (hetgeen op een allopolyploïde ontstaanswijze wijst), of het ligt aan de periferie van het areaal van de corresponderende diploïd.

Het spreekt vanzelf dat bij phytogeografisch en autoecologisch onderzoek een zeer gedegen kennis van de taxa die men bestudeert noodzakelijk is. Helaas is het geen uitzondering dat conclusies getrokken worden uit plantengeografisch en/of oecologisch onderzoek zonder dat aan bovengenoemde voorwaarde voldaan was. Zo beschouwde Löve (1954) de soorten *Campanula rapunculoides* en *Campanula americana* als vicariërende soorten met een atlantische disjunctie. Cytologisch onderzoek (Gadella, 1964) toonde echter aan, dat er grote cytologische verschillen tussen beide soorten bestaan: bij *C. rapunculoides* is $2n = 102$, bij *C. americana* is $2n = 58$. Ook in morfologisch opzicht zijn deze soorten sterk verschillend. Zij kunnen dus niet als corresponderende taxa worden beschouwd.

De studie van chromosoomrassen heeft meer licht geworpen op de aloude strijdvraag betreffende het monotoop of polytoop ontstaan van

taxa. Ook al zijn er (sporadische) aanwijzingen dat chromosoomrassen (en microtaxa in het algemeen) polytoop kunnen ontstaan, dan betekent dit nog niet dat goede species polytoop ontstaan zijn. Want meestal is de evolutie divergent of convergent en wordt parallele polytope evolutie door cytogeografen hoogst onwaarschijnlijk geacht.

Cytotaxonomisch onderzoek kan ook bijdragen tot de interpretatie van sterk disjuncte arealen, zoals door Hair (1963) is gedaan bij de *Podocarpaceae* die zich daartoe zeer goed lenen door hun grote ouderdom (fossielen zijn bekend tot uit het Mesozoicum) en door de voor houtige planten ongewoon sterke differentiatie zowel in aantal als in vorm van de chromosomen. Hoewel dit onderzoek nog niet afgesloten is, is Hair van mening dat de gegevens over de verspreiding tegen de achtergrond van de cytologische gegevens een uniform patroon te zien geven en de aandacht vestigen op de waarschijnlijke centra van ontwikkeling en verspreiding.

Een ander voorbeeld geeft Hair (1966) naar aanleiding van de verspreiding van het genus *Cotula* (*Compositae*). Het subgenus *Strongylösperma* ($X = 18$) komt voornamelijk voor in Australië, het subgenus *Cotula* ($X = 5$) in Zuid Afrika en het subgenus *Leptinella* ($X = 13$) in Nieuw Zeeland. Representanten van de beide eerste subgenera komen echter ook voor in Nieuw Zeeland. Het is verleidelijk te veronderstellen, dat het basale aantal $X = 18$ zou zijn ontstaan door allopolyploidie uit $X = 5$ en $X = 13$. Verder onderzoek is echter vereist.

Bij sterk disjuncte arealen treden soms grote verschillen op binnen een taxon. Zo zijn de Zuidafrikaanse soorten van het genus *Oxalis* gekenmerkt door kleine chromosomen en een sterke neiging tot polyploidie, terwijl de Zuidamerikaanse soorten grote chromosomen hebben en een geringe neiging tot polyploidie. De Australische soorten van het genus *Xyris* zijn gekenmerkt door het basaal aantal chromosomen $X = 13$, de Noordamerikaanse door $X = 9$.

Cytotaxonomisch onderzoek kan ook bijdragen tot het verkrijgen van een beter inzicht in de ouderdom van endemen. Vaak zijn relict-endemen paleopolyploïden, d.w.z. dat hun diploïde verwanten alle zijn uitgestorven (Favarger en Contandriopoulos, 1961).

Cytoöecologie Cytologische rassen binnen een soort kunnen uiteenlopen door verschillen in oecologische preferentie. Uit onderzoekingen van Berg en Segal (1966) en Berg (1967) aan de Pinksterbloem (*Cardamine pratensis*) in Nederland bleken de chromosoomaantallen te variëren van $2n = 28$ tot $2n = 118$. De planten met $2n < 56$ worden door de auteurs

tot de subspecies *pratensis*, die met $2n > 56$ tot de subspecies *palustris* gerekend. De uiterlijke verschillen tussen deze subspecies zijn te zien in fig. 6 en 7. Oecologisch zijn deze taxa duidelijk gescheiden: de subspecies *pratensis* groeit vooral in vochtige graslanden (*Arrhenatherion*) en in bossen op jonge, voedselrijke, grond (*Populetalia* en *Alno-Padion*), terwijl het milieu van de subspecies *palustris* natter is: drijftillen (*Cicution*) en in *Phragmitetea*-vegetaties, langs sloten en in greppels en tenslotte in elzebroek (*Alnion*). Er blijkt hier dus een verband te bestaan tussen de graad van polyploidie en de vochtigheid van het milieu. Bij *Cardamine pratensis* gaat dit verschijnsel gepaard met morfologische verschillen, doch dit is lang niet altijd het geval.

Cryptische polyploidie is een in de natuur zeer veel voorkomend verschijnsel. Dit moge geïllustreerd worden aan *Caltha palustris*, de Dotterbloem, een soort waarvan in Nederland twee cytotypen ($2n = 32$ en $2n = 56$) voorkomen die macromorfologisch niet uit elkaar te houden zijn (Smit, 1967, 1968): de diameter van de pollenkorrels blijkt het enige kenmerk te zijn dat deze cytotypen morfologisch scheidt. Andere kenmerken, zoals het aantal carpellen per bloem, de diameter van de bloem en de hoogte van de planten overlappen elkaar. Biometrisch onderzoek toonde echter aan, dat ook bij deze kenmerken geringe verschillen tussen de cytotypen bestaan. In vegetaties met het cytotype $2n = 32$ treft men vele soorten uit het *Alno-Padion* aan, in vegetaties met het cytotype $2n = 56$ daarentegen soorten uit de ordes *Phragmitetalia*, *Magnocaricetalia* en *Caricetalia fuscae*. In *Molinietalia* kunnen beide cytotypen voorkomen, hoewel nooit door elkaar. Een bepaalde populatie bestaat dus of uit het cytotype $2n = 32$ of uit $2n = 56$; alleen in Polen werden zij eenmaal in dezelfde populatie tezamen aangetroffen.

In Zwitserland worden de tetraploïde rassen van *Chrysanthemum leucanthemum* aangetroffen in hooiweiden (*Arrhenatheretum elatioris*) van de lagere heuvelzone, terwijl de hexaploïde rassen in de hogere zones voorkomen, in de Jura bijvoorbeeld op rotshellingen in het *Laserpitio-Seslerietum*.

De nauw verwante soorten *Dactylorhiza fuchsii* en *Dactylorhiza maculata* (gevekte Orchis) komen in verschillend milieu voor: *Dactylorhiza fuchsii* ($2n = 40$) op basische grond, *Dactylorhiza maculata* ($2n = 80$) op zure grond. In Zweden en Engeland (Heslop Harrison, 1954) en in Nederland (Vermeulen, 1947) zijn ze morfologisch verschillend. Deze verschillen verdwijnen echter bij het kweken: in zuur milieu verkrijgt cytotype $2n = 40$ de uiterlijke kenmerken van cytotype $2n = 80$ (Klip-

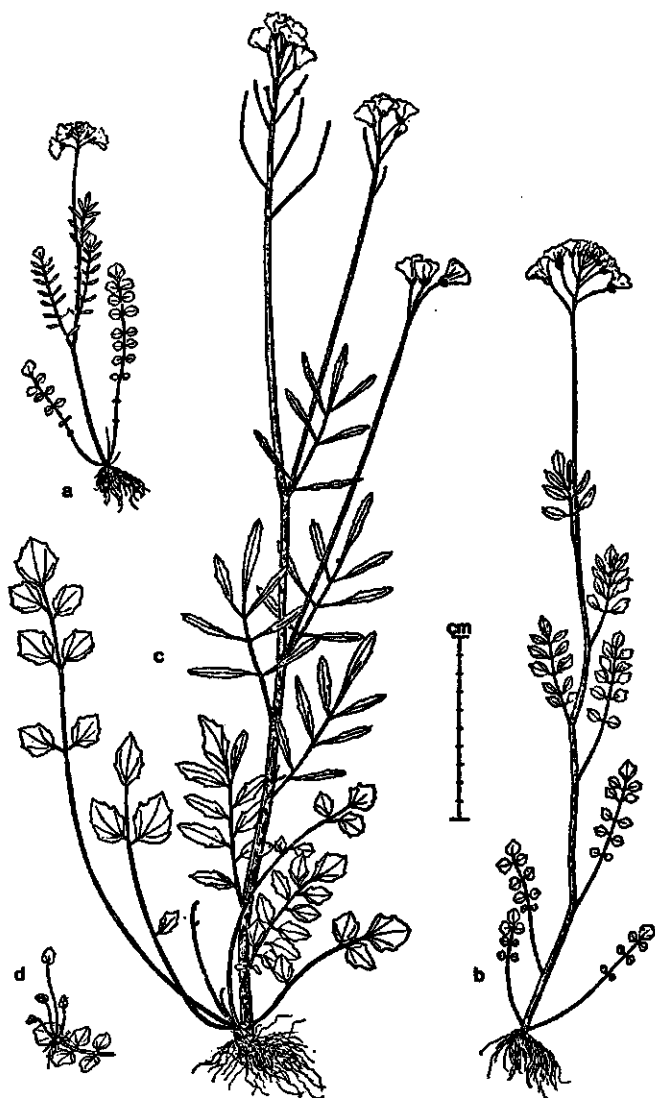


Fig. 6 *Habitus van a, Cardamine pratensis subsp. pratensis; b + c, Cardamine pratensis subsp. palustris; d, adventiefspruit van de laatste op een rozetblad (naar Berg en Segal, 1966).*

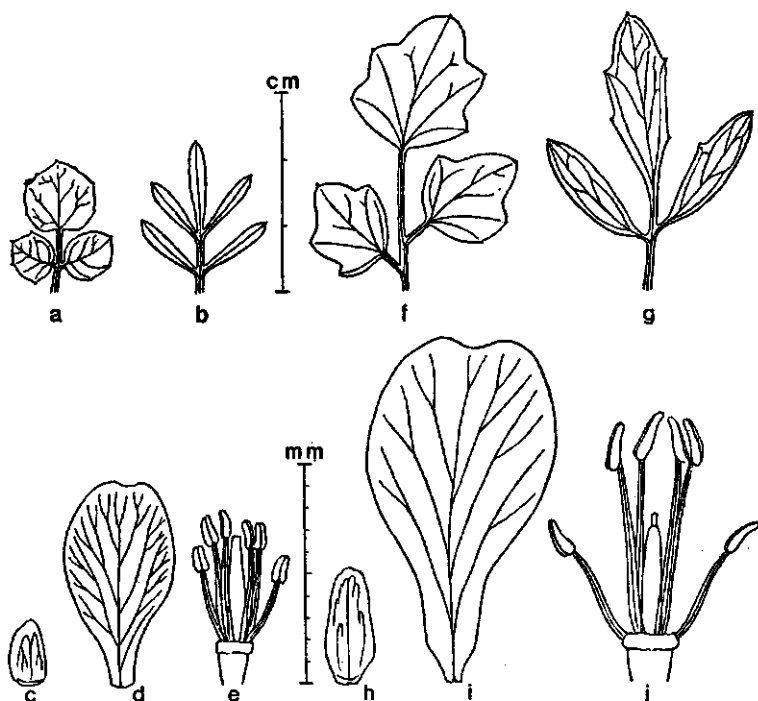


Fig. 7 *Cardamine pratensis subsp. pratensis*: a, detail rozetblad; b, detail stengelblad; c, kelkblad; d, kroonblad; e, meeldraden en stamper. *Cardamine pratensis subsp. palustris*: f, detail rozetblad; g, detail stengelblad; h, kelkblad; i, kroonblad; j, meeldraden en vruchtbeginsel (naar Berg en Segal, 1966).

huis, 1963). Uit onderzoeken van Groll (1965) in Oostenrijk en Vau-cher (1966) in Zwitserland bleek, dat deze vormen zich in Centraal-Euro-pa veel minder uitgesproken als gescheiden soorten gedragen dan in West-Europa. In Oostenrijk en Zwitserland is het dikwijls zeer moeilijk ze op morfologische gronden uit elkaar te houden.

Zeer interessant zijn de waarnemingen van Durand (1963) bij de poly-morfe soort *Mercurialis annua*, het Bingelkruid. Binnen het areaal van deze soort zijn rassen bekend met $2n = 16, 32, 48, 64, 80, 96$ en 112 . Aan de Oostkust van Spanje valt de grens van het voorkomen van diploïde en polyploïde rassen samen met die tussen het *Quercetum-ilicis* en het *Querceto-Lentiscetum*. Het eerste gezelschap is gebonden aan een iets

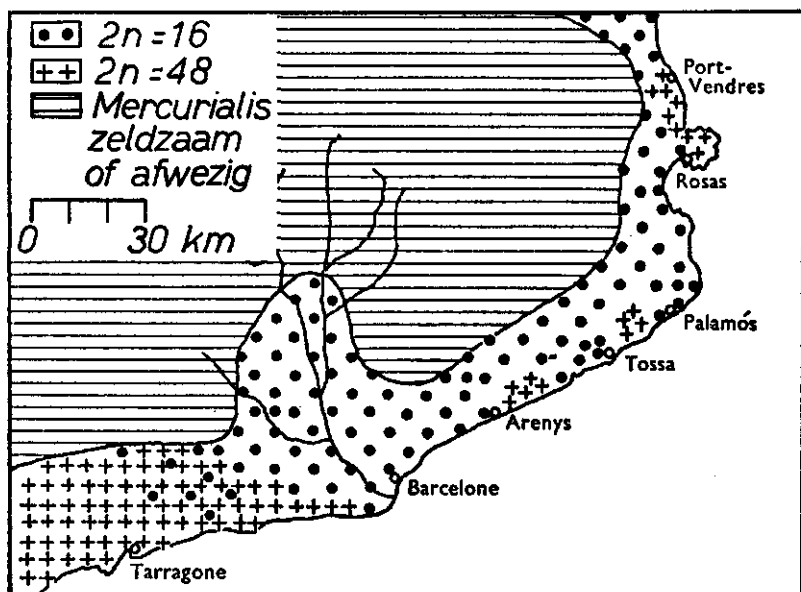


Fig. 8 De verspreiding van diploïde ($2n = 16$) en hexaploïde ($2n = 48$) planten van *Mercurialis annua* in Catalonië. De grens valt samen met die tussen het Quercetum ilicis en het Querceto-Lentiscetum (naar Durand, 1963).

minder warm en mogelijk ook iets regenrijker klimaat dan het laatste. Hoewel de rassen in Catalonië min of meer sympatrisch voorkomen, is er toch een duidelijke scheiding. In Tunesie komen diploïde, hexaploïde en octoploïde rassen voor: uit figuur 9 blijkt een duidelijke relatie aanwezig te zijn tussen het algemene klimaat en het voorkomen van deze cytotypen. Op de eilanden Corsica en Sardinië treden de diploïden op in anthropogeen beïnvloede vegetaties. Op de vlakke oostkust van Corsica vindt men vele populaties die uit diploïde planten bestaan, terwijl op de rotsige westkust populaties die uit polyploïde planten bestaan duidelijk domineren.

Uit deze voorbeelden blijkt, dat de diploïden en sympatrisch hiermede voorkomende polyploïden dikwijls verschillen in de oecologische amplitude. Daarom is het zeer gewenst, dat autoecologisch en cytotaxonomisch onderzoek samengaan. Het blijkt echter moeilijk te zijn, algemene regels op te stellen: soms prefereren diploïde rassen droogte en polyploïde rassen vochtigheid, maar soms het omgekeerde. Ieder geval

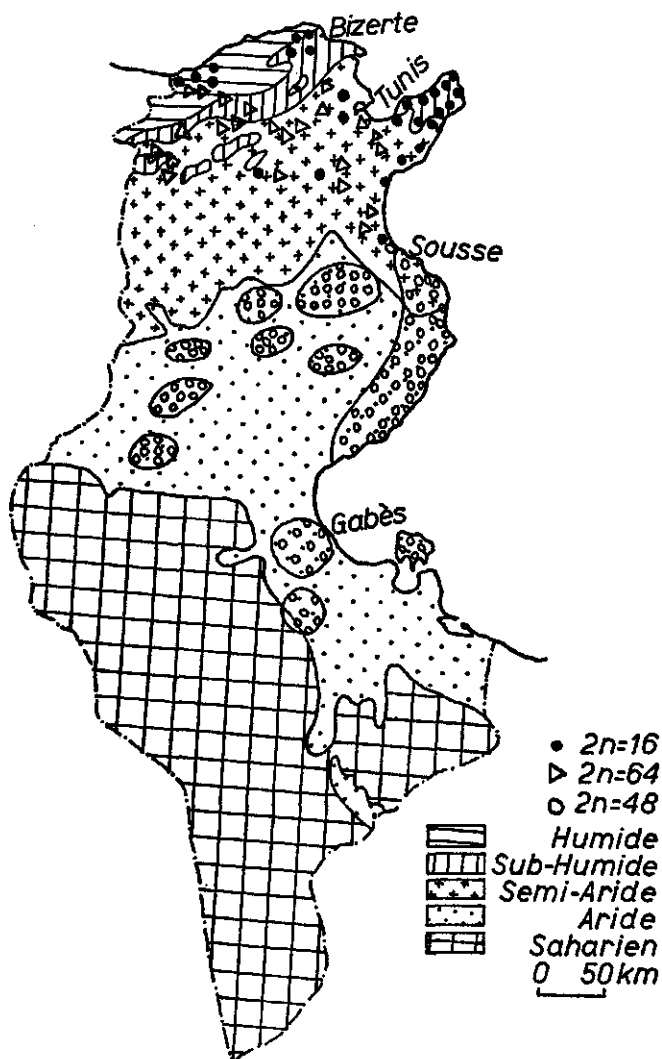


Fig. 9 De verspreiding van diplotde ($2n = 16$:●), hexaplotde ($2n = 48$:○) en octoplotde ($2n = 64$:△) rassen van *Mercurialis annua* in Tunesië. De arcering geeft de verschillende klimaatzones aan. De diplotden prefereren de vochtigste gebieden, de hexaplotden droge (naar Durand, 1963).

dient dus apart bestudeerd te worden; enige voorbeelden mogen dit duidelijker maken.

Bij *Galium palustre*, het Moeraswalstro, komen de diploïde rassen ($2n = 24$) voor in een vochtig milieu, dat evenwel 's zomers kan uitdrogen, de octoploïden ($2n = 96$) kunnen daarentegen niet tegen uitdroging en staan dikwijls in het water. In sommige delen van het areaal prefereren diploïde rassen van het Echt Walstro, *Galium verum*, vochtige weilanden, terwijl de tetraploïden ($2n = 44$) in droge duinen voorkomen en min of meer xerofiele eigenschappen bezitten. Hieruit blijkt tevens, dat men voorzichtig moet zijn met het trekken van conclusies, aangezien het onderzoek op grote schaal verricht moeten worden en betrekking moet hebben op populaties uit het gehele verspreidingsgebied van het desbetreffende taxon. Het optreden van geografische verschillen mag niet uit het oog verloren worden.

Uit ander onderzoek bleek, dat bij de Zeekraal (*Salicornia europaea* s.l.) de diploïden minder bestand zijn tegen een hoog zoutgehalte dan de tetraploïden ($2n = 36$).

Onderzoek naar de lichtbehoefte heeft eveneens het voorkomen van verschillen aangetoond. Zo zijn de diploïde vormen van de Schapezuring (*Rumex acetosella*) kortedag planten, de octoploïden daarentegen lange- ^{levena...} dag planten. De diploïde *Dactylis aschersoniana* (Ascherson's Kropaar) prefereert schaduw, de zeer nauw verwante tetraploïde *Dactylis glomerata* (Kropaar) komt o.a. in weilanden voor.

Van de tetraploïde *Nasturtium microphyllum* (Slanke Witte Waterkers) is bekend dat de zaden alleen in het licht kiemen, terwijl die van *Nasturtium officinale* (Witte Waterkers), een diploïde soort die nauw aan de vorige verwant is, zowel in het donker als het licht kiemen.

Temperatuurgevoeligheid kan een rol spelen: bij het ^{te} kweken blijkt soms dat polyploïde rassen een strenge winter beter doorstaan dan corresponderende diploïden.

Reeds eerder werd erop gewezen, dat er verschillen kunnen bestaan in vatbaarheid voor bepaalde ziekten.

Soms vertoont droogteresistentie een samenhang met de graad van polyploidie: wanneer stengelgedeelten van *Sedum*-soorten uit de *Rupescra*-groep ($X = 17$) enige tijd in een droge kamer worden bewaard zonder water toe te voegen, blijken de hoogste polyploïden het langst in leven te blijven. Dit kan verband houden met minder stomata per bladoppervlak, een verschijnsel dat men bij polyploïden aan kan treffen.

Uit deze voorbeelden blijkt dat chromosoomrassen in oecologisch op-

zicht soms scherper reageren dan de Linneaanse soorten en vaak op uitstekende wijze de vegetatie waarin zij voorkomen karakteriseren. Men dient echter niet uit het oog te verliezen, dat er ook vele soorten bestaan met een wijde oecologische amplitude zonder differentiatie in diploïde en polyploïde rassen. Het zal dus duidelijk zijn, dat op het gebied van de cyto-oecologie nog zeer veel onderzoek verricht moet worden, voordat men tot bepaalde generalisaties zal kunnen besluiten.

Samenvattend kan gezegd worden dat het cytologisch onderzoek in de botanie, samen met taxonomische, geografische en oecologische onderzoekingen ons inzicht in problemen van verwantschap van taxa aanzienlijk heeft verdiept. Cytologisch onderzoek kan grote waarde hebben voor de plantensystematiek, mits de resultaten op een genuanceerde wijze worden gehanteerd en niet eenzijdig worden toegepast. In vele gevallen zijn door experimenteel systematische onderzoekingen soorten (en soms taxa van andere rangorde) beter omgrensd en is een duidelijker inzicht verkregen in de verschillende aard van soorten, 'kinds of species', en in de eenheden in micro-evolutionaire zin, zoals zij in de natuur voorkomen.

Nieuwe aspecten van de systematiek der bacteriën

PROF. DR. J. DE LEY

Inleiding

In de laatste tien jaren onderging de systematiek der bacteriën zeer grote wijzigingen. Dit komt hoofdzakelijk omdat men de theoretische grondslagen en de bestaande systematiek kritisch ging bekijken en afwegen tegen de besluiten die reeds kunnen getrokken worden uit andere richtingen van de moderne biologie, zoals de zogenaamde moleculaire biologie. Daarenboven werden nieuwe technieken ontworpen met zeer verfijnde apparatuur, waardoor aspecten van de bacteriënwereld bestudeerd kunnen worden, zoals het genoom, waar men een decade geleden zelfs niet van kon dromen. Het gevolg daarvan, op dit ogenblik, is een beginnende confrontatie tussen twee strekkingen in de bacteriële systematiek, de gevestigde orthodoxe enerzijds en de biochemische-numerieke-moleculaire anderzijds. Het blijkt nu reeds wel, dat beide richtingen elkaar zullen aanvullen en dat de orthodoxe systematiek als een basis dient waaruit zich geleidelijk een betere versie ontwikkelt.

Het is de bedoeling, een kort overzicht te geven van deze problematiek, de bijdrage van ieder dezer standpunten te beoordelen, de mogelijkheden van de moderne moleculaire bacteriëntaxonomie te belichten en te pogen, een inzicht te krijgen in de toekomstige ontwikkeling van de bacteriën-systematiek.

De orthodoxe bacteriënsystematiek en haar problemen

De systematiek der bacteriën wordt in de praktijk geplaagd door een uitgesproken gebrek aan stabiliteit. Men merkt dit zeer goed, wanneer men de verschillende uitgaven van het standaardwerk van Bergey, van de eerste tot en met de zevende, met elkaar vergelijkt. De gedurige verschuivingen van organismen van het ene taxon naar het andere zijn opmerkelijk. Dit is des te treffender, omdat het feitenmateriaal in de laatste

decaden eigenlijk niet zo veel veranderd is. Bovendien hebben specialisten in bepaalde genera dikwijls hun eigen persoonlijke classificatie en is de indeling in Bergey voor hen dan niet zelden waardeloos. Als voorbeeld kan Bergey's indeling der azijnzuurbacteriën genoemd worden, die door geen enkele werker in deze groep gebruikt wordt. Medewerkers aan de volgende, achtste, uitgave weten dat de indeling weer zeer sterk gewijzigd zal worden.

Het gebrek aan eenvormigheid komt ook duidelijk tot uiting wanneer men verschillende handboeken vergelijkt: de Amerikaanse Bergey, de Russische Krassil'nikov en de Franse Prévot brengen dezelfde organismen dikwijls niet alleen in andere genera, maar zelfs in andere families.

De diepere oorzaak van dit gebrek aan stabiliteit en eenvormigheid ligt eigenlijk bij de kleine afmetingen van bacteriën, waardoor men op het eerste zicht zeer weinig van hun kenmerken ziet. Dit staat in sterke tegenstelling tot de hogere organismen, zowel planten als dieren, waar men veel treffende kenmerken in één oogopslag waarneemt, met andere woorden: men *ziet* de fenotypische uitdrukking van talrijke genen. Daarenboven maakt men in de systematiek van metazoa niet zelden gebruik van nevenwetenschappen, zoals de vergelijkende anatomie, de paleontologie en de embryologie, vakken die uiteraard ontbreken voor de bacteriënwereld.

Om bacteriën te identificeren en te klasseren steunt men slechts in geringe mate op hun morfologie, maar hoofdzakelijk op fysiologische, biochemische en serologische kenmerken. Het totaal aantal eigenschappen dat men daartoe gebruikt is echter verbazend klein: ten hoogste 25 volstaan om een organisme in een species onder te brengen. Niet zelden betreft één kenmerk slechts één cistron, bij voorbeeld de katalase-test, de hydrolyse van gelatine (één protease) of van lactose (β -galactosidase). Met de huidige kennis van de stofwisseling van bacteriën kan men gemakkelijk schatten dat deze 25 kenmerken ten hoogste 200 cistronen omvatten. Anderzijds weet men, dat het genoom van een gemiddelde bacterie circa 3000 cistronen bevat. Voor de systematiek wordt daar dus minder dan 6% van gebruikt. Het is dan ook niet verwonderlijk, dat het beeld van de bacteriële levenswijze zeer onvolledig is en dat het daarop steunende classificatiesysteem instabiel is en voor wijziging vatbaar.

Vooruitlopend op het verdere betoog kan echter nu reeds gezegd worden, dat de resultaten van het numeriek en moleculair onderzoek het genusbegrip, dat uit de orthodoxe systematiek is gegroeid, hebben ver-

stevigd, terwijl de begrippen species en familie vermoedelijk flink gewijzigd zullen moeten worden in de toekomst.

De vergelijkende biochemie

Bacteriën verschillen van andere organismen niet alleen doordat hun morfologie veel eenvormiger en eenvoudiger is, maar ook doordat zij onderling biochemisch enorm verscheiden zijn. Zij kunnen niet alleen sterk uiteenlopende verbindingen gebruiken als koolstof- en energiebron (suikers, aminozuren, waterstofgas, zwavelverbindingen, enz.), maar daarenboven zetten verschillende bacteriëngroepen hetzelfde substraat om op uiteenlopende wijzen. Sommigen dezer mechanismen worden alleen in de bacteriënwereld aangetroffen. Als voorbeelden kunnen vermeld worden het fosfoketolase-mechanisme bij de melkzuurbacteriën en het Entner-Doudoroff-mechanisme.

Het lijkt zeer weinig waarschijnlijk, dat éénzelfde enzyme tweemaal is ontstaan in de loop der evolutie. Immers, een cistron bevat ongeveer 1500 nucleotideparen, waarvan ongeveer één derde (het actieve centrum, zijn omgeving, de tertiaire structuur) niet kan gewijzigd worden zonder ingrijpende weerslag op de enzym-activiteit. De opeenvolging van omstreeks 500 nucleotideparen ligt dus vast en heeft slechts één mogelijkheid op 4^{500} . Daaruit volgt, dat organismen met hetzelfde biochemische mechanisme verwant moeten zijn. Men kan daaruit besluiten dat de homo- en heterofermentatieve bacteriën verwant moeten zijn. Dit geldt ook voor alle organismen met het Entner-Doudoroff-schema (*Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Agrobacterium*, *Rhizobium*, enz.). Het laatste geval is volledig bevestigd door experimenten met DNA-hybridisatie.

Sommige genera hebben een dubbele natuur en wijzen verwantschappen aan tussen twee grote hoofdgroepen: *Aeromonas* lijkt morfologisch wel op *Pseudomonas*, maar vergist suikers niet zelden zoals de *Enterobacteriaceae*, sommige sporevormende bacilli vergisten suikers zoals *Aerobacter* en *Escherichia*; *Butyrivacterium* ziet er uit als *Lactobacillus*, maar reduceert CO_2 tot azijnzuur zoals sommige clostridia. Er schijnt dus een geleidelijke overgang te bestaan bij de groepen: *Pseudomonas* – *Aeromonas* – *Enterobacteriaceae* – *Bacillus* – *Clostridium* – melkzuurbacteriën. Verschillende andere voorbeelden zijn in de literatuur uitvoeriger besproken (De Ley, 1962). De vergelijkende biochemie kan een inzicht verschaffen in de verwantschap tussen genera en families en aldus helpen in een supragenerische classificatie. Er is een goede overeenstemming tussen

haar voorspellingen en de resultaten van de moleculaire taxonomie.

De numerieke analyse

Het beginsel van de numerieke analyse is wel bekend (Sokal en Sneath, 1963), zodat een korte beoordeling hier voldoende is. Voor een zinvolle interpretatie hoeft men van zoveel mogelijk stammen zoveel mogelijk kenmerken te bepalen. De onderlinge vergelijking kan weliswaar manueel geschieden, maar gebeurt het eenvoudigst en snelst door een computer. In de praktijk worden liefst omstreeks tweehonderd kenmerken van ongeveer tweehonderd stammen bepaald. Dit eenvoudig beginsel wordt wel eens over het hoofd gezien en soms leest men in de literatuur over een 'numerieke' analyse uitgevoerd met een dertigtal kenmerken op enkele tientallen stammen. Daarenboven beperken sommige auteurs zich wel tot één bepaald aspect van de bacteriëngroep, zoals het koolhydraat-metabolisme. De interpretatie wordt daardoor wel wankel, want men mag eigenlijk nooit uit het oog verliezen, dat de gebruikte kenmerken een zeer brede waaier moeten vormen van morfologische, fysiologische, biochemische, serologische, oecologische en andere criteria.

De methode neigt er ook naar, zoveel mogelijk persoonlijke interpretatie en voorkeur van de onderzoeker uit te schakelen. Over dit punt wordt nu in de literatuur nog uitgebreid gedebateerd. Het is inderdaad soms moeilijk te beoordelen, of men aan alle kenmerken hetzelfde gewicht, dezelfde waardefactor 1, moet toekennen of niet. Dit wordt duidelijk geïllustreerd door fytopathogene bacteriën: moet men de gehele fytopathogeniteit als één kenmerk beschouwen, of moet men aan de afzonderlijke symptomen een waarde 1 geven? Dit probleem is nog niet duidelijk. Een ander probleem bestaat erin dat men aan een monocistron systeem, zoals een positieve katalasereactie, dezelfde waarde hecht als aan een multicistron systeem, zoals de glucose-vergisting, waar zowat 20 cistronen voor nodig zijn. Dit laatste probleem kan echter worden opgelost, wanneer men niet de totale fysiologische en biochemische kenmerken zou insluiten, maar wel de individuele enzymatische reacties. Er bestaat wel een duidelijke neiging om geleidelijk deze verbetering in te voeren. Een vereiste daarvoor is natuurlijk, dat men de enzymatische reacties snel, eenvoudig en specifiek kan uitvoeren. Ter illustratie kan verwezen worden naar het werk van Kersters in Gent over de snelle identificatie van dehydrogenases (1967) en van het Entner-Doudoroff-systeem (1968), en naar Clarke and Steele (1966).

Men schat, dat het aantal kenmerken in een goede numerieke analyse zowat 1000 cistronen of een derde van het genoom omvat. Men krijgt dus zeker een breder fenotypisch beeld en de kans wordt groter dan men de goede systematische indeling begint te benaderen. Het is treffend, dat verschillende klassieke genera na numerieke analyse gehandhaafd blijven. Het blijkt ook, dat veel species als aparte eenheden overschat zijn en dat het aantal species in een genus dikwijls drastisch zal moeten worden verminderd. Voorbeelden daarvan vindt men bij *Chromobacterium* (Sneath, 1957) en bij *Xanthomonas* (De Ley *et al.*, 1966), waar in het eerstgenoemde genus slechts twee species overblijven en in het laatste slechts één in plaats van oorspronkelijk ongeveer zestig.

De uitstekende overeenstemming tussen de numerieke en de moleculaire methoden is eveneens treffend.

Beginselen der moleculaire taxonomie van bacteriën

Dit onderzoekingsveld spitst zich toe op uitvoerig onderzoek van het desoxyribonucleïnezuur (DNA) van bacteriën. In deze organismen immers komt het erfelijk materiaal meestal voor als één enkele naakte chromosoom, dat uitsluitend bestaat uit een reuzenmolecule van DNA. In de laatste jaren zijn talrijke nieuwe methoden ontworpen om de structuur en de eigenschappen van dit DNA zeer verfijnd te onderzoeken. Het is gebleken, dat de kennis van het genoom een zeer grote bijdrage kan leveren voor de bacteriële systematiek. Er bestaan nu methoden om drie verschillende grootheden van het bacterieel DNA te bepalen, die hierna samenvattend zullen worden besproken.

De base-verhouding van DNA Bacterieel DNA komt voor als een dubbele streng, bestaande uit een ruggegraat van desoxyribose en fosfaat, die aan elkaar gebonden blijven door de waterstofbruggen van de paren adenine-thymine (A-T) en guanine-cytosine (G-C). De samenstelling wordt gewoonlijk voorgesteld door de molaire concentratie van guanine + cytosine, in procenten (% GC), en wordt de 'base-verhouding' genoemd. Het is empirisch gebleken, dat de waarde ervan bij bacteriën over een breed gebied van 25 tot 75 % uiteenloopt. Deze waarde blijft onveranderd voor ieder organisme en men beschikt daardoor in de bacteriologie eindelijk over een constante, typisch voor ieder organisme en met dezelfde waarde als bij voorbeeld het smeltpunt voor een vaste stof of een brekingsindex van een vloeistof. Het belang van deze constante mag niet

onderschat worden en ze moet ook met de grootst mogelijke nauwkeurigheid worden bepaald. Daartoe bestaan verschillende methoden: papierchromatografisch na hydrolyse, uit de dichtheid in CsCl-gradiënten en uit de thermische denaturatie. De laatste methode is naar onze ervaring veruit de meest nauwkeurige en de snelste.

Op dit ogenblik kent men de base-verhouding van ongeveer 4000 bacteriënstammen uit ca 120 genera. Daaruit kan men de volgende besluiten halen.

1 Stammen die behoren tot dezelfde goed bekende species hebben allen nagenoeg hetzelfde % GC. Verschillende stammen van *Escherichia coli* hebben allen een % GC in het gebied $52 \pm 2\%$ GC.

2 Alle organismen die in hetzelfde goed beschreven genus thuis horen hebben een % GC in hetzelfde gebied. Dit gebied is meestal tamelijk nauw (*Rhizobium* $63 \pm 3\%$ GC), in andere gevallen is het wat breder (*Pseudomonas* 58 tot 70%).

3 De % GC-waarden van de verschillende species in hetzelfde genus liggen dikwijls zo dicht bij elkaar dat een differentiatie niet mogelijk is.

4 De resultaten van de numerieke analyse worden meestal uitstekend bevestigd door de base-verhoudingen.

5 Twee organismen waarvan het % GC omstreeks 20% verschilt, kunnen niet met elkaar verwant zijn. Zo kan men voorspellen, dat *Nocardia* niet verwant kan zijn met *Nelisseria*, *Photobacterium* en *Bacillus*, of dat *Staphylococcus* niet verwant kan zijn met *Micrococcus*. Op grond daarvan zullen verschillende generieke verbanden binnen een familie moeten worden herzien.

6 Wanneer het % GC van een stam ver buiten de grenzen van een genus valt, kan de stam er geen deel van uitmaken. Zo kan *Pseudomonas piscicida* met ca 42% GC geen *Pseudomonas* zijn, wat de orthodoxe taxonoom ook moge zeggen. Dit is een zeer waardevol criterium, dat reeds herhaaldelijk heeft geleid tot de opsporing van verkeerd gerangschikte organismen en hun herplaatsing. Waar de orthodoxe taxonoom deze voorspelling heeft nagegaan, werd de juistheid telkens bevestigd.

7 Wanneer twee organismen hetzelfde % GC hebben, kan men niet besluiten dat zij gelijk of verwant zijn indien men niet over fenotypische of DNA-hybridisatie-gegevens beschikt.

8 De beschrijving van iedere nieuwe stam zou steeds vergezeld moeten zijn van zijn % GC. Dit past men in de recente literatuur steeds meer toe. Wanneer men een nieuwe chemische verbinding beschrijft, geeft men toch ook altijd het smelt- of kookpunt aan.

Enkele laboratoria hebben zich voorgenomen, geleidelijk aan de base-verhouding te bepalen van alle stammen. Dit zal er ongetwijfeld veel toe bijdragen om de systematiek te verbeteren, mogelijk verwantschap en verschillen aan het licht te brengen en verkeerd geklasseerde organismen in het juiste genus onder te brengen.

DNA-hybridisaties Dit is ongetwijfeld de meest veelbelovende techniek voor de verbetering van de bestaande systematiek. Vermits men volledige genomen onderling vergelijkt kan wel verwacht worden, dat drastische wijzigingen zullen worden toegebracht in de bestaande orthodoxe systematiek.

De methode berust op het volgende beginsel. Beschouwen we twee stammen A en B. Zij kunnen verschillende graden van verwantschap vertonen, wisselend tussen een volledig verschil en een volledige gelijkheid. Zij kunnen dus een zeker aantal genen gemeenschappelijk hebben, wisselend tussen 0 en 100% van het genoom. Laat ons eens veronderstellen, dat zij 70% van hun genen gemeenschappelijk hebben. Dit betekent dat de base-opeenvolging in de beide chromosomen A en B dezelfde zal zijn over 70% van de totale lengte. Wanneer wij nu die chromosomen isoleren, fragmenteren, in dezelfde oplossing bij elkaar brengen, eerst verwarmen tot ca 100°C om de twee strengen te scheiden en ze dan wederom een helix laten vormen, dan zullen niet alleen de helix-fragmenten van A en B terug gevormd worden, maar ook de gelijke, complementaire strengen van A en B zullen zich verenigen in een DNA-hybride A-B.

Er zijn verschillende middelen om deze hybride exclusief aan te tonen en kwantitatief te meten.

De oudste methode bestond er in, één der DNA-soorten te merken met zware isotopen (deuterium en ^{15}N) en de gevormde hybride in een caesiumchloride-gradient te scheiden. Deze methode is te omslachtig, te duur en de resultaten zijn principieel te laag. Wij kunnen ze niet aanbevelen. Veel beter is een andere techniek, waarin de niet-gemerkte enkelstrengige DNA van A wordt vastgelegd op een vaste drager (agar of nitrocellulose-filter) en gemengd met radioactief enkelstrengig DNA van B. De gebonden, half-radioactieve hybride kan gemeten worden, ofwel na uitwassen van de agar, ofwel door rechtstreekse scintillatiemetingen van het filter. Naar onze ervaring is de beste uitvoering een combinatie van de filtermethode volgens Legault *et al.* (1967) met competitie-DNA (Hoyer, 1964). Ze is betrouwbaar, reproduceerbaar, eenvoudig en geschikt voor

routine-onderzoek. Ze heeft als nadelen, dat men radioactief DNA moet bereiden en dat alle vergelijkingen geschieden ten opzichte van dezelfde radioactieve referentie-stam, wat het aantal combinaties aanzienlijk beperkt. In het laboratorium in Gent werd daarom een volledig nieuwe methode ontworpen, waarvoor alleen gewoon, ongemerkt DNA nodig is en de hybridisatie tussen ieder gewenst stel van DNA-typen kan worden uitgevoerd. Deze methode berust op spectrofotometrische bepalingen van reactiesnelheden. De graad van gelijkheid tussen de chromosomen A en B, uitgedrukt in % van hun totale lengte, wordt de DNA-homologie genoemd. Voor een meer uitvoerige bespreking van de resultaten kan naar recente overzichtsartikelen worden verwezen (De Ley, 1967, 1968). Met een korte samenvatting moge hier worden volstaan.

De eerste verrassing komt reeds op het species-vlak. DNA-homologie in verschillende species is niet eenvormig. Verschillende stammen behoren tot de species *Escherichia coli* vertonen 90–100% DNA-homologie. Hetzelfde geldt voor verschillende stammen behorende tot *Salmonella typhimurium*. Dit zou men intuïtief verwachten uit de orthodoxe systematiek. Maar verschillende stammen behorende tot het species *Agrobacterium tumefaciens* (allen 'crown-gall' bacteriën) hebben sterk uiteenlopende chromosomen: de homologie varieert tussen 45 en 100% (fig. 1).

Beschouwen we daartegenover het zogenaamde genus *Xanthomonas*, dat omstreeks 60 verschillende species zou bevatten, dan blijkt dat deze species fenotypisch nagenoeg niet van elkaar te onderscheiden zijn: hun differentiatie berust bijna uitsluitend op de gastheer waaruit ze werden geïsoleerd. Hun DNA-homologie echter varieert tussen 50 en 100%. De

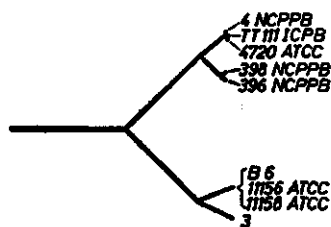


Fig. 1 DNA-homologie tussen verschillende stammen van de 'crown-gall'-bacteriën *Agrobacterium tumefaciens* (De Ley, Cattoir en Reynaerts, onuitgegeven). Ieder chromosoom is als een gebroken lijn van dezelfde totale lengte voorgesteld. Homologe delen vallen samen. De stamnummers zijn bovenaan weergegeven. Voorbeeld: stam 398 en 396 zijn 97% homoloog; deze groep is 86% homoloog met het TT₁₁₁-groepje en 45% homoloog met de B6-3 groep, enz.

uitstekende overeenstemming tussen de resultaten van DNA-hybridisatie (De Ley *et al.*, 1966) en numerieke analyse (Lelliott, 1967) in deze groep is treffend. Het lijkt niet langer gerechtvaardigd zoveel verschillende species te handhaven in *Xanthomonas* op grond van zo kleine fenotypische verschillen. Het zou veel beter zijn, slechts één species te behouden. Daaruit kan men leren, dat het species-begrip grondig doorvorst zal moeten worden.

Ook op het niveau van de genera wacht nog enorm veel werk. De onderzoekers uit het Carnegie Instituut in Washington hebben aangetoond, dat de homologie tussen *Escherichia coli* en *Shigella* met 70% zeer hoog is. In het laboratorium in Gent (Heberlein *et al.*, 1967) werd bewezen, dat de genera *Agrobacterium* en *Rhizobium* (alleen de leguminosarum- en meliloti-groepen) nauw verwant zijn en liefst in één genus moeten worden ondergebracht. Daarentegen is de japonicum-groep van *Rhizobium* duidelijk daarvan verwijderd en dient waarschijnlijk als een nieuw genus afzonderlijk te bestaan.

Met deze enkele voorbeelden van de taxonomische mogelijkheden van deze methoden moge worden volstaan.

Tenslotte dient er nog op gewezen te worden, dat de verdiensten van de hybridisatie-technieken ook nog op een geheel ander vlak liggen. Wanneer twee organismen een gelijk deel in hun respectievelijke chromosomen bezitten, betekent dit, dat zij van een gemeenschappelijke voorouder afstammen, waarvan zij beide dit deel nog als erfstuk behielden. Verwantschappen zoals voorgesteld in fig. 1 zijn dus tevens evolutie-stambomen.

Het informatie-gehalte van bacteriële chromosomen Niet alle bacteriële chromosomen zijn even groot. *Mycoplasma*-DNA met een moleculair gewicht van $0,4 \times 10^9$ behoort tot de kleinste en *Serratia* met $4,2 \times 10^9$ tot de grootste, nu bekend. *Mycoplasma* kan ongeveer $0,4 \times 10^9 / 663 \times 1500 = 400$ cistronen bevatten en *Serratia* ongeveer 4000. Men ziet daaruit, dat het van belang is de grootte van het genoom te kennen om de mogelijkheden van het fenotypisch potentieel te kunnen schatten.

Er zijn verschillende methoden om deze grootte te meten. In de chemische procedure bepaalt men de hoeveelheid DNA per bacteriën-nucleïde. In de electronenmicroscopische methode wordt de lengte van een ontrafeld DNA gemeten en daaruit het moleculair gewicht berekend. Volgens een onuitgegeven methode bepaalt men in Gent het moleculair gewicht uit renaturatiesnelheden. Enkele typische resultaten geeft fig. 2.

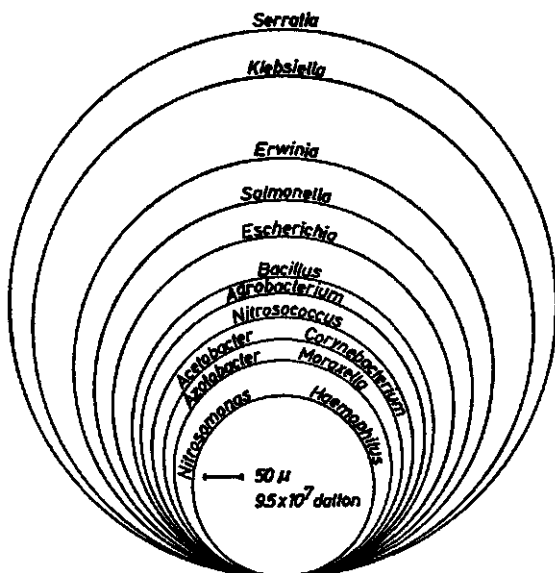


Fig. 2 Afmetingen op schaal van chromosomen van verschillende bacteriëngenera, bepaald uit de 'renaturatie kinetiek' (Gillis en De Ley, onuitgegeven). Ieder chromosoom is in zijn circulaire toestand weergegeven.

Zo kon worden aangetoond, dat *Nitrosomonas* ($1,4 \times 10^9$ dalton) genetisch aanzienlijk verschillend moet zijn van *Nitrosococcus* (2×10^9).

Naar een nieuwe bacterien-systematiek

Uit het bovengaand betoog blijkt wel duidelijk, dat de systematiek der bacteriën aan het begin staat van een grondige verbetering. De technieken ervoor schijnen gereed te zijn. Men gaat nu door een eerste fase waar de DNA-baseverhoudingen van talrijke bacteriën worden bepaald, hun fenotypische en genotypische verwantschap wordt onderzocht respectievelijk met de numerieke analyse en de techniek der DNA-hybridisatie. Deze ontwikkeling zal vermoedelijk een tiental jaren in beslag nemen. Daaruit zal een soort van reusachtige verwantschapsboom groeien, waarvan iedere bacteriestam een eindstandig takje is. Dit zal terzelfdertijd de evolutieve stamboom der bacteriën zijn. Dit zijn de koude feiten, waarover geen betwisting mogelijk zal zijn.

Dan komt waarschijnlijk de moeilijkste opgave: de nomenclaturale herindeling in species, genera, families, etc. Vermoedelijk zullen vele antagonistische meningen naar voren komen die alleen maar door internationale overeenkomst beslecht kunnen worden. De ervaring heeft geleerd, dat de nomenclatuur heel dikwijls een zeer delicaat aspect is van de systematiek. Er zal beslecht moeten worden, op welk niveau van homologie en similariteit de verschillende taxa zullen worden onderscheiden en of dezelfde grenzen zullen worden gebruikt voor de verschillende groepen. Nieuwe, nog te ontdekken bacteriëngroepen zullen gemakkelijker hun juiste taxonomische plaats vinden door genotypische en fenotypische vergelijking met andere groepen in hetzelfde % GC-gebied. Ook de identificatie van verse isolaten zal gemakkelijker worden. Het zal volstaan eerst microscopisch te bevestigen dat men met bacteriën te doen heeft, gevolgd door een % GC-bepaling. Dit zal de keus tot weinig genera beperken, waartussen verder gemakkelijk onderscheid kan gemaakt worden door enkele fenotypische kenmerken. Dit wordt geïllustreerd in fig. 3 met de % GC-gebieden van verschillende genera van Gram-positieve bacteriën.

Tenslotte mag hier wel een praktisch probleem worden aangesneden dat door sommige taxonomen als kritiek tegen de moderne opvattingen wordt opgeworpen.

De huidige systematiek van bacteriën is hoofdzakelijk een determinatief systeem om de praktiserende taxonoom toe te laten, verschillende stammen duidelijk van elkaar te onderscheiden. Men kan inzien en begrijpen, dat de practicus graag de nadruk legt op het (weliswaar zeer kleine) verschil tussen bijvoorbeeld *Xanthomonas juglandis* en *X. tamarindi*. De vrees wordt geopperd, dat numerieke en moleculaire taxonomie deze verschillen zullen laten verdwijnen door alle huidige species van *Xanthomonas* in één soort onder te brengen. Enerzijds moet men de bacteriënsystematiek op een betere biologische basis grondvesten en haar van willekeur en empirie ontdoen; anderzijds moet het een systeem blijven dat evengoed door de practicus te gebruiken is. De nomenclatuur is echter de dienaar en niet de meester van de systematiek. Om bij het voorbeeld van *Xanthomonas* te blijven: er kan zowel aan de biologische basis als aan de praktische verzuchtingen voldaan worden, door de orthodoxe species-namen tot variëteiten te degraderen, en te spreken van *Xanthomonas campestris* var. *juglandis*, *X. campestris* var. *tamarindi*, enz. Sommige taxonomen zouden zover willen gaan om twee systematieken te maken, één louter fylogenetisch en een andere louter praktisch. Dit zou

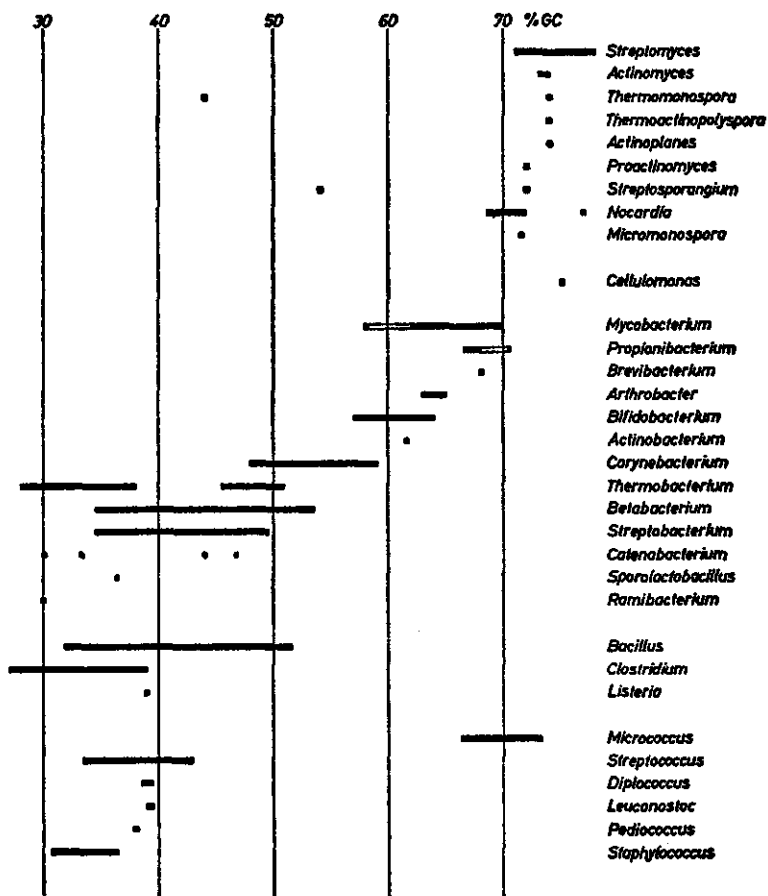


Fig. 3 De % GC-gebieden van verschillende genera van Gram-positieve bacteriën. De spreiding is aanzienlijk. Genera die meer dan 20% GC van elkaar verwijderd zijn kunnen niet verwant zijn. Stammen die ver verwijderd zijn van de hoofdgroep van een genus (zoals Thermomonospora) werden verkeerd gerangschikt. De genetische positie van een onbekende Gram-positieve bacterie kan door een % GC-bepaling snel tot enkele mogelijkheden worden beperkt (Uit: De Ley 1967).

echter twee namen voor hetzelfde organismen kunnen betekenen en de dialoog tussen de twee richtingen zeker niet vergemakkelijken.

De bruikbaarheid van gedragskenmerken voor de zoölogische systematiek

PROF. DR. G. P. BAERENDS

Inleiding

Mijn eerste confrontatie met het onderhavige probleem betrof het 'raadsel van de Kleine Rupsendoder'. In een periode waarin ik vrijwel elke zonnige zomerdag van 8 uur 's morgens tot 6 uur 's avonds op een Veluws heidepaadje het gedrag bekeek van een met rupsen provianderende graafwespssoort die ik *Ammophila campestris* noemde (Baerends en Van Roon 1939; Baerends, 1941), verscheen er in de Levende Natuur (1939, p. 348) een korte mededeling van Adriaanse, waarin deze een wijze van nestsluiten van *Ammophila campestris* beschreef, die ik bij 'mijn' wespen nooit had waargenomen en die ook niet in de literatuur was vermeld.

Zowel de wespen welke door Adriaanse als die welke door mij waren waargenomen maakten een nest met één enkele cel op ongeveer 3 cm diepte, die door een omstreeks 0.5 cm wijde schacht met de oppervlakte was verbonden (fig. 1a). Wanneer de wespen het nest verlieten, sloten zij het met een 'hoofdsluitkluitje', dat zorgvuldig op grootte werd uitgezocht en halverwege in de tunnel werd vastgeklemd (fig. 1b). Mijn wespen brachten op dat kluitje andere kluitjes aan, die zij in de nestomgeving zochten en tenslotte vulden ze het bovenste deel van de tunnel op met bijengeharkt zand. De wespen van Adriaanse echter groeven, nadat zij het 'hoofdsluitkluitje' hadden aangebracht, een putje vlak naast de schacht (fig. 1c). Het zand daaruit werd in de schacht op het 'hoofdsluitkluitje' gestort, (fig. 1f, g). Wanneer deze wespen het nest verlieten, was de toegang met dit materiaal geheel gesloten en door harken onzichtbaar gemaakt. De 'groeve' bleef echter open (fig. 1h).

De eerste gedachte, was, dat het maken van de groeve een aanpassing zou zijn aan een milieu waarin geschikte sluitkluitjes ontbraken (Adriaanse, 1943, 1944). Er waren inderdaad verschillen te vinden in de oppervlaktestructuur van de paadjes op de Veluwe en van de plaats in de buurt van

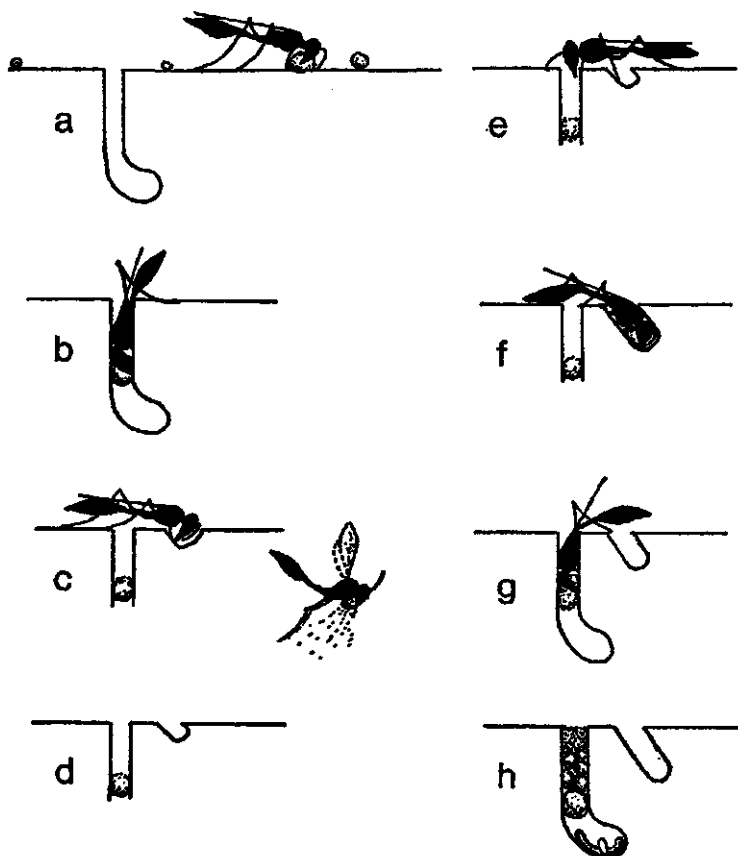


Fig. 1 De nestsluiting bij *Ammophila campestris*. Na voltooiing van het nest zoekt de wesp een kluitje, dat de geschikte grootte heeft om in het nest te worden vastgeklemd (a, b). Vervolgens wordt een groeve gemaakt, waaruit het verdere sluitmateriaal word gedolven (c). Hierbij wordt het uitgegraven materiaal tijdens een korte vlucht verstrooid (d): bij terugkeer van deze vlucht wendt de wesp zich eerst naar de nestopening (e). Zodra de schacht diep genoeg is om klonterig materiaal op te leveren (f), wordt dit op de sluitprop gebracht (g). Als de wesp het nest verlaat, waarin zich proviand met een ei of larve bevindt, harkt zij fijn zand op de kluitjes; de groeve blijft open liggen (h). Wordt het nest later voor bijvoeren geopend, dan dient de groeve als tijdelijk depot voor het sluitmateriaal. De handelingen a en b zijn gelijk aan die van *A. adriaansei*.

Tilburg waar Adriaanse zijn wespen bestudeerde. Toch leken deze verschillen in het milieu onvoldoende om het verschil in gedrag bevredigend te verklaren. Adriaanse breidde daarom zijn waarnemingen uit en ging (zoals ik had gedaan) wespen individueel merken. Toen kwamen spoedig andere verschillen naar voren. De wespen van Adriaanse begonnen hun activiteiten omstreeks half mei en beëindigden ze begin augustus; mijn wespen verschenen pas begin juni, maar bleven nog tot in de eerste week van september actief. Bij nauwkeuriger bekijken van de prooi bleek, dat de wespen van Adriaanse uitsluitend met bladwesplarven proviandeerden, die van mij met rupsen. Tenslotte bleek het broedzorgsysteem van de Tilburgse wespen geheel verschillend van dat van mijn Veluwse. De Veluwse verzorgden hun nest in drie fasen: een eerste fase waarin het nest werd gegraven, de eerste rups werd gebracht en het ei werd gelegd; een tweede fase waarin na een inspectiebezoek één of twee rupsen werden gebracht, indien tenminste het ei was uitgekomen; een derde fase waarin na een inspectiebezoek een grotere hoeveelheid rupsen werd aangevoerd, die afhankelijk was van de grootte van de larve en de nog aanwezige voedselvoorraad. Een fase in één nest werd telkens afgewisseld door een fase in een ander nest (fig. 2). Daarentegen vond Adriaanse dat zijn Tilburgse wespen slechts één nest tegelijk verzorgden en pas aan een volgend nest begonnen als zij de proviandering van een vorig nest geheel hadden voltooid (fig. 3). De combinatie van gedragskenmerken was bij elk individu steeds dezelfde, zodat wij meenden te moeten besluiten, dat het hier om twee soorten ging, hoewel het ons niet was gelukt verschillen in bouw of structuur aan te tonen (Adriaanse en Baerends, 1944; Adriaanse, 1948). Inmiddels was echter Wilcke (1945) door een structuurmorfologische studie van in Nederland voorkomende *Ammophila*-soorten tot de conclusie gekomen, dat er twee soorten kleine rupsendoders moesten worden onderscheiden: een soort waarbij de lange beharing op de kop licht gekleurd is en een soort waarbij deze beharing zwart is. Verder bleek er verschil in de textuur van het propodaeum (een veld in het mediale segment van de thorax) te bestaan. De ♂♂ van beide soorten onderscheidden zich bovendien in enkele details van het kleurpatroon op de achterlijfsteel. Wilcke kwam tot de conclusie, dat aan de door Adriaanse waargenomen wespen de naam *Ammophila campestris* toekwam. Aan de soort welke ik had waargenomen, diende volgens Wilcke een nieuwe naam te worden gegeven; hij doopte deze soort *Ammophila adriaansei*. Ongeveer in dezelfde tijd zag ook Richards (1946) de noodzaak in twee soorten te onderscheiden; hij pleitte echter op grond van prioriteit voor het gebruik

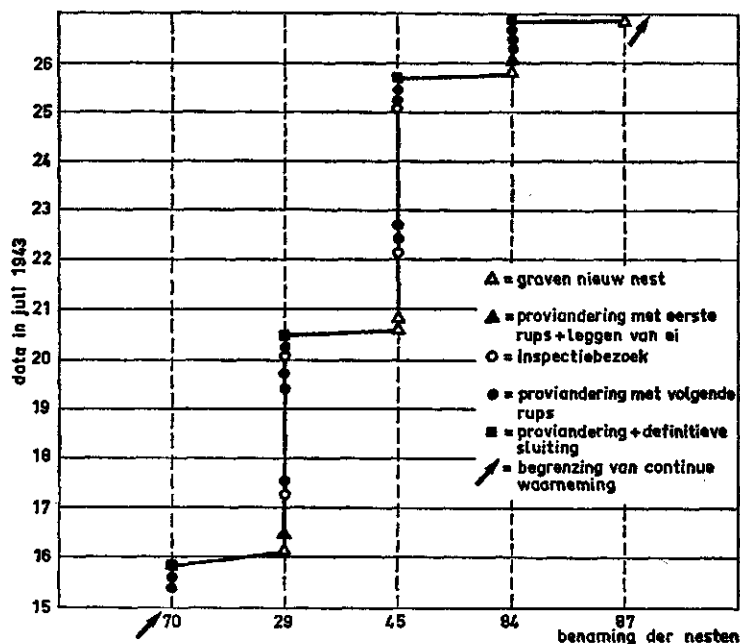
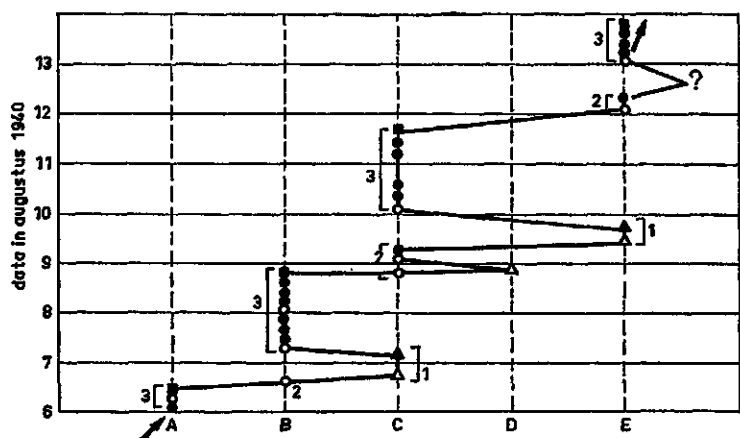


Fig. 2 (boven) Schema van de nestverzorging van *A. adriaansei* (in de fasen 1, 2 en 3). Bij (?) verzorgde de wesp een nest buiten het waarnemingsgebied.
 Fig. 3 (onder) Schema van de nestverzorging van *A. campestris*.

van de naam *Ammophila pubescens* voor de door mij waargenomen soort. Bovendien vond hij nog een structuurverschil in de betanding van de mandibels van de ♀♀. Men mag uit dit voorbeeld concluderen, dat voor de onderscheiding van de beide soorten zowel structuurkenmerken als gedragskenmerken bruikbaar kunnen zijn. De gedragsverschillen zijn in dit geval ongetwijfeld meer spectaculair dan de structuurverschillen; het vaststellen ervan heeft echter veel tijd gekost.

Soorten van gedragskenmerken

Het boven behandelde voorbeeld leent zich goed ter inleiding, omdat het alle aspecten van het gedrag toont, die systematisch bruikbare kenmerken kunnen opleveren. Een nadere beschouwing van de gedragskenmerken is nu gewenst. Daarbij moet onderscheid worden gemaakt tussen kenmerken die op sensorische mechanismen berusten en dus het waarnemingsvermogen betreffen, en kenmerken die uit activiteiten van spieren bestaan en dus door motorische mechanismen tot stand komen.

Sensorische gedragsmechanismen Twee van de bij *Ammophila* gevonden gedragskenmerken, de verschillen in voortplantingsseizoen en in prooi-soort, moeten op specifieke selectieve sensorische mechanismen berusten. Voor deze wespen is niet bekend, waarop het mechanisme berust waardoor het begin van het seizoen wordt bepaald. Voor een ander voorbeeld echter, de mezen, weet men dat het lengen der dagen het rijpingsproces in gang zet. Koolmees, Zwarte mees en Kuifmees verschillen van elkaar in broedseizoen, waarschijnlijk doordat hun rijpingsproces bij een andere daglengte begint of doordat het verschillend snel verloopt. Bij de drie soorten is echter het rijpingsproces in dezelfde mate van de temperatuur afhankelijk. In een koud voorjaar (1926) en op hogere breedten (Skandinavië) treedt daarom het seizoen later in, dan in een warm voorjaar (1929) en op lagere breedte (Nederland). De onderlinge verschillen in seizoen tussen de soorten blijven daarbij gelijk (fig. 4, Lack, 1954).

Een ander voorbeeld levert de haring. Hiervan kunnen in de zeeën ten noordwesten van Europa verschillende rassen worden onderscheiden en de specifieke voortplantingstijd is daarvoor een zeer belangrijk kenmerk (Hodgson, 1936; Schnakenbeck, 1936).

Ook de keuze van de prooi-soort kan een belangrijk kenmerk zijn. Zo heeft Evans (1963) in zijn fylogenetische beschouwingen over graafwespen er op gewezen, dat vele taxa een opvallende binding en aanpassing aan

bepaalde prooisoorten vertonen. Van 14 subfamilies en tribi van de Sphecidae is er maar één die met zijn prooien 6 insectenorden bestrijkt, bij één komen de prooien uit 4 orden, bij 3 uit 3 orden, bij 2 uit 2 orden en bij 7 slechts uit één orde. Evans laat zien, dat als de structuur van larven of

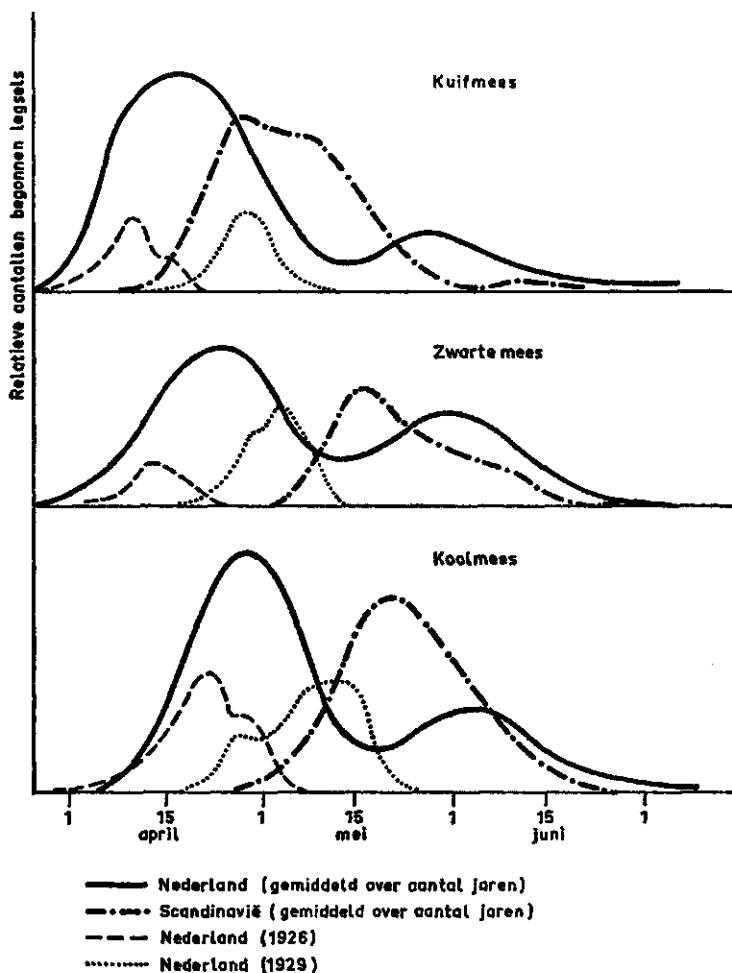


Fig. 4 Het begin van de broedperiode bij drie soorten mezen, voor twee gebieden en voor één van die gebieden in twee verschillende jaren (naar Lack, 1954).

images aanleiding geeft tot het onderscheiden van een apart tribus of genus, deze groepen taxa meestal ook gekenmerkt zijn door een eigen prooi-soort.

De specificiteit van het seizoen en van de prooi komen tot stand door sensorische mechanismen in zintuigen en zenuwstelsel die de binnenkomende prikkels, die een bepaalde gedraging kunnen opwekken, identificeren en meten om vervolgens het motorische systeem van de gedraging in gang zetten in een mate die van de totale waarde der ontvangen informatie afhangt. Zulke zg. deblokkerende mechanismen heeft de soort ook om het specifieke woongebied te onderscheiden, de geslachtspartner, of andere factoren die voor zijn voortbestaan noodzakelijk zijn. Als voorbeeld kunnen hier nog worden genoemd: de voorkeur van sommige insecten voor bepaalde voedselplanten, de reactie van trekkende zalmen op water uit hun eigen geboortegebied en het vinden van de specifieke gastheer door een parasiet; voorbeelden die alle de grote mate van selectiviteit aantonen, welke door deze informatieverwerkende mechanismen mogelijk wordt.

Motorische gedragsmechanismen De twee andere gedragskenmerken van *Ammophila campestris*, de wijze waarop de wesp het nest sluit en het systeem dat hij bij het bijvoeren volgt zijn motorische gedragspatronen, die door de boven genoemde informatie-verwerkende mechanismen in gang kunnen worden gezet. Aan de erkenning van de betekenis van dit soort kenmerken is onverbrekkelijk de naam van Lorenz verbonden, vooral door het boeiende pleidooi dat hij ervoor heeft gehouden in zijn in 1935 verschenen "Der Kumpan in der Umwelt des Vogels". Eerder hadden anderen deze kenmerken gebruikt; hij noemt zelf Whitman en Heinroth; en men zou daaraan nog een aantal pioniers van het onderzoek van insectengedrag (Fabre, Ferton, Peckham) kunnen toevoegen.

De motorische mechanismen, die als systematische kenmerken worden gebruikt, kunnen van verschillend integratieniveau (d.w.z. van verschillende mate van complexiteit) zijn. Het laagste integratieniveau, dat gewoonlijk wordt gebruikt, omvat de bewegingen die zich in het gedrag van een dier als natuurlijke eenheden voordoen; zoals de slaaphouding van een vogel, het hinneken van een paard, de kwispeldans van een bij, de zig-zag dans van een stekelbaars, de paalhouding van een roerdomp of de snapbeweging waarmee bij de blauwe reiger het ♂ een ♀ dichterbij lokt en toestaat om op zijn nest te komen. Deze bewegingen kunnen meestal nog

weer in eenvoudiger onderdelen worden gesplitst, maar daar deze in het algemeen niet zelfstandig voorkomen, worden zij zelden als systematische kenmerken gebruikt. Lorenz heeft voor de 'natuurlijke' eenheden de term 'Erbkoordination' ingevoerd. Wij zouden dit niet als 'erfelijk', maar als gefixeerd' gedragspatroon willen vertalen om – zoals later zal worden uiteengezet – een overijde uitspraak over de mate van erfelijkheid van deze patronen te voorkomen. Verschillen in gefixeerde patronen tussen soorten zijn uit diverse diergroepen bekend. Zo heeft Hunsaker (1962) bij

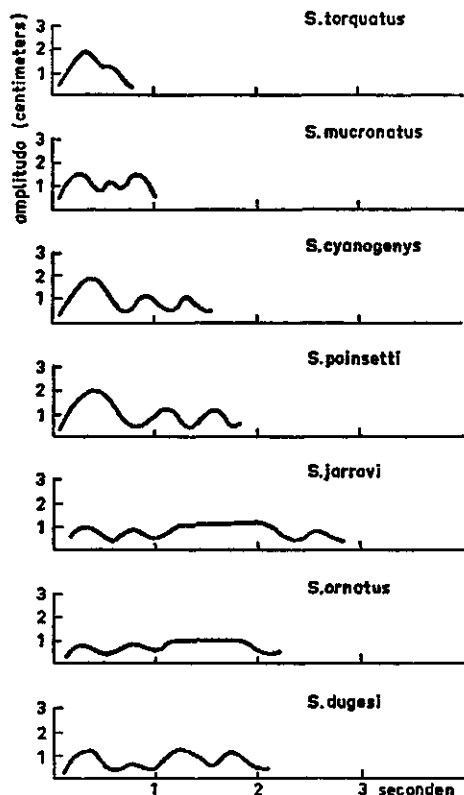


Fig. 5 Uit filmbeeldjes gereconstrueerde kopknikpatronen van verschillende soorten hagedissen uit de *Sceloporus torquatus*-groep. Dit soortspecifieke kopknik-sigitaal wordt gegeven wanneer een hagedis een andere hagedis in zijn omgeving opmerkt. De verticale beweging is door amplitudo, tempo en duur gekarakteriseerd (naar Hunsaker, 1962).

een aantal soorten van het Amerikaanse hagedissengen^{us} *Sceloporus* de in de balts voorkomende kopknikbeweging geregistreerd en daarbij specifieke verschillen in hun ruimte-tijd patronen gevonden (fig. 5). De voor vele diersoorten kenmerkende vocalisaties zijn het resultaat van telkens weer andere specifieke combinaties van spierbewegingen. Aan de vogelzang herkennen de ornithologen de vogels en de vogels elkaar (Thorpe, 1961). Faber (1929, 1932) was een pionier op het gebied van het gebruik van geluiden voor de systematiek van sprinkhanen. Perdeck (1957) vond, dat de nauw verwante en als dubbelgangersoorten levende sprinkhanen *Chorthippus brunneus* en *Chorthippus biguttulus* in hoofdzaak verschillen in het patroon van hun getsirp, wat een ethologische barrière tegen hybridisatie vormt. Bij het horen van de soorteigen zang richten de dieren zich beter op elkaar, gaat het ♂ sneller bewegen, nemen zijn copulatiepogingen toe en is het ♀ meer geneigd de copulatie toe te laten. Bij padden hebben A. P. Blair (1941) en W. F. Blair (1955, 1958) verschillen in de paringsroep gebruikt voor het onderscheid van soorten en populaties: soms bleek de lokroep tussen populaties van nauw verwante vormen in hetzelfde gebied meer te verschillen, dan tussen geografisch gescheiden populaties van diezelfde vormen (fig. 6). Dit pleit er voor, dat bij het sympatrisch voorkomen van verschillende vormen de divergentie in de lokroepen wordt vergroot.

Steeds zijn in de organisatie van het gedrag een aantal vaste patronen door overkoepelende coördinerende mechanismen tot systemen gecombineerd. Vaak hebben deze hogere integratieniveaus voldoende specificiteit voor gebruik als systematisch kenmerk. Het regulatiesysteem van de broedverzorging van de beide *Ammophila*-soorten was er een voorbeeld van. Letterlijk tastbare voorbeelden vindt men in de vormen van nesten, daar deze het resultaat zijn van de coördinatie van een aantal gefixeerde patronen. De nestvorm is voor vele groepen van vogels karakteristiek (bijv. weervogels; Collias & Collias, 1964); de nesten van termieten zijn door Emerson (1956, 1958) als systematische kenmerken gebruikt, die van wespen (Vespidae) door Van der Vecht (1967). Ook de opbouw van ceremoniën, waarmee rivalen worden bedreigd of partners worden gelokt, en die door integratie van verschillende gedragssystemen tot stand komen kunnen vaak als kenmerken van een taxon worden gebruikt.

Voorwaarden waaraan gedragskenmerken moeten voldoen

Toch dient men bij het gebruik van gedragskenmerken in de zoölogische

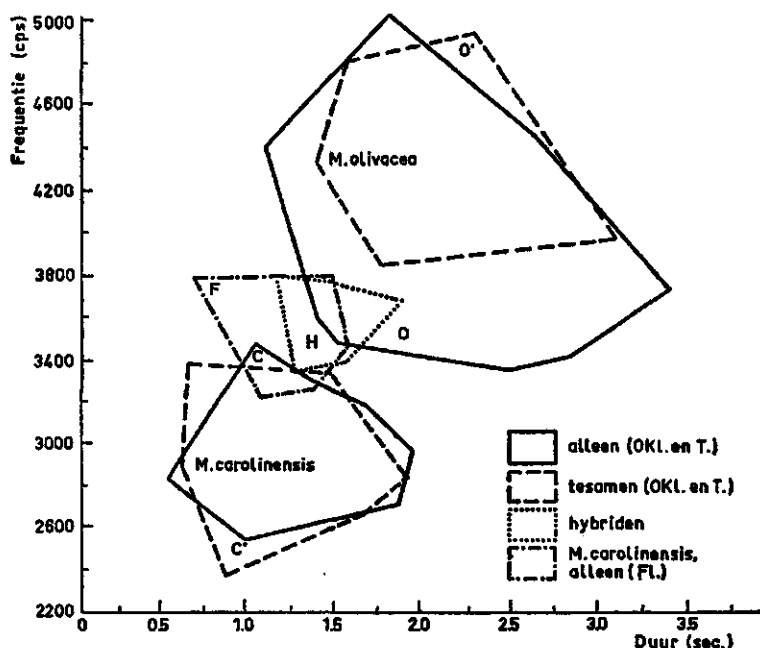


Fig. 6 Karakteristieken van de geluiden (duur en frequentie in het midden van de geluidsband) van *Microhyla olivacea* en *M. carolinensis*, voorkomend in Oklahoma en Texas in een zone waarin hun verspreidingsgebieden elkaar overlappen (C' en O') en in gebieden ten oosten en westen van deze zone, waar zij ieder alleen voorkomen (C en O). De vermoedelijke hybride tussen beide heeft de karakteristiek H . In het van dit gebied geïsoleerd gelegen Florida waar *M. olivacea* niet voorkomt heeft *M. carolinensis* een karakteristiek, die minder sterk van die van *M. olivacea* afwijkt. Kans op gezamenlijk voorkomen gaat dus gepaard met divergentie van de geluiden (naar Blair, 1955).

systematiek voorzichtig te zijn. Om hun bruikbaarheid te beoordelen is een nauwkeurige studie van hun aard nodig. Ze moeten in ieder geval aan twee voorwaarden voldoen: het verschil tussen de te vergelijken kenmerken moet op verschil in genen berusten en de kenmerken moeten als homoloog kunnen worden beschouwd.

Genetische basis Voor een aantal vaste patronen is de genetische basis van het gedrag door kruisingen en terugkruisingen aangetoond. Zo komen bij de Honingbij rassen voor waarvan de werksters, als een larve is

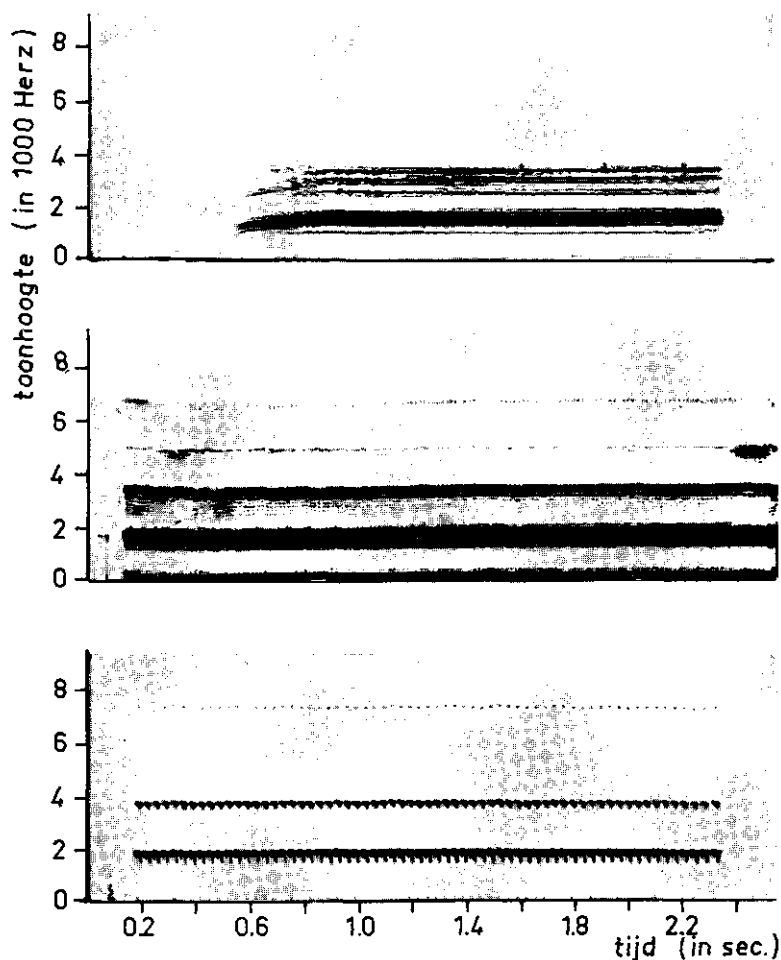


Fig. 7 Geluiden van twee soorten padden en van een kruising tussen deze soorten. Boven: *Bufo woodhousei*; onder: *Bufo cimericanus*; midden: hybride. De hybride vertoont karakteristieken van beide soorten (naar Blair, 1956).

gestorven, de cel openen en het kadaver verwijderen (z.g. hygiënische rassen) en andere waarbij een dergelijke cel wordt genegeerd (onhygiënische rassen). Onderzoek van Rothernbuhler (1964a, b) heeft het waarschijnlijk gemaakt, dat er een allelenpaar is voor het openen van de cel en een ander voor het verwijderen van de larve. Bij terugkruising van de hybriden met het hygiënische ras traden in gelijke aantallen bijen op die (a) de cellen openden, maar de dode larven negeerden, (b) geen cellen openden maar, als de experimentator dit deed, wel de dode larven verwijderden, (c) geen cellen openden en ook geen dode larven uit al geopende cellen verwijderden, (d) cellen openden en dode larven verwijderden.

Genetische verschillen tussen geluiden van verwante vormen zijn o.a. aangetoond voor *Gryllus*-soorten (Von Hörmann-Heck, 1957), voor de bovengenoemde *Chortippus*-soorten (Perdeck, 1957) en voor verscheidene padden (fig. 7, Blair, 1956). Als ander voorbeeld moet hier worden vermeld het door Dilger (1962) onderzochte verschil in de wijze waarop de Afrikaanse parkieten *Agapornis roseicollis* en *A. fischeri* nestmateriaal vervoeren. Eerstgenoemde vervoert het nestmateriaal, zoals losgescheurde repen boomschors, door het tussen de veren van het onderste deel van de rug te steken, laatstgenoemde draagt het in de bek. De kruising tussen beide soorten trachtte beide methoden toe te passen, maar op uiterst gebrekkige wijze: vervoer in de rugveren bleek onmogelijk, vervoer in de bek lukte af en toe. Pas na enkele jaren leerden deze vogels het vervoer in de bek goed uit te voeren en de pogingen om materiaal tussen de veren te steken na te laten.

Naast inzicht in de genetische basis van een gedraging dient men vaak ook een beeld te hebben van de vormingsweg of morfogenese, d.w.z. van de wijze waarop de in de genen gecodeerde informatie leidt tot de ontwikkeling van een gedragsvorm in het individu.

Lorenz heeft steeds betoogd dat gefixeerde gedragspatronen zijn aangeboren. Hierop is vooral kritiek gekomen vanuit de Amerikaanse psychologie, die tot voor kort bij voorkeur uitging van het tegenovergestelde standpunt, n.l. dat gedrag weinig of geen genetische basis heeft, maar hoofdzakelijk door leerprocessen ('conditioning') tot stand komt. Zoals gewoonlijk ligt ook hier de waarheid in het midden. Lorenz heeft gelijk, wanneer hij van soort-specifiek gedrag spreekt. Er zijn tal van gedragingen bekend, waarvan zowel de sensorische als de motorische gedragskenmerken binnen het beschouwde taxon, eenzelfde mate van overeenstemming vertonen als de organomorphologische kenmerken. Bestudeert men echter de ontogenie van deze kenmerken (dus de ontwikkeling ervan

in de loop van het leven van het individu,) dan blijkt vaak, dat aan de totstandkoming van de uiteindelijke vorm van het gedrag zoals dit als kenmerk wordt gebruikt, verwerking van ervaring met uitwendige en inwendige prikkels, dus leren, belangrijk heeft bijgedragen. Dat deze leerprocessen onder normale omstandigheden tot een stereotiep resultaat leiden komt omdat genetisch is vastgelegd ('geprogrammeerd'), of en wanneer iets wordt geleerd. De betreffende leerprocessen zijn vaak aan een gevoelige periode gebonden en soms weinig reversibel ('inprenten'). Het best onderzocht is in dit opzicht de vogelzang. Zo geldt voor onze Vink, *Fringilla coelebs* (Thorpe, 1961), dat het ritme van de zang door de genen wordt bepaald, zonder ervaring met zang van andere individuen. De nuancering in de toonhoogten, die samen met het ritme de melodie oplevert, moet hij echter van soortgenoten leren. Daarbij is genetisch vastgelegd, dat hij de zang van soortgenoten als voorbeeld neemt. Konishi (1965) heeft voor de 'white-crowned sparrow', *Zonotrichia leucophrys*, aangetoond, dat hierbij voordat de vogel zingen kan een zangbeeld in het geheugen, wordt vastgelegd en dat pas later de vogel er naar gaat streven dit zangbeeld motorisch uit te voeren. Wanneer de vink omstreeks een jaar oud is komt aan het leerproces een eind; de zang is dan een gefixeerd patroon geworden.

Een geprogrammeerde integratie van leerprocessen in de ontwikkeling van een gedragsvorm is waarschijnlijk eerder regel dan uitzondering. Zo zou de voorkeur die sommige insecten voor bepaalde voedselplanten hebben, er op kunnen berusten dat, tijdens de eerste dagen van de voedselopname van de larve, het waarnemingsvermogen afstompt voor specifieke stoffen in deze planten die in het algemeen insecten afschrikken. De mogelijkheid bestaat, dat dit leer-resultaat in de imago blijft bestaan (Schoonhoven, pers. med.).

Bij eendensoorten met sexuele dimorfie heeft Schutz (1965) aangetoond dat de kennis, die mannetjes hebben van hun vrouwelijke soortgenoten, grotendeels verworven is door een leerproces gedurende de periode waarin de jongen door de moeder werden geleid, kort nadat ze het ei hadden verlaten. Daarentegen berust de kennis die het ♀ heeft van het bonte voortplantingskleed van het volwassen ♂ niet op een leerproces; deze kennis wordt op een nog onbekende wijze door de genen bepaald, zonder tussenkomst van ervaring met het adequate object.

In wezen verloopt de ontwikkeling van een structuurkenmerk op dezelfde wijze: slechts een deel ervan wordt rechtstreeks door de genen bepaald, de rest is geprogrammeerd in de reeks van inductieprocessen, die

aan de morfogenese van een orgaan ten grondslag liggen. De door de genen geprogrammeerde irreversibele leerprocessen kan men als analoga van deze inductieprocessen opvatten. Dat zulke leerprocessen bij het tot stand komen van een gedragsvorm een rol hebben gespeeld is dus geen principieel bezwaar tegen het gebruik ervan als taxonomisch kenmerk. Men kan zich echter wel afvragen, of een gefixeerd gedragspatroon, in de ontogenie waarvan leerprocessen een belangrijke rol spelen, voor taxonomisch gebruik niet te riskant is. Immers, de kans op een 'verkeerd' leerproces, waardoor een individu te gronde gaat, is waarschijnlijk kleiner dan de kans op een verkeerde inductie die lethaal is. Men zou zich kunnen voorstellen, dat tijdens de trek een vogel terecht komt tussen soortgenoten van een andere populatie, bij die populatie blijft, en ook het zingen van die andere populatie leert. Een vergelijking van de zangpatronen zou dan niet meer kunnen leiden tot het vaststellen van zijn genetische herkomst. Löhrl (1963) gebruikt dan ook wel in plaats van de zang van de oude vogels de localisatieroep van jonge vogels als taxonomisch kenmerk. Deze geluiden, die het de ouders mogelijk maken de jongen te vinden, zouden namelijk, in tegenstelling tot de zang, veel minder door leerprocessen worden beïnvloed.

Eenzelfde bezwaar kan echter ook aan een structuurkenmerk kleven. Zo worden haringrassen dikwijls onderscheiden op kleine verschillen in het aantal wervels, die pas bij vergelijking van vrij grote monsters uit beide rassen aan de dag treden. Het aantal wervels hangt bovendien, binnen genetisch bepaalde grenzen, af van temperatuur en zoutgehalte van het zeewater (Wielinga, 1958; Baerends, 1963). Het werkelijke aantal wervels van een individu, wordt dan op genetische basis bepaald door de tijd waarop de haring op een bepaalde paaigrond verschijnt, via temperatuur en zoutgehalte van het water waarin hij paaït en waarin de jonge dieren opgroeien. Zouden haringen in een gebied of in een tijd paaïen, die niet eigen is aan hun ras, dan zullen de jongen een ander aantal wervels krijgen dan de ouders. Als regel paaït echter iedere haring wel op de juiste tijd op zijn geboortegrond. Bij zalmen weten wij, dat het terugkomen op de eigen paaigrond op een leerproces berust; de jonge zalmen leren kort nadat zij uit het ei zijn gekomen de specifieke geur van hun geboortegrond en vinden dat later met behulp van deze geur terug (Hasler en Wisby, 1951). De kans is dus groot dat bij de haring het structuurkenmerk wervelgetal uiteindelijk van een gedragskenmerk afhankelijk is!

Het blijkt dus, dat een vergaande analyse van een kenmerk nodig is om een beeld te krijgen van de mate waarin het door ervaringen wordt beïnv-

vloed. Het is daarom meestal praktisch onmogelijk om kenmerken uit te kiezen, die weinig ervaringsinvloed in hun morfogenese hebben.

Homologie Indien men ethologische kenmerken wil gebruiken voor beschouwingen over verwantschap tussen diersoorten moeten ze, evenals trouwens structuurkenmerken, als homoloog kunnen worden beschouwd.

De criteria daarbij komen sterk overeen met die welke bij het vergelijken van structuren gebruikelijk zijn (van der Klaauw, 1947; Remane, 1956; Baerends, 1958; Wickler, 1961, 1965b, 1967).

In de eerste plaats wordt overeenkomst in vorm gebruikt (fig. 8). Daarbij moet men zich realiseren dat de gefixeerde gedragspatronen, die men het dier ziet uitvoeren, eigenlijk uit twee nauw samenwerkende elementen bestaan: de bewegingsnorm en de variabele stuurcomponent. De eerste geeft de beweging zijn stereotiepe vorm; door de laatste wordt de handeling voortdurend aan de uitwendige omstandigheden aangepast en ontstaat een zekere variabiliteit in de uitvoering van de handeling. Voor vergelijkingen gaat het om de stereotiepe bewegingsnormen en dient (eventueel langs experimentele weg) de stuurcomponent geëlimineerd te worden. (Lorenz en Tinbergen, 1939). Wanneer blijkt, dat in vorm overeenkomende bewegingsnormen van twee diersoorten door gelijksoortige inwendige en uitwendige prikkels worden veroorzaakt, versterkt deze overeenkomst in mechanisme, een tweede criterium dus, de argumentatie ten gunste van homologie. Maar ook als dit niet het geval is, kan toch nog homologie bestaan. Er zijn namelijk aanwijzingen, dat in de loop van de evolutie eenzelfde bewegingsnorm aan nieuwe of andere inwendige en uitwendige factoren kan worden gekoppeld. Waarschijnlijk is dit vooral het geval bij gedragingen, die aanvankelijk een 'werktuigfunctie' hadden (zoals poetsbewegingen), maar in de loop van de evolutie tot communicatiemiddel zijn geworden. Zoals later zal blijken, kan inzicht in de veroorzaking en de evolutie van een handeling helpen om grote verschillen tussen handelingen op betrekkelijk geringe genetische verschillen terug te voeren. Voor het hanteren van de veroorzaking als criterium is echter een diepgaande ethologische analyse van de te vergelijken gedragingen nodig.

Een derde criterium is de plaats van een bepaalde handeling in het gedragsrepertoire van de te vergelijken diersoorten. Als voorbeelden kunnen hier worden genoemd het 'kwispelen' waarmee de ♂♂ van tropische baarzen uit het geslacht *Tilapia* de ♀♀ stimuleren wanneer zij dicht in de buurt van de nestkuil komen en het aanwijzen van de nestopening bij de

driedoornige en de tiendoornige stekelbaars.

Als een vierde criterium voor homologie kan bij structuren overeenkomst in ontogenie gelden. Dit betekent eigenlijk, dat structuren die te voorschijn worden geroepen door overeenkomstige ontwikkelingspro-

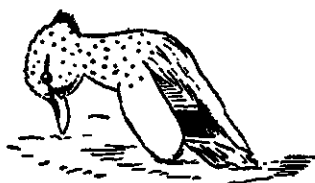
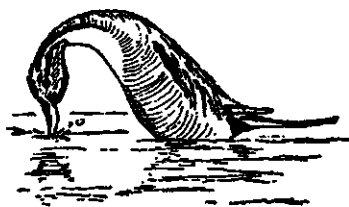


Fig. 8 Homologe handelingen: de 'Grunzpiff' bij de wilde eend, Anas platyrhynchos (boven), de pijlstaart, Anas acuta (midden), en de Chileense wintertaling, Nettion flavirostra (onder) (naar Lorenz, 1941).

cessen, in wezen dus door overeenkomstige invloeden van de genen, als homoloog kunnen worden beschouwd. Men zou dit beginsel ook op gedragingen kunnen toepassen en dus het optreden van overeenkomstige, door de genen geprogrammeerde, leerprocessen in de ontogenie van gedragingen als criteria voor homologie kunnen gebruiken.

Conclusies over homologie van twee gedragsvormen worden uiteraard aanzienlijk versterkt wanneer bij vergelijking van verscheidene verwante diersoorten een reeks van geleidelijke overgangen van de ene gedragsvorm naar de andere kan worden geconstrueerd.

Bij de beschouwing van structuren heeft homologie steeds betrekking op vergelijking van organen van verschillende diersoorten. Overeenkomstige structuren, die zich op verschillende plaatsen van het lichaam van één dier bevinden (zoals de looppoten, monddelen en antennen van kreeftachtigen), pleegt men als homonoom of serieaal homoloog aan te duiden. Nu komt men bij het gedragsonderzoek herhaaldelijk overeenkomstige handelingen tegen op verschillende plaatsen van het gedragsrepertoire van één dier (zoals het eerder genoemde nest-ventileren door het broedverzorgende ♂ stekelbaars en het tijdens de balts aanwijzen van de nestingang aan het ♀. De mogelijkheid is geopperd, zulke overeenkomstige handelingen binnen de soort ook als homonoom te beschouwen. Dit zou echter pas gerechtvaardigd zijn als door experimenten is aangetoond, dat niet in beide gevallen van hetzelfde coördinatiemechanisme gebruik is gemaakt. Deze terminologische kwestie is echter van geen belang voor de uitvoerbaarheid van de vergelijkingsmethode.

Omdat aanpassingen veelal reacties zijn op factoren uit de buitenwereld, en de relaties met de buitenwereld vooral door het gedrag worden onderhouden, is bij gedragskenmerken de kans op convergenties groot. Zo lijken de alarmroepen voor luchtvijanden van verschillende zangvogelsoorten sterk op elkaar (Marler, 1959). Deze convergentie is waarschijnlijk ontstaan door selectie op een type geluiden, die door hun fysische eigenschappen voor een roofvijand moeilijk lokaliseerbaar zijn. Een interessant geval is het herhaaldelijk door Lorenz aangehaalde voorbeeld van de drinkwijze van duiven, die als het beste kenmerk voor deze groep geldt, een mening, die al bij Aristoteles is te vinden (Haldane, 1956). Terwijl de orde van de Columbiformes moeilijk te karakteriseren is door gemeenschappelijke structuurkenmerken, hebben alle duiven gemeen, dat zij drinken door water op te zuigen, waarbij de kop omlaag wordt gehou-

den en de neusgaten tegen het binnendringende water worden beschermd. Een daarop gelijkende wijze van drinken komt bij de Pteroclididae (zandhoenders en steppenhoenders) voor, wat zou kunnen pleiten voor verwantschap van deze groep met de duiven. De meeste auteurs nemen dan ook verwantschap (op suborde-niveau) aan. Dat men echter toch bedacht moet zijn op een convergentie blijkt uit het feit, dat Immelmann (1962) deze drinkwijze ook bij enkele niet zeer nauw met elkaar verwante, tot de Estrildidae behorende, Australische vinkensoorten heeft aangetroffen. Bovendien zagen Cade en Greenwald (1966) dezelfde drinkwijze bij de Afrikaanse muisvogels (Coliidae). Immelmann beschouwt dan ook het zuigdrinken als een aanpassing aan een droog klimaat: kleine hoeveelheden water kunnen hierdoor zonder morsen worden opgenomen. Aangezien de Pteroclididae niet voortdurend de snavel omlaag houden, maar na deze te hebben vol gezogen toch opheffen, zijn de drinkwijzen van zandhoenders en duiven trouwens niet identiek. De mogelijkheid blijft echter bestaan, dat gemeenschappelijke voorouders van beide groepen door woestijnomstandigheden tot deze drinkwijze zijn gekomen en dat de ontwikkeling ervan bij de duiven verder is voortgeschreden dan bij de zandhoenders.

Naarmate gedragseenheden van een hoger integratieniveau worden beschouwd neemt de kans op convergentie toe. Hiervan zullen aan het slot van dit betoog enkele voorbeelden worden gegeven.

Communicatiegedrag als taxonomisch kenmerk

Voor het onderzoek van systematische verwantschap moet men dus trachten kenmerken te gebruiken die binnen de beschouwde groep niet sterk zijn gedivergeerd. De vorm van communicatiegedrag is volgens Lorenz (1937, 1941) zo'n conservatief kenmerk omdat de vorm van signaalhandelingen – in tegenstelling tot de vorm van de meeste 'werktuig-handelingen' – weinig behoeft te zijn aangepast aan milieufactoren, maar in hoofdzaak aan de eis dat de gedraging opvallend is.

Indien dat zo is (en dit betoog zal nog gelegenheid geven dit nader te beoordelen) ligt hier een reden bijzondere aandacht te wijden aan de waarde van communicatiegedrag voor de systematiek. Een nog dringender reden is, dat signaalhandelingen – en vooral die welke in dienst van de partnerselectie staan – zeer belangrijke middelen zijn voor de reproductieve isolatie van een soort.

Veroorzaking en evolutie van signaalhandelingen De meeste ethologen zijn van mening dat communicatiegedrag in de loop van de evolutie is ontstaan uit gedragingen die voortvloeiden uit conflicten tussen tegenstrijdige neigingen in het dier, zoals die bij alle ontmoetingen tussen dieren worden opgewekt (Tinbergen, 1952). Enerzijds is ieder ander dier een potentiële vijand, waarvoor wordt uitgeweken of dat moet worden aangevallen, anderzijds kan het tevens een potentiële geslachtspartner zijn, of één der ouders, of wel een jong dat verzorgd moet worden. Hoogstwaarschijnlijk gaat het hier om een interactie tussen overkoepelende gedragsmechanismen die aan aanvallen en aan vluchten ten grondslag liggen en die elkaar wederzijds onderdrukken. Er zijn echter onderzoekers die het onjuist of voorbarig vinden om van mechanismen voor aanval en voor vlucht te spreken; zij geven er de voorkeur aan het conflict eenvoudigweg op te vatten als een controverse tussen het elkaar benaderen en het zich van elkaar verwijderen. Voor ons doel is dit meningsverschil echter niet zo belangrijk, omdat er tussen de bewegingen van naderen en aanvallen, en tussen die van zich verwijderen en vluchten, zoveel overeenkomsten in vorm bestaan.

Wanneer tegenstrijdige neigingen gelijktijdig in het dier aanwezig zijn, kan geen van hen volledig tot uiting komen. De bij die neiging behorende gedragspatronen treden daardoor slechts onvolledig op en hierdoor ontstaat een gedrag dat een combinatie is van twee of meer zogenaamde intentiebewegingen. Men noemt dit ambivalentie. Ambivalentie kan zich voordoen als de gelijktijdige combinatie van elementen (simultane ambivalentie) of als een snelle afwisseling van kortdurende elementen (succesieve ambivalentie). Ambivalentie kan zich in de bewegingsnorm en in de stuurcomponent van een handeling uiten. Bij simultane ambivalentie van de stuurcomponent beweegt een dier niet naar zijn opponent toe, maar wendt het zich zijwaarts in een richting, die als resultante van de relatieve sterkte van beide tegenstrijdige neigingen kan worden beschouwd. Wanneer de handeling dan bovendien wordt uitgevoerd ten aanzien van een inadequaat object, dat zich in de nieuwe richting bevindt, spreekt men van 'omrichten'. Een derde mogelijkheid in een conflictsituatie is het optreden van een soort handeling, die de waarnemer in de functionele samenhang van het in gang zijnde gedrag niet zou verwachten. Zo'n handeling kan bijvoorbeeld een poetshandeling zijn, een krabhandeling, een nestbouwhandeling of een voedselzoekhandeling; vaak is hij zeer onvolledig en kort van duur. Men spreekt hier van een 'overspronghandeling'. Uitgebreide onderzoeken hebben waarschijnlijk gemaakt dat een over-

spronghandeling optreedt doordat, als de beide tegenstrijdige neigingen ongeveer gelijke sterkte hebben, zij zich niet slechts geen van beide met hun eigen gedragsvormen kunnen uiten, maar bovendien niet langer meer in staat zijn gedragsvormen van andere systemen te onderdrukken. Zijn voor zulke andere neigingen de inwendige en uitwendige prikkels op dat moment vrij sterk, dan kunnen zij zich plotseling met hun eigen gedragsvormen doen gelden en naar voren springen (disinhibitie). De ervaring leert, dat onder dezelfde omstandigheden meestal ook eenzelfde soort handeling 'in oversprong' optreedt. Daarvoor zijn waarschijnlijk twee dingen verantwoordelijk: de specifieke eigenschappen van de neurologische mechanismen die aan het betreffende gedrag ten grondslag liggen en de ongeveer identieke uitwendige omstandigheden die telkens met een zelfde soort conflict gepaard plegen te gaan (Baerends, 1958, 1968).

Bij enkele goed geanalyseerde voorbeelden is gebleken, dat aan het tot stand komen van een mededelingshandeling vaak de principes van ambivalentie, van omrichten en van oversprong geïntegreerd bijdragen. Bij het stellen van de vraag naar homologie zal het daarom dikwijls nodig zijn, deze componenten van een gedraging te scheiden.

Het feit dat er bij een bepaalde soort onder bepaalde omstandigheden als regel eenzelfde handeling als conflictgedrag optreedt, moet in hoge mate hebben bevorderd, dat in de loop van de evolutie bij vele soorten deze gedragingen zijn geworden tot signalen, waarmee de dieren aan hun opponenten (meestal soortgenoten) een inzicht in de te verwachten reacties geven. Daarbij kan bij één mutant een bepaald signaal duidelijker zijn uitgevallen dan bij andere mutanten, zodat die mutant in het voordeel raakte. Men kent uit tal van proeven het verschijnsel, dat een dier sterker kan reageren op een situatie, die niet normaal is, maar waarin één of meer voor een bepaalde reactie waardevolle kenmerken zijn overdreven (supernormale situatie). Door deze eigenschap zullen bepaalde mutanten die toevallig een signaal versterken, een grotere kans lopen te worden geselecteerd.

In de loop van de evolutie gaat de specialisatie op de signaalfunctie gewoonlijk gepaard met veranderingen in het gedrag en in de structuren die het effect van het gedrag helpen vergroten. Deze verandering, ritualisatie genaamd kan het moeilijk maken om de signalen onderling, of met hun stamvorm, te homologiseren. Men moet er op bedacht zijn, dat met ritualisatie velerlei veranderingen kunnen optreden, bijvoorbeeld in aantal, in vorm of in intensiteit van de samenstellende componenten. In dit

verband heeft Morris (1957) gewezen op het voorkomen van ritmische herhaling als ritualisatiemogelijkheid voor een signaal. Ritualisatie houdt ook in het verschijnsel, dat zich aparte signaalbewegingen ontwikkelen, die ieder voor een andere verhouding tussen de sterkten van twee tegenstrijdige neigingen karakteristiek zijn, en die bij verschuiving van de neigingen niet continu in elkaar overgaan (Tinbergen, 1960; Moynihan, 1962). Het is dan ook niet onwaarschijnlijk, dat de fysiologische mechanismen, die aan een signaalhandeling ten grondslag liggen zich in de loop der fylogenese wijzigen, en met name de handeling meer zelfstandig maken (emancipatie), dus minder afhankelijk van de conflictsituatie, waaruit hij oorspronkelijk ontstond.

Homologisatie van signaalhandelingen Inzicht in de onstaanswijze van een signaalhandeling kan soms homologieën openbaren tussen gedragingen, waar deze eerst niet aanwezig leken. Een voorbeeld hiervan is het al genoemde 'kwispelen' van de *Tilapia* soorten. Bij *Tilapia mossambica* komt tijdens de balts een handeling voor waarbij de staart met een hoge frequentie heen en weer wordt geslagen, terwijl het ♂ in het verlengde van ♀ staat, met de staart voor haar neus. Op een overeenkomstige plaats in het gedragsrepertoire van *Tilapia nilotica* komt een handeling voor met een veel geringere frequentie, waarbij de vis zeer sterk heen en weer wrikt. Bij een nadere beschouwing van het totale baltsgedrag van de beide soorten (Baerends en Blokzijl, 1963) bleek, dat tijdens de gehele balts *Tilapia nilotica* de mediane vinnen gespreid houdt en *Tilapia mossambica* ze juist aanlegt, en dat eigenlijk alleen door de hydrodynamische consequenties van dit verschil het uiteenlopen in vorm van het 'kwispelen' wordt veroorzaakt. Er zijn aanwijzingen, dat bij deze vissen het spreiden van de mediane vinnen behoort bij een bepaalde graad van het conflict tussen de systemen voor aanval en voor vlucht. In allerlei aspecten van zijn gedrag is *Tilapia nilotica* agressiever dan *Tilapia mossambica* en het verschil in het 'kwispelen' en ook in andere baltsgedragingen, is daarom terug te voeren op een verschil tussen de beide soorten in de drempelwaarden van hun agressieve systemen. Verder onderzoek zal moeten uitwijzen, hoe dit verschil genetisch is bepaald.

Verskil in agressie tussen soorten kan ontstaan door aanpassing aan verschillende milieus. Zo heeft de op open plekken nestelende driedoornige stekelbaars meer agressieve elementen in zijn balts dan de in dichte begroeiing nestelende tiendoornige, waarbij de vluchtelementen een relatief grotere rol spelen. Hinde (1959) heeft gewezen op de betekenis die de

invloed van de agressie-vluchtverhouding op de aard van het mededelingsgedrag bij vogels heeft.

Uit deze voorbeelden blijkt, dat een mededelingshandeling wel degelijk beïnvloed kan worden door een aanpassing aan de milieuomstandigheden, zij het ook op indirecte wijze.

Dat Lorenz wel wat te optimistisch is geweest met zijn bewering, dat bij signaalbewegingen het aanpassingseffect relatief weinig moeilijkheden oplevert bij het trekken van conclusies over homologie, blijkt voorts bij een beschouwing van de aan de communicatiefunctie aangepaste richtcomponenten van veel signaalbewegingen. Bij dit richten kan een bepaalde structuur aan een tegenstander worden vertoond, maar ook juist voor de tegenstander worden verborgen. Dit laatste gebeurt bij verschillende vormen van 'ontwapenend vertoon', zoals het 'head flagging' van de kokmeeuw (Tinbergen en Moynihan, 1952) het 'snavel omhoog steken' bij mezen, sterns en Pelecaniformes, (Tinbergen, 1960) en het zich omlaag drukken met de snavel in het gras, dat ♂♂ van de tot de Scolopacidae behorende kemphaan, *Philomachus pugnax*, (Hogan-Warburg, 1966) en van het tot de Tetraoninae behorende prairiehoen *Tympanuchus cupido* kunnen vertonen, wanneer een ♀ hen nadert (fig. 9). De hier genoemde overeenkomsten zijn alle, door gelijkgerichte aanpassingen veroorzaakte, convergenties, dus geen homologieën.

Signalen worden niet altijd uitsluitend binnen de soort gebruikt. Bij symbiosen tussen soorten zijn vaak interspecifieke signalen nodig en ook deze kunnen voor de systematiek interessant zijn. Bij parasitisme kunnen door de parasiet signalen van de gastheer worden 'misbruikt' en dat dit voor de systematicus verwarrend kan zijn zal later blijken.



Fig. 9 Convergente handelingen: de 'omlaag' bij het prairiehoen, *Tympanuchus cupido* (links) en de kemphaan, *Philomachus pugnax* (rechts).

Toepassing van gedragskenmerken voor classificatie

Uit het voorgaande blijkt dat de voorzorgen, die men bij het gebruik van gedragskenmerken in acht moet nemen, in wezen dezelfde zijn als die bij het gebruik van structuurkenmerken. In principe kan men met beide categorieën van kenmerken op gelijke wijze werken en zijn zij beide even bruikbaar. Vaak zijn zij trouwens afhankelijk van elkaar omdat bewegingen niet mogelijk zijn zonder structuren. Het vastleggen van gedragskenmerken ten behoeve van toekomstig onderzoek geeft echter vaak meer problemen dan dat van structuurkenmerken. Maar deze problemen kunnen tegenwoordig in de regel door foto's, films, geluidsopnamen, geluidsspectrogrammen en zelfs electromyogrammen worden opgelost. De hiervoor benodigde grotere inspanning en hogere kosten zijn de moeite waard, wanneer het juist is wat Ernst Mayr (1958, p. 345) zegt: "If there is a conflict between the evidence provided by morphological characters and that of behaviour the taxonomist is increasingly inclined to give greater weight to the ethological evidence. This has led to a number of recent improvements in the classification of certain groups of animals". Om te zien of deze voorkeur gerechtvaardigd is en om een inzicht te krijgen in de redenen waarom ethologische kenmerken de doorslag kunnen geven, zullen hieronder enkele concrete gevallen worden besproken.

Gebruik als doorslaggevend criterium Allereerst kunnen enkele voorbeelden genoemd worden waarbij de classificatie van een bepaalde groep vogels door ethologische argumenten werd beïnvloed of gewijzigd.

Reeds Heinroth (1917) heeft opgemerkt dat sommige vogels bij het krabben van de kop de poot rechtstreeks langs de borst omhoog brengen, anderen daarentegen de poot van achteren over de vleugels heffen en daardoor de kop meer van de rugzijde benaderen. De laatste beweging is homoloog met de overeenkomstige krabbeweging van reptielen en zoogdieren (Kramer, 1930; Lorenz, 1935, 1937). De rechtstreekse krabbeweging zou een nieuwvorming zijn die bij sommige vogels noodzakelijk werd door wijzigingen in de bouw der extremiteiten. Hierin ligt een ethologisch argument ten gunste van de omstreden opvatting om de zich over de vleugel heen krabbende kluten (*Recurvirostra*), steltkluten (*Himantopus*) en scholeksters (*Haematopus*) te rekenen tot de plevieren (*Charadriidae*) en niet tot de *Scolopacidae* (ruiters, snippen, grutto's, strandlopers) die zich de kop langs de borst krabben (Simmons, 1957). De steenlopers (*Arenaria*), verraden hiermee ook hun verwantschap met de *Scolo-*

pacidae). De zangvogels (Passeriformes) krabben op één uitzondering na over de vleugel heen. Bij deze uitzondering, de Timaliidae (babblers; Kramer, 1930; Simmons, 1957) is het waarschijnlijk mechanisch onmogelijk geworden zich over de vleugel heen te krabben, daar deze kort is en dicht tegen het lichaam aan wordt gehouden.

De vinkachtigen worden tegenwoordig vaak in twee groepen verdeeld; de vinken van de Oude Wereld en die van de Nieuwe Wereld. Het is echter een twistpunt of men de soorten van het geslacht *Fringilla* (vink en keep) tot de ene of de andere groep moet rekenen. Op morphologische gronden rekent Tordorff (1954) dit genus tot de tweede groep, maar Mayr (1956) tot de eerste. Andrew en Hinde (1956) komen op grond van vergelijkend ethologische beschouwingen van het probleem tot de conclusie, dat *Fringilla* met de vinken van de Oude Wereld (in het bijzonder de Carduelinae) overeenstemt in de baltsvorm van beide geslachten, in de dreighouding, in 'mobbing' tegenover roofvijanden en in het 'staartkwikken' (een intentiebeweging van opvliegen). Dat *Fringilla* met vinken uit de Nieuwe Wereld overeenkomt in het ontbreken van voeding van de jongen uit de krop en in de aanwezigheid van een sterke territorialiteit wordt daarbij als minder belangrijk beschouwd omdat deze overeenkomst ook met zoveel duidelijk minder nauw verwante andere zangvogels bestaat. Zodoende zou *Fringilla* niet een stamgenus van de Carduelinae zijn geweest, maar een vroege aftakking van deze groep. *Fringilla* wordt daarom thans veelal in een aparte subfamilie, de Fringillinae ondergebracht (Paynter, 1968).

Löhr (1964) heeft getracht met behulp van gedragskenmerken klaarheid te brengen in de verwantschap tussen de mezen (*Parus*), de staartmezen (*Aegithalos*), de boomklevers (*Sitta*), de rotskruipers (*Tichodroma*) en de boomkruipers (*Certhia*), groepen die op structuurmorphologische gronden door tal van auteurs verschillend zijn geclassificeerd. Hij meent, dat mezen en staartmezen in verschillende families behoren te worden ondergebracht. De mezen zijn typische holenbroeders, wat onder meer blijkt uit het feit, dat de jongen lang in het nest blijven (omstreeks 20 dagen), natuurlijke nestholten 'op maat' worden gebracht door vulling met mos, een onvolledig legsel wordt bedekt en de in de nestholte gestoorde mees een voor deze situatie specifiek dreiggedrag bezit. Daarentegen zijn staartmezen geen holenbroeders, hun jongen blijven hoogstens 17 dagen in het nest en zij vertonen niet de aan het broeden in holen aangepaste gedragingen. In tegenstelling tot de mezen van het geslacht *Parus* zijn zij zeer sociaal en verdedigen zij geen territoria, terwijl tenslotte ook

hun geluiden anders zijn.

Tussen mezen en boomklevers is er een belangrijk verschil in de wijze waarop het voedsel wordt bewerkt. Mezen houden een voedselbrok, die niet direct kan worden ingeslikt, met een poot vast, slaan hem zonodig stuk en trekken er stukjes af; boomklevers klemmen het voedsel in een spleet en kloppen er met de snavel op, terwijl ze met de kop omlaag hangen. Boomklevers zijn evenals mezen holenbroeders maar hebben niet zoals de mezen, een hieraan aangepaste dreighouding. Een aantal soorten besmeert de ingang van het hol met leem of hars, of zelfs met fijngewreven insecten, als afweermiddel tegen predatoren; mezen doen dat niet.

Boomkruipers zijn aan het broeden in spleten aangepast; hun jongen en broedende ♀♀ verlaten bij storing het nest, tijdens de balts wordt door het ♂ de nestplaats aangewezen met een gedrag, dat bij mezen en boomklevers niet voorkomt. Dit zijn redenen om de boomkruipers en de boomklevers in aparte families onder te brengen. Rotskruipers hebben een aantal eigenschappen met boomklevers gemeen, die het rechtvaardigen hen met de boomklevers in dezelfde familie onder te brengen, maar dan toch op grond van de verschillen ieder in een eigen onderfamilie.

Bij vissen kan gewezen worden op de indeling van de familie der Cichlidae. Op grond van het bot (apophyse) dat bovenin de bek de keeltanden draagt, onderscheidt Regan (1920) de *Haplochromis*-groep en de *Tilapia*-groep. Bij de *Tilapia*-groep wordt de apophyse alleen door het parasphenoid gevormd, bij de *Haplochromis*-groep dragen ook de aangrenzende basioccipitalia er aan bij. Het is echter gevaarlijk op één kenmerk tot een verdeling van een familie te besluiten, vooral als (zoals hier) het niet onwaarschijnlijk lijkt, dat het kenmerk aan de aard van het voedsel is aangepast. Bevestiging op grond van andere onafhankelijke kenmerken is daarom gewenst.

Een opvallend kenmerk van vrijwel alle *Haplochromis*-soorten is dat de ♂♂ op de anale vin eivormige vlekken dragen, die tijdens de balts met een bepaalde beweging, het 'Rütteln', met gespreide vin aan het ♀ worden getoond (Wickler, 1962, 1963, 1965a). Tijdens het bevruchten legt het ♂ de staartvin plat op de bodem, waarbij de eivlekken het ophappen van sperma door het ♀ stimuleren en richten. Bij *Haplochromis multicolor* en *H. philander* komen zulke eivlekken niet voor, maar deze soorten hebben een eikleurige zoom bij de punt van de anale vin, die, wanneer de vin wordt gevouwen, op een ei lijkt. Tijdens het bevruchten staat het ♂ van deze soorten rechtop en steekt de samengevouwen anale vin zijwaarts in de

richting van het ♀, dat hierop reageert door happen bij de eivlek. Hierdoor vallen de beide soorten binnen de *Haplochromis*-groep wat uit de toon, maar daar staat tegenover, dat zij wel met deze andere soorten het 'Rütteln' gemeen hebben. Wickler stelt daarom voor *H. multicolor* en *H. philander* in een nieuw genus (*Hemihaplochromis*) onder te brengen, binnen de *Haplochromis*-groep.

De eivlekken en het 'Rütteln' komen echter ook voor bij *Petrochromis* en het 'Rütteln' bij *Tropheus*, terwijl deze genera op grond van de bouw van de apophyse tot de *Tilapia*-groep werden gerekend. De hierdoor opkomende twijfel aan de natuurlijke eenheid van deze groep wordt versterkt als men ziet dat hij naast Afrikaanse ook verscheidene Amerikaanse genera bevat. Het lijkt dus waarschijnlijk, dat de *Tilapia*-groep geen natuurlijke eenheid is.

Ook bij zoogdieren blijkt in principe de mogelijkheid voor het gebruik van gedragskenmerken te bestaan. Dit volgt bijvoorbeeld uit een vergelijking van het gedragsrepertoire van verschillende kameelachtigen (Camelinae; Pilters, 1954). Bij de kamelen van de Oude Wereld ontbreken de twee bewegingen waarmee de Amerikaanse kameelachtigen (guanaco en vicuna, en ook hun gedomesticeerde vormen, de lama en alpaca) zich krabben en voorts drie van hun geluiden, het 'Gurgeln', 'Wiehern' en het 'Schmalzen'.

Complicaties in het gebruik van gedragskenmerken kunnen optreden in gevallen van mimicry. Een voorbeeld hiervan betreft een onderfamilie van de weervogels (Ploceidae), de wida's (Viduiinae), die broedparasieten zijn van soorten van de astrilden (Estrildidae), die vroeger meestal bij de Ploceidae, een groep van kleine weervogeltjes werden gerekend. Elke wida-soort is aan een bepaalde astrilde-soort aangepast. Dit hangt samen met de gedetailleerde kennis, die de Estrildidae hebben van de kenmerken van hun jongen en die hoogstwaarschijnlijk als afweermiddel tegen broedparasieten is geëvolueerd. De ouders gebruikten daarbij soorteigen kenmerken van het donskleed en van het kleurpatroon aan de binnenzijde van de geopende bek en van de opvallende papillen in de mondhoeken. De jongen worden met voorverteerd voedsel uit de krop gevoerd, hun ademtechniek vertoont daartoe speciale aanpassingen en iedere soort heeft een eigen wijze van bedelen.

De parasiterende Viduiinae-jongen vertonen tot in veel details dezelfde kenmerken als de jongen van hun specifieke gastheren. Zou men deze

kenmerken als richtlijn in de systematiek gebruiken, dan zouden de Estrildidae en de Viduinae als zeer nauw verwant moeten worden beschouwd. Inderdaad trekken sommigen deze conclusie (Friedmann, 1960), maar Nicolai (1964) heeft door uitvoerig onderzoek van de zang en het verdere gedrag der Viduinae de onjuisheid daarvan aangetoond. De jongen, die in het nest van de vreemde soort opgroeien, krijgen daarbij het zangrepertoire van hun pleegouders ingeprent. Dit heeft tot gevolg dat de ♂♂ der Viduinae de zang der Estrildidae kunnen uitvoeren en de ♀♀, als zij de voortplantingsleeftijd hebben bereikt, door deze zang worden aangetrokken en gestimuleerd. Het zien en horen van de activiteiten van een astrilden-paar bij hun nest brengt het wida-♀ tot ovulatie. Tijdens zijn balts voor het ♀ laat het wida-♂ hoofdzakelijk nagebootste astrilden-geluiden horen. Is er echter een rivaal in de buurt, dan komen de typische Viduinae-geluiden in de zang naar voren. Is het ♂ alleen in zijn territorium, dan zingt hij een mengsel van soorteigen zang, waarmee hij ♂♂ van zijn soort afstoot en nagebootste zang, waarmee hij ♀♀ aantrekt. De ♀♀ lijken veel meer op de gastsoorten, waarvan zij de nesten moeten benaderen, dan de ♂♂, die meestal opvallend gekleurd zijn en bij verscheidene soorten opvallend lange staarten hebben, die zij bij de balts gebruiken. Deze dimorfie berust waarschijnlijk, op een selectie tegen vergissingen bij de partnerkeuze.

Dit inzicht in de ethologie van de wida's leidt tot de conclusie, dat het zeer riskant is kenmerken van de jonge vogels, of van de zang die het ♀ aantrekt, te gebruiken om de systematische positie van de Viduinae te bepalen. Beter lenen zich hiertoe de op rivalen gerichte eigen zang van de ♂♂ de baltsvorm van ♂ en ♀, het verenkleed en de wijze van ruien. Volgens deze kenmerken zijn de Viduinae niet nauw verwant met de Estrildidae maar behoren zij in de buurt van een andere groep van de *Ploceidae*, namelijk de oranjewewers of bisschoppen (*Euplectinae*) te worden ondergebracht.

Het onderscheiden van soorten wordt soms bemoeilijkt door het voorkomen van polymorfie. Dit is het verschijnsel dat binnen een soort verschillen tussen individuen voorkomen, welke van een grootte zijn zoals men die tussen soorten pleegt te vinden. Polymorfie van structuurkenmerken is bekend bij de duinslak, *Cepaea nemoralis*, in de kleur en de bandtekening op de huisjes, en bij de kemphaan (*Philomachus pugnax*), in de kleur van de pluimage vooral van kop en kraag van de ♂♂.

Bij de kemphaan is ook gedragspolymorfie gevonden (Hogan-Warburg, 1966). De soort is polygaam; de copulaties vinden in hoofdzaak

plaats op een arena of 'lek', waar een aantal ♂♂ gezamenlijk hun balts uitvoeren. Op die arena kan men ♂♂ onderscheiden die een klein territorium (honk) bezitten, dat ze tegen andere honkmannetjes verdedigen en ♂♂, die nooit zelf een honk bezitten, maar zich (zonder noemenswaard te worden aangevallen) bij een honkman voegen (de satellietmannetjes). Zij maken daarmee het honk voor de ♀♀ aantrekkelijker maar stelen tevens copulaties. Tussen het gedragsrepertoire van honkmannetjes en satellietmannetjes bestaan verschillen. Er zijn handelingen die uitsluitend bij de ene en uitsluitend bij de andere groep voorkomen. Op grond van deze handelingen zal men dus geen verschillende soorten mogen onderscheiden; evenmin als men dat mag doen op grond van de regel dat satellietmannetjes een witte en honkmannetjes een donkere kraag plegen te hebben.

Hoewel op het ogenblik nog maar weinig gevallen van gedragspolymorfie bekend zijn, dient men toch bij het gebruik van gedrag als systematisch kenmerk voor dit verschijnsel op zijn hoede te zijn.

Kwantificeren bij het gebruik van gedragskenmerken In de voorgaande gevallen viel steeds de nadruk op door de onderzoeker geselecteerde kenmerken. Hierin schuilt het gevaar van ongewenste subjectiviteit. Men vermijdt dit door bij het onderzoek van de relatieve verwantschap van verschillende vormen een groot aantal kenmerken in beschouwing te nemen en na te gaan hoeveel ervan bij elk der onderzochte soorten voorkomen. Men veronderstelt dan daarbij, dat de verwantschap van taxa des te sterker is, naarmate zij meer kenmerken gemeen hebben.

Lorenz (1941) heeft deze werkwijze gevolgd voor de Anatidae en daarbij hoofdzakelijk mededelingshandelingen gebruikt. In figuur 10 is het schema, dat hij voor de verwantschap van de verschillende soorten heeft opgesteld, vergeleken met de indeling, die door Delacour en Mayr (1945) werd ontworpen op grond van ethologische kenmerken en structuurkenmerken. De overeenstemming is bevredigend. De subfamilie der *Anserinae* bezit slechts enkele der hier beschouwde kenmerken en splitst zich dan ook al aan de basis van het schema af van de subfamilie der Anatinae. Binnen deze subfamilie blijken de tribi der Tadornini, Anatini en Cairini op grond van gedragskenmerken duidelijker naar voren te komen; ook de groepen die Delacour en Mayr binnen de Anatini onderscheiden, kan men in het schema van Lorentz terugvinden.

Sturtevant (1942) meende, dat baltshandelingen voor de systematiek van *Drosophila* van weinig waarde zijn. Weidmann (1951), voortbouwend

op de door Lorenz gevolgde methode van onderzoek, kwam echter tot de conclusie, dat bij de subgenera *Sophonophora*, *Drosophila* en *Dorsophila* de op grond van het aantal gemeenschappelijke baltsbehandelingen opgestelde indeling de organomorfologische classificatie van Sturtevant dekt.

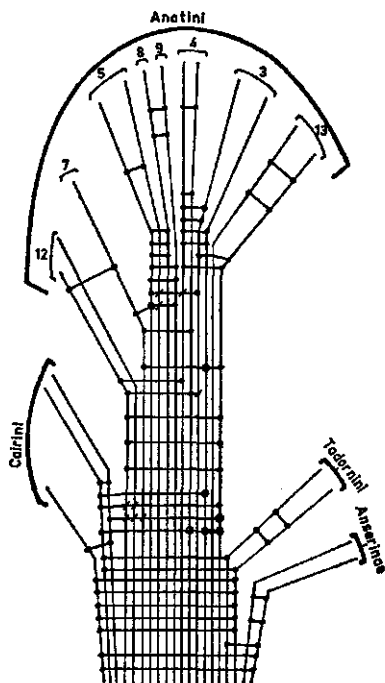


Fig. 10 Schematische voorstelling van de mate waarin 48 verschillende kenmerken (43 gedragskenmerken en 5 structuurkenmerken) bij 20 soorten Anatidae voorkomen. De verticale lijnen stellen de soorten voor, de tussen twee zware stippen ingesloten dwarslijnen, de kenmerken. Wanneer een soortlijn een kenmerklijn kruist betekent dit, dat die soort dat kenmerk bezit, tenzij op dit kruispunt een schuin streepje staat (kenmerk ontbreekt dan), of een open cirkel (informatie onvoldoende). De cijfers geven de door Mayr en Delacour (1945) binnen het tribus Anatini onderscheiden groepen aan (naar Lorenz, 1941).

Afweging van de waarde van gedragskenmerken

In de beide voorgaande gevallen werden alle gebruikte kenmerken als gelijkwaardig beschouwd. Men zou echter ook kunnen overwegen aan de

kenmerken verschillende waarden toe te kennen, bijvoorbeeld om aan kenmerken, die sterk in het oog springen en waarbij interspecifieke variaties voorkomen een hoger gewicht te geven, vooral bij de onderscheiding van genera. Maar soms blijken spectaculaire verschillen, die men dan geneigd zou zijn zwaar te laten wegen, juist tussen nauw verwante soorten te bestaan. Onderzoek van de levenswijze kan dan aan het licht brengen, dat deze verschillen de functie hebben hybridisatie te voorkomen. Sibley (1957) heeft hierop gewezen in verband met seksuele dimorfie: als bij een soort de ene sexe zijn partner selecteert op kenmerken die in de andere sexe geëvolueerd zijn doordat zij hybridisatie belemmerden en het verkrijgen van de beste partner bevorderden, dan mag men een verdere differentiatie van die kenmerken, juist bij verwante soorten, verwachten. Dit kan gelden zowel voor structuren als voor handelingen die als intraspecifieke signalen optreden. Het verschijnsel is vooral sterk in polygame soorten, omdat daar vaak relatief weinig ♂♂ werkelijk aan de bevruchting deelnemen (korhoen; Kruijt en Hogan, 1967). Het resultaat is dat soms kenmerken, die slechts voor de onderscheiding van soorten zouden mogen gelden ter typering van genera gebruikt worden, wat dus leidt tot een niet gerechtvaardigde verhoging van het aantal genera. Kennis van de functie van de betreffende structuur of handeling, ethologische of oecologische kennis dus, kan hier zulke fouten voorkomen.

Bij de seksueel dimorfe eenden en hoenders is de divergentie tussen de kenmerken van nauw verwante soorten vooral in structuren tot uiting gekomen. Het gedrag kan hier worden gebruikt om de verwantschap terug te vinden. Dit is ook het geval bij het tot de vissenfamilie der Cichlidae behorende geslacht *Tilapia*, dat op grond van structuurkenmerken gedefinieerd is, maar waarvan men de homogeniteit zou kunnen betwijfelen als men de soms zeer grote verschillen in gedrag tussen de *Tilapia*-soorten ziet. Ten aanzien van de voortplanting kan men hier namelijk drie groepen soorten onderscheiden: substraatbroeders, patriarchale bekbroeders waarbij de ♂♂ het broed verzorgen, en matriarchale bekbroeders waarbij de ♀♀ de eieren in de bek nemen. Bij de substraatbroeders en de patriarchale bekbroeders is de seksuele dimorfie in structuur en gedrag afwezig of gering. De partners blijven voor tenminste de gehele verzorging van één broedsel bij elkaar, wellicht echter nog langer. Territoria, waarbinnen de broedzorg plaats vindt, worden verdedigd. De matriarchale bekbroeders daarentegen zijn sterk seksueel dimorf, zowel in structuur (kleur) als in gedrag. Zij zijn polygaam; het paaien vindt plaats in 'arena's', waar vele ♀♀ ieder een klein territorium bezitten, zodat in sterke mate seksuele selectie

door de ♀♀ plaats vindt. De ♀♀ vertrekken met de eieren in de bek naar verderaf gelegen gebieden. Onderzoek van Lowe (1959) in de Oost- en Centraal-Afrikaanse meren heeft waarschijnlijk gemaakt, dat de substraatbroeders de primitiefste vertegenwoordigers van deze groep zijn en dat binnen de matriarchale bekbroeders zich de meeste soorten hebben ontwikkeld. In de laatste groep is het mechanisme voor de voedselopname geschikter geworden voor het eten van planktonalgen en daarmee zijn bij het toenemen van de hoeveelheid open water (dat bijv. in het aan *Tilapia*-soorten rijke Nyasa-meer sinds het Midden Pliocéen heeft plaatsgevonden) nieuwe oecologische nissen ontstaan. Dit geldt vooral in meren waar geen grote roofvissen voorkomen, aangezien deze het open water voor de kleinere vissen onveilig maken.

Het eten van plankton in open water is echter niet goed te combineren met een aan de grond gebonden broedzorg, wanneer die tenminste door beide partners gezamenlijk wordt uitgevoerd. Deze moeilijkheid kan worden opgeheven door sexueel dimorf gedrag: de ♀♀ transporteren het broed naar de voedselgronden en de ♂♂ gaan door met de eieren van nieuwe ♀♀ te bevruchten. De daarbij optredende concentratie van ♂♂ in arena's heeft waarschijnlijk positieve selectiewaarde, doordat dan de ♂♂ voor de ♀♀ beter vindbaar zijn en seksuele selectie door de ♀♀ mogelijk is. Dat deze sterke gedragsverandering niet bij de patriarchale bekbroeders is opgetreden, zou kunnen komen doordat hier de ♂♂ zich telkens met het broed enige tijd aan de voortplanting moeten onttrekken; hun nakomelingsschap kan daardoor niet zo groot zijn als die van de vrijwel continu bevruchtende ♂♂ van de matriarchale bekbroeders. Voor de ♀♀ betekent het 'broeden' geen tijdverlies, want zij hebben een herstelperiode tot de volgende leg nodig en deze periode correspondeert ongeveer met de verzorgingstijd van de jongen. Bij de patriarchale bekbroeders is dan ook in veel mindere mate speciatie opgetreden; in de differentiatie van hun gedrag en in de ontwikkeling van het voedselopname-apparaat nemen zij tussen de beide andere groepen een intermediaire plaats in.

Gezien tegen deze oecologische en ethologische achtergronden kan men zich voorstellen, dat substraatbroeders en bekbroeders nauw verwant kunnen zijn en dat het bekbroeden meer dan eens in hetzelfde genus is ontstaan. Een groot verschil in gedrag hoeft hier dus niet op een groot verschil in verwantschap te wijzen. Voor men zich hierover met zekerheid kan uitspreken zal echter moeten worden nagegaan hoe zo'n wijziging van het gedrag kan plaatsvinden. Waarschijnlijk zal dan blijken, dat het spectaculaire verschil genetisch vrij eenvoudig tot stand is gekomen.

Het verdient aanbeveling om bij het gebruik van gedragskenmerken niet alleen te letten op verschillen in gedrag tussen soorten op dit ogenblik maar tevens, door studie van hun oecologie en ethologie, zich een beeld te vormen van het verloop dat de evolutie van de groep waarschijnlijk zal hebben gehad. Het onderzoek van Crook (1964) bij een groot aantal tot de *Ploceinae* behorende weervogels is hiervan een stimulerend voorbeeld

Crook onderscheidt in dit verband vier adaptatie-typen:

- 1 primair insecteneters van het bos of de met bomen begroeide savanne, solitair, monogaam, sexueel monomorf, territoriumverdediging door jagen, balts grotendeels voorafgaand aan nest-aanwijzing;
- 2 primair zaadeters van open gebieden, in troepen voorkomend, nesten in kolonieverband, polygaam, sexueel dimorf, territoriumverdediging door 'verdringen', nest-aanwijzing voorafgaand aan balts;
- 3 primair zaadeters van grasland, in troepen voorkomend, nesten in kolonies, polygaam, sexueel dimorf, territoriumverdediging door jagen en 'verdringen', luchtbalts voorafgaand aan nestaanwijzing en verdere balts;
- 4 primair graaneters van vochtige bosranden met grasvelden, in staat om grote zaden en vruchten te eten, in kleine groepen (vaak familie's) levend en broedend, balts op arena's, nesten elders en door ♀♀ verzorgd.

Deze adaptatie-typen zijn bovendien door karakteristieke baltsvormen gekenmerkt.

Een zorgvuldige beschouwing van alle tot zijn beschikking staande gegevens over structuren, gedragingen en verspreiding van de vogels bracht Crook tot de overtuiging, dat de adaptatie-typen op één uitzondering na (type 4, het uitsluitend bij het genus *Amblyospiza* voorkomt) niet met taxonomische eenheden overeenstemmen. Het genus *Ploceus* draagt aan de typen 1, 2 en 3 bij, dat genus *Quelea* aan 2 en 3 en het genus *Foudia* aan 1 en 3. De genera *Malimbus* en *Euplectes* zijn ieder tot één adaptatie-type beperkt, (type 1 en type 3). Crook verklaart deze situatie door aan te nemen, dat de *Ploceinae* oorspronkelijk in de savanne zijn ontstaan en toen in troepen levende graszaad-eters waren. Door invasie in bossen en vochtiger terreinen, in de hand gewerkt door het afwisselen van natte en droge perioden, traden aangepaste veranderingen in voedselkeuze en in sociaal en sexueel gedrag op. Waarschijnlijk is overgang op het eten van insecten aan het binnendringen in het bos vooraf gegaan.

In principe zijn dezelfde ontwikkelingen opgetreden bij de *Ploceinae* in Afrika en Azië, behalve dan dat in Azië geen binnendringen in het bos maar wel in moerasgebieden heeft plaatsgevonden. De overeenkomsten

in gedrag tussen vertegenwoordigers van verschillende genera berusten bij de Ploceinae dus veelal op door selectiedruk ontwikkelde aanpassingen, die hoogstens als tekenen van verwantschap binnen de onder-familie, maar niet binnen de genera mogen worden gebruikt. Evenals bij het voorbeeld van de Cichlidae komt hier de vraag op, hoe de mechanismen werken waardoor (binnen een grotere groep) bij niet nauw verwante taxa kenmerken kunnen ontstaan, die meer overeenkomen dan de kenmerken van sommige soorten die tot één van die taxa behoren.

Beoordeling van de richting van de evolutie in een groep

Tenslotte kan inzicht in de ethologie en de oecologie van een groep helpen bij het bepalen van de richting die de evolutie in die groep heeft genomen. bij de bepaling dus van wat primitief is en wat als afgeleid en gespecialiseerd moet worden beschouwd. Als voorbeeld kan hier het werk van Evans (1962) over de evolutie van de graafwespen worden genoemd. De tot de Aculeata behorende wespen zijn uit de Symphyta (zaagwespen) ontstaan via de Terebrantes (sluipwespen). De zaagwespen leggen hun eieren in plantedelen, de sluipwespen (als parasitoïden) op of in andere insecten zonder deze te verplaatsen of minder beweeglijk te maken, maar de graafwespen maken nesten en immobiliseren en transporteren hun prooien. De meest primitieve graafwespen (zoals de dolkwespen, Scolidae, en de spinnendoders, Pompilidae) gebruiken voor elk ei één prooi, ongeveer zo groot als zichzelf. Zij verlammen die door een steek, grijpen hem met de mandibels en transporteren hem achterwaarts lopend naar het nest. In een verder stadium van de evolutie geschiedt het transport in voorwaartse richting, waarbij de wesp zich schrijlings boven de prooi stelt. Het transport gaat hierdoor sneller, er kunnen per tijdseenheid meer prooien worden vervoerd en deze mogen dus kleiner zijn om eenzelfde hoeveelheid larven van voldoende voedsel te kunnen voorzien. De meeste graafwespsoorten brengen per larve meer dan één prooi aan. Nu hebben graafwespen tal van parasieten (Diptera en Hymenoptera) die of hun eieren in een open nest trachten te brengen, of zich tijdens het vervoer aan de prooi trachten te hechten. Het is dus van belang om bij afwezigheid het nest te sluiten en om de prooi snel te vervoeren en steeds onder controle te houden. Het openen van het nest geschiedt met kaken en voorpoten; het is dus begrijpelijk dat er in de evolutie van de graafwespen een tendentie bestaat de kaken en voorpoten tijdens het transport vrij te houden, om bij aankomst bij het al bestaande nest dit snel te kunnen openen zonder de

prooi te hoeven loslaten. Deze tendentie uit zich in een verschuiving van de transporttaak van kaken en voorpoten, via midden- en achterpoten naar het abdomen. In het genus *Oxybelus* wordt de prooi op de angel gedragen, het tot de Philanthinae behorende genus *Chypaeton* vormt aan de punt van het abdomen een klem. Stelt men nu op grond van de wijze van prooi-transport een stamboom op, dan blijkt deze goed te corresponderen met stambomen die hun basis hebben in structuurkenmerken, zoals de bouw van de larve (Evans, 1964).

Samenvatting

Samenvattend kan over het gebruik van de ethologie als hulpwetenschap van de zoölogische systematiek het volgende gesteld worden.

De systematiek heeft twee soorten problemen: het bepalen van de soort en het onderbrengen van de soort in een systeem, dat bij voorkeur een fylogenetisch karakter moet hebben. De ethologische kenmerken zijn voor beide doeleinden bruikbaar. De zogenaamde gefixeerde gedragspatronen zijn gelijkwaardig aan structuurkenmerken. Men dient ze met dezelfde behoedzaamheid te hanteren. In de praktijk echter zullen de gegevens over gedragsvormen moeilijker met voldoende volledigheid te vergaren zijn dan die over de vorm van structuren. De eerste geven bovendien problemen bij de documentaire vastlegging. Dat gedragskenmerken bij het oplossen van een taxonomisch probleem soms een beslissende rol kunnen spelen, ligt waarschijnlijk niet aan hun grotere waarde, maar aan het feit, dat vaak gedragskenmerken kunnen worden gebruikt die complexer zijn dan de gewoonlijk gebruikte structuurkenmerken, dus uit verscheidene componenten zijn samengesteld die ieder met een enkel structuurkenmerk gelijkwaardig zijn (Cullen, 1959).

Kennis van de ethologie van een groep is belangrijk om de waarde van een kenmerk voor de oplossing van een taxonomisch probleem te beoordelen. Deze kennis is bovendien van zeer veel betekenis om de tendenties in de evolutie van een groep te onderkennen.

De ethologie heeft zich tot een eigen tak van biologische wetenschap ontwikkeld. Het gebruik van ethologische methoden en resultaten is zonder voldoende vakkennis niet meer mogelijk en men dient zich dit bij het gebruik van de ethologie als hulpwetenschap te realiseren. Voor het uiteindelijke oordeel over het taxonomische probleem is daarentegen opleiding en ervaring in de systematiek nodig. Toepassing van de ethologie bij zoölogische systematiek kan dus het beste in teamverband plaats vinden.

Vijgen en vijgewespen

DR. J. T. WIEBES

Inleiding

Weinig dier- of plantensoorten zouden op den duur alleen, zonder de aanwezigheid van andere organismen, kunnen blijven bestaan. Als men spreekt over 'symbiose' (in ruime zin: een samenleving van twee of meer soorten organismen) doelt men echter niet op deze algemene samenhang, maar op een meer direkte onderlinge afhankelijkheid. Bijvoorbeeld die tussen parasiet en gastheer, waarbij het 'voordeel' duidelijk aan de kant van de parasiet is; of de samenleving van organismen die men 'mutualisme' noemt, waarin het 'voordeel' wederkerig is.

De symbiose van vijgen en vijgewespen is een bijzondere, zelfs in de reeks van buitengewoon nauwe betrekkingen die tussen planten en hun bestuivers bekend zijn. Ook in de bekende bestuivingsrelatie van *Yucca*'s en yucca-motjes beïnvloeden de symbionten elkaar niet zo sterk als hier het geval is.

Wat hier verder over vijgen en vijgewespen wordt verteld is een tussentijds rapport van een onderzoek dat gezamenlijk wordt uitgevoerd door een aantal biologen uit verschillende landen. Ieder van hen benadert het probleem op zijn eigen manier, of liever: ontleent aan het onderwerp zijn eigen probleemstelling.

Corner (1960a, b, 1961, 1962b, 1965) heeft een systematische bewerking voltooid van de vijgen uit Azië en Australië. Het geslacht *Ficus* maakt, in zijn grote verscheidenheid (ongeveer 475 soorten in het gebied dat Corner bestrijkt), een belangrijk deel uit van de tropische flora. Corner gebruikt *Ficus* als een toets voor biogeografische theoriën en fylogenetische veronderstellingen: wat opgaat voor *Ficus*, zou ook belangrijke aanwijzingen moeten geven voor andere groepen. Galil en Eisikowitch bestuderen de bestuivingsoecologie van *Ficus sycomorus* in Oost Afrika (waar de soort inheems is) en Israël (waar ze is ingevoerd). Hill heeft gewerkt in Hong Kong, waar hij van een dertigtal soorten vijgen, en van een aantal soorten

vijgewespen, gedurende drie jaren de levenscyclus heeft bestudeerd. De Wolf (o.a. 1965) werkt aan een taxonomisch overzicht van de vijgen uit Afrika en Amerika. Ramirez (1969) beschrijft de vijgen-bestuivers uit het Amerikaanse gebied; Joseph (ook samen met Abdurahiman) de bestuivers en hun parasieten uit India. Schrijver dezes maakt taxonomische overzichten van de vijgen-bestuivers uit Azië, Australië, en Afrika, en van hun parasieten uit alle werelddelen, met als doel een classificatie van de symbiose (Wiebes, 1966a). In dit samenspel van biologen is het juist van de (bio-) taxonoom dat een dergelijke classificatie, en ook het globale overzicht van vijgewespen en hun gastheer-vijgen, kan worden verwacht.

Van vroegere overzichten is dat van Mayer (1882) van historisch belang; de resultaten van Grandi, die in de eerste helft van deze eeuw veel heeft gepubliceerd over vijgewespen, zijn door hem een aantal malen samengevat, het laatst in een artikel (Grandi, 1961) en in de zesde druk van zijn catalogus van de Agaonidae (Grandi, 1963).

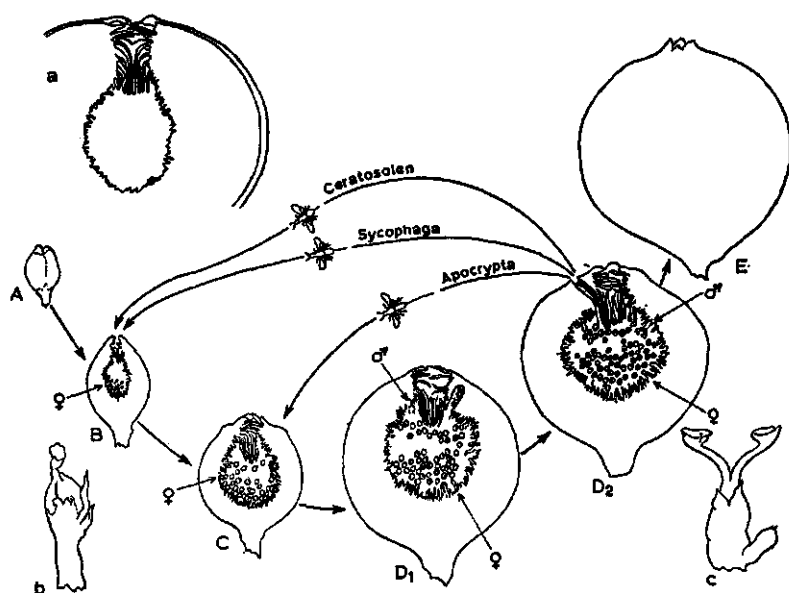


Fig. 1 *Ficus sycomorus*, ontwikkelingscyclus van het syconium. A-E, verschillende fasen van het syconium; a, detail van syconium in fase B; b, vrouwelijke bloem in fase B; c, mannelijke bloem in fase D. Naar Galil en Eisikowitch (1968a, b), veranderd.

De symbiose van vijgen en vijgewespen

Vijgen en hun bestuiving De vijg is een schijnvrucht. Binnen in de vijg (verder aangeduid met de naam 'syconium', ter onderscheiding van 'vijg' als een *Ficus*-soort wordt bedoeld) vindt men bloemen, hetzij de mannelijke en vrouwelijke tezamen in één syconium (éénhuizig), of de mannelijke en die waarin na bestuiving zaad ontstaat, in syconia aan verschillende planten (tweehuizig). De bestuiving gebeurt door kleine wespjes van de familie Agaonidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). Hoe dit gebeurt is het beste toe te lichten aan een schema van de cyclus bij de éénhuizige *Ficus sycomorus* uit Oost Afrika (fig. 1, vergelijk fig. 5 voor een schema van de cyclus in een tweehuizige vijg).

De bloemen van *Ficus sycomorus* worden bestoven door *Ceratosolen arabicus* (fig. 2). In een jong stadium van het syconium zijn de vrouwelijke bloemen volwassen (fig. 1b) en hun stempels zijn ontvankelijk voor stuifmeel. De schubben in het oog van het syconium (fig. 1a) komen iets

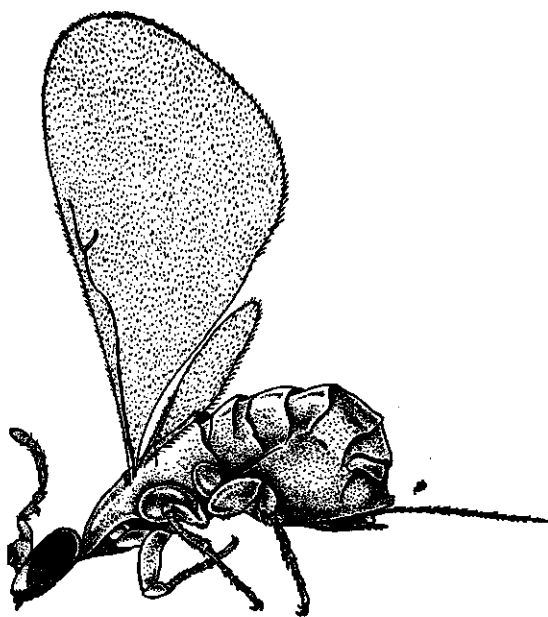


Fig. 2 *Ceratosolen arabicus*, vrouwtje. Naar Galil en Eisikowitch (1968a).

losser van elkaar te zitten dan bij een erg jong syconium, en nu proberen de vrouwelijke wespen tussen de schubben door naar binnen te kruipen. Sommige lukt dit niet; andere wel, maar daarbij laten ze vleugels en delen van de sprieten achter. In de holte van het jonge syconium treft men uiteindelijk één tot tien levende maar gemutileerde wespen aan. Zij lopen daar rond op een laag van stempels. Hoewel de stempels van alle bloemen op ongeveer gelijke afstand van de syconiumwand liggen, zijn de stijlen zeer ongelijk van lengte (fig. 3), vaak veel langer dan de legboor van *Ceratosolen arabicus*. Door de stijlen probeert *Ceratosolen* eieren te leggen in de vruchtbeginsels van de bloemen. Wanneer dit lukt (meestal in ongeveer 85% van de kortstijlige bloemen) komen uit deze eieren larven die zich voeden met het galweefsel dat als gevolg van de ei-afzetting ontstaat. Uit deze larven zullen zich (in fase D, zie fig. 1) de volwassen wespen van de volgende generatie ontwikkelen.

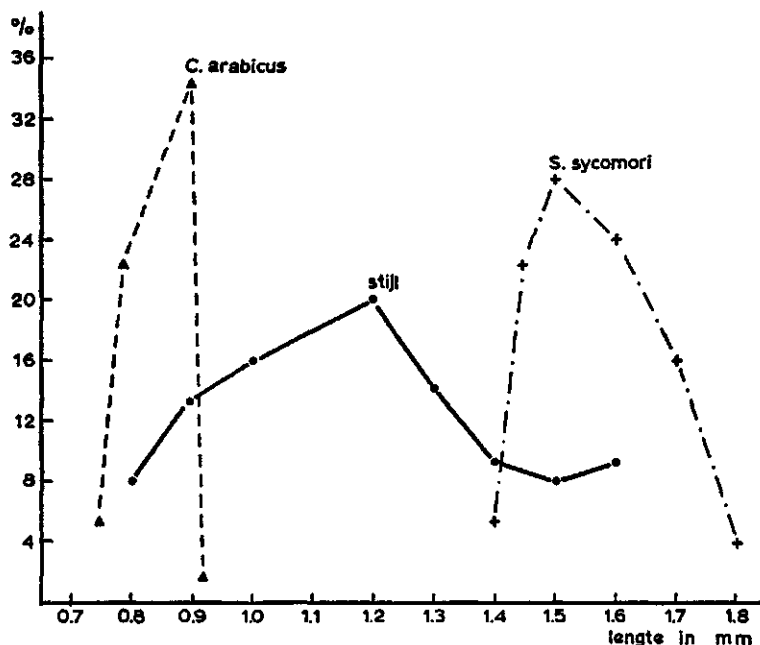


Fig. 3 Frequentieverdeling van de lengten van de stijlen der vrouwelijke bloemen van *Ficus sycomorus*, en van de legboor-lengten van *Ceratosolen arabicus* en *Sycophaga sycomori*. Naar Galil en Eisikowitch (1968a).

Na de ei-afzetting gebeurt er iets wonderlijks, dat nog maar zeer kort geleden door Galil en Eisikowitch (1969) is ontdekt. Een paar seconden voordat het vrouwelijke wespje de legboor terug trekt uit de bloem, haalt ze met de voetleden van de voorpoten stuifmeelkorrels uit de stuifmeelkorfjes die ze aan de onderkant van het borststuk heeft zitten, en wrijft met de voetleedjes over de stempels (fig. 4). Hierdoor bestuift ze de vijgebloemen: in de bloemen waarvan de vruchtbeginsels niet zijn belegd met



Fig. 4 Ei-afzetting van *Ceratosolen arabicus*. Naar Galil en Eisikowitch (1969), veranderd.

een ei van *Ceratosolen* (dus de meeste langstijlige bloemen) zullen zich nu zaden ontwikkelen.

De vrouwelijke wespen sterven en vergaan in de holte van het syconium. In het syconium groeien langzamerhand de zaden in de bestoven vrouwelijke bloemen, en de jonge wespen in de galbloemen; aan de mannelijke bloemen (fig. 1c) rijpen de stuifmeelzakjes. Als het syconium in fase D van het schema verkeert, komen de volgroeide mannelijke wespen uit de gallen. Ze knagen een gaatje in de gallen waarin de vrouwtjes zitten, steken hun lange buisvormige achterlijf hierdoor, en bevruchten de vrouwtjes in de gal. Iets later verzamelen zich mannetjes in het bovenste deel van het syconium en knagen een gang door de wand, juist daar waar de mannelijke bloemen zich bevinden. Door dit geknaag wordt een aantal stuifmeelzakjes geopend, en het stuifmeel komt vrij in het syconium en in de gang die nu weldra het uitvlieggat vormt voor de jonge vrouwelijke wespen. Hoe deze wijfjes hun stuifmeelkorfjes vullen is niet bekend, maar een feit is dat de wespen uitvliegen met volle stuifmeelkorfjes, op zoek naar jonge syconia in fase A. De mannetjes sterven in het syconium, of ze vallen door de gang naar buiten. Het syconium ontwikkelt zich nog verder tot fase E, de rijpe (schijn)vrucht met zaden.

In een tweehuizige vijg (fig. 5) vindt men aan de ene plant syconia met kortstijlige vrouwelijke bloemen ('galbloemen') en mannelijke bloemen, en aan de andere plant alleen langstijlige vrouwelijke bloemen. De vrouwelijke wespen kunnen in dit laatste syconium dus alleen bestuiven, maar geen eieren leggen omdat de stijlen zoveel langer zijn dan de legboor. Hoe deze bestuiving precies gebeurt is niet bekend. Galil en Eisikowitch (1969) beschrijven uitdrukkelijk dat 'probeerprikken' met de legboor in langstijlige bloemen, waarop dus geen ei-afzetting volgt, bij *Ceratosolen arabicus* nooit worden gevolgd door bestuivingsbewegingen. Bij de wespen die de bloemen van een tweehuizige vijg bestuiven zal dit wel het geval moeten zijn. In het andere syconium (dat met galbloemen en mannelijke bloemen) worden wel eieren gelegd en hieruit ontwikkelen zich de wespen die bij het uitvliegen het stuifmeel van de mannelijke bloemen kunnen meenemen.

De parasieten Behalve de bestuivers ontwikkelen zich in de syconia nog andere insecten. Daarvan kunnen hier alleen enkele wespengroepen vermeld worden die op een bijzondere manier zijn aangepast aan de samenleving met de vijg. Ze zijn hier genoemd in de gebruikelijke systematische volgorde, terwijl zoveel mogelijk de symbionten van *Ficus sycomorus* als

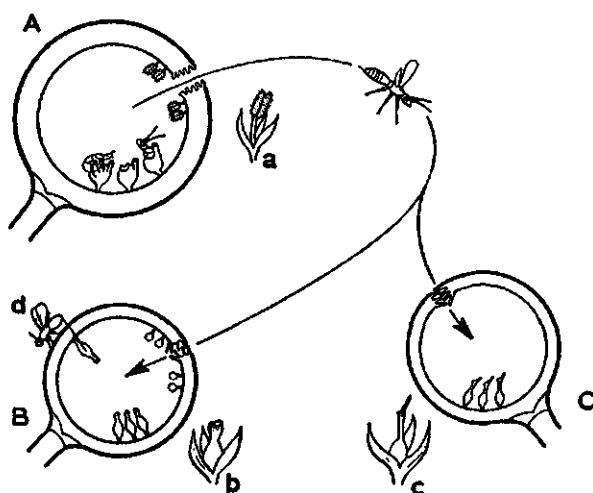


Fig. 5 Ontwikkelingscyclus van de syconia van een tweehutige vijg. In de rijpe vijg (A) komen de wespen uit de galbloemen; de vrouwtjes nemen het stuifmeel van de mannelijke bloemen (a) mee naar een jonge galvijg (B) waar ze eieren leggen in de kortstijlige bloemen (b), of ze vliegen naar een jonge zaadvijg (C) waar ze langstijlige bloemen (c) bestuiven. Bij d een eierleggende parasiet. Naar Wiebes (1965), veranderd.

Tabel 1 Vijgewespen uit de syconia van *Ficus sycomorus*.

Groep	Oost-Afrika	Israël
Agaonidae	<i>Ceratosolen arabicus</i>	—
	<i>Ceratosolen galili</i>	—
Torymidae-Sycophaginae		
Sycophagini	<i>Eukoebelea sycomori</i>	—
	<i>Idarnes gracilis</i>	—
	<i>Parakoebelea gigas</i>	—
	<i>Sycophaga sycomori</i>	<i>Sycophaga sycomori</i>
Apocryptini	<i>Apocrypta longitarsus</i>	<i>Apocrypta longitarsus</i>
Sycoryctini	<i>Sycoscapter spec.</i>	—
	<i>Sycoscapteridea spec.</i>	—
Philotrypesini	—	—
Otitesellini	—	—
Sycoecini	—	—

voorbeeld zullen worden genomen (tabel 1).

Uitzonderlijk is dat, voor zover bekend, zich in de syconia van *Ficus sycomorus* behalve *Ceratosolen arabicus* nog een tweede soort Agaonidae ontwikkelt, namelijk *Ceratosolen galili*. De levenscyclus van deze wesp is bijna gelijk aan die van *C. arabicus*, maar de vrouwtjes maken na de ei-afzetting (in bloemen met korte stijlen) geen bestuivingsbewegingen. De stuifmeelkorfjes, die de wespjes wel bezitten, zijn trouwens altijd leeg. De mannetjes werken mee aan het knagen van de uitvlieg gang.

Van de Sycophagini komt in de syconia van *Ficus sycomorus* een vier-tal soorten voor. De cyclus van *Sycophaga sycomori* is getekend in fig. 1. De vrouwtjes kruipen, net als die van de twee *Ceratosolen*-soorten, tussen de schubben van het oog van het syconium door naar binnen, en leggen eieren in de vruchtbeginsels van de vrouwelijke bloemen. De ei-afzetting kan zowel in de langstijlige als in de kortstijlige bloemen gebeuren, want de legboor van *Sycophaga sycomori* is meestal langer dan de langste stijlen (fig. 3). De vrouwtjes hebben geen stuifmeelkorfjes en ze bestuiven de bloemen dan ook niet. De mannetjes, die uit de gallen komen in fase D van het syconium, paren met de vrouwtjes terwijl deze nog in de gallen zitten. Ze knagen later, net als de *Ceratosolen*-mannetjes, mee aan de uitvlieg gang.

Van de biologie van *Eukoebelea*, *Idarnes* en *Parakoebelea* is niets bekend behalve dat de vrouwtjes eieren leggen door de wand van het syconium heen (fig. 10a, b).

Ook *Apocrypta longitarsus* legt eieren van buiten af, in een latere fase van het syconium (fig. 1) dan *Ceratosolen* en *Sycophaga*. Door de wand van het syconium prikken de vrouwtjes met hun legboor in de vruchtbeginsels van de vijgebloemen waarin door de aanwezigheid van eieren van *Ceratosolen* of *Sycophaga* galweefsel wordt gevormd. Het is niet bekend of de larve van *Apocrypta* die van *Ceratosolen* of *Sycophaga* doodt of niet; het kan ook zijn dat ze sneller eet van het galweefsel en zo de ander uithongert. De ontwikkeling in de gallen is verder vergelijkbaar met die van de andere wespen. De vrouwtjes van *Apocrypta longitarsus* moeten echter gebruik maken van de gang die de *Ceratosolen*- of *Sycophaga*-mannetjes knagen, want de *Apocrypta*-mannetjes maken zelf geen gang.

Voor *Sycoscapter* en *Sycoscapteridea* is van de biologie slechts bekend dat de vrouwtjes eieren leggen door de wand van het syconium (fig. 10c, d). Hill (1967c: 431) veronderstelt van verwante soorten uit Hong Kong dat ze echte parasieten zijn van de Agaonidae-larven, en deze uiteindelijk direct doden.

De Philotrypesini uit tabel 1 komen in de syconia van *Ficus sycomorus* niet voor. Tot deze groep behoort *Philotrypesis caricae*, uit de syconia van *Ficus carica*, de eetbare vijg. Alle Philotrypesini leggen hun eieren van buiten af, door de wand van het syconium heen, in een vruchtbeginsel waarin zich al een Agaonidae-ei bevindt (zie fig. 10e, f). Uit de onderzoeken van Grandi (1930) en Joseph (1958) is bekend dat *Philotrypesis caricae* een voedselparasiet is van *Blastophaga psenes* (Agaonidae): de larve van *Philotrypesis* eet sneller van het galweefsel dan de, langzaam verhongerende, *Blastophaga*-larve, en doodt deze dus indirect.

Ook Otitesellini vindt men niet in de syconia van *Ficus sycomorus*. Binnen deze groep kent men soorten die door het oog van het syconium naar binnen komen en eieren leggen waarschijnlijk net zo als *Sycophaga* dat doet, en andere die van buiten af, door de wand heen, de eieren afzetten. Van de biologie is niets bekend.

Ook van de Sycoecini weten we nog heel weinig. Vermoedelijk komen de vrouwtjes door het oog van het syconium naar binnen, zoals *Sycophaga* dat doet.

In tabel 1 is ook aangegeven hoe de samenleving van *Ficus sycomorus* in Israël is opgebouwd. Daar is deze soort eeuwen geleden door de mens ingevoerd, met slechts twee symbionten: *Sycophaga sycomori* en *Apocrypta longitarsus*. *Sycophaga* kan wel gallen maken, en de mannetjes knagen een gang zodat de vrouwtjes het syconium kunnen verlaten. De vijgebloemen worden echter niet bestoven, zodat *Ficus sycomorus* in Israël dus geen zaad zet.

De betrekkingen tussen de symbionten Als men de betrekkingen tussen de verschillende soorten uit een symbiose, bijvoorbeeld die van *Ficus sycomorus* (tabel 1), wil benoemen, blijkt dat dit op verschillende manieren kan gebeuren. *Ceratosolen arabicus* is een mutualistische symbiont van *Ficus sycomorus*, daar beide soorten voordeel hebben van de samenleving. Ze kunnen zelfs zonder elkaar niet bestaan. *Ceratosolen galili* en *Sycophaga sycomori* leggen eieren in vruchtbeginsels die anders beschikbaar zouden zijn voor *Ceratosolen arabicus*; in deze zin zijn ze dus concurrenten van *C. arabicus*. *Sycophaga sycomori* legt niet alleen eieren in kortstijlige bloemen maar ook in langstijlige waarin *Ceratosolen arabicus* niet kan leggen; hier is ze dus geen concurrent van *C. arabicus*, wel een parasiet van *Ficus sycomorus*.

Er komt hier nog een ingewikkelde verhouding bij, die onlangs is beschreven door Galil en Eisikowitch (1968a, 1969). Als men een syconium

met *Ceratosolen arabicus* en *Sycophaga sycomori* in zijn ontwikkeling volgt, blijkt dat er vrij veel zaad wordt gevormd (uit langstijlige bloemen, bestoven door *Ceratosolen arabicus* en niet belegd met eieren van *Sycophaga sycomori*), en wel meer dan men zou verwachten uit de eileg-capaciteit van *Sycophaga sycomori*. Het bleek verder dat zowel *Ceratosolen arabicus* als *Ceratosolen galili* tijdens de ei-afzetting bijten in alle stempels (zowel van bloemen met korte stijl als van die met lange stijl) die binnen bereik zijn. Hierdoor vergelen de stempels. Galil en Eisikowitch (1969) veronderstellen dat de verandering die men kan waarnemen aan de verkleuring, voor *Sycophaga sycomori* de bloemen met dergelijke stempels onaanvaardbaar maakt, waardoor de vruchtbeginsels normaal zaad kunnen zetten. Het feit dat ook *Ceratosolen galili* de zaadbloemen op deze manier beschermt tegen *Sycophaga sycomori*, maakt dat hij in dit opzicht

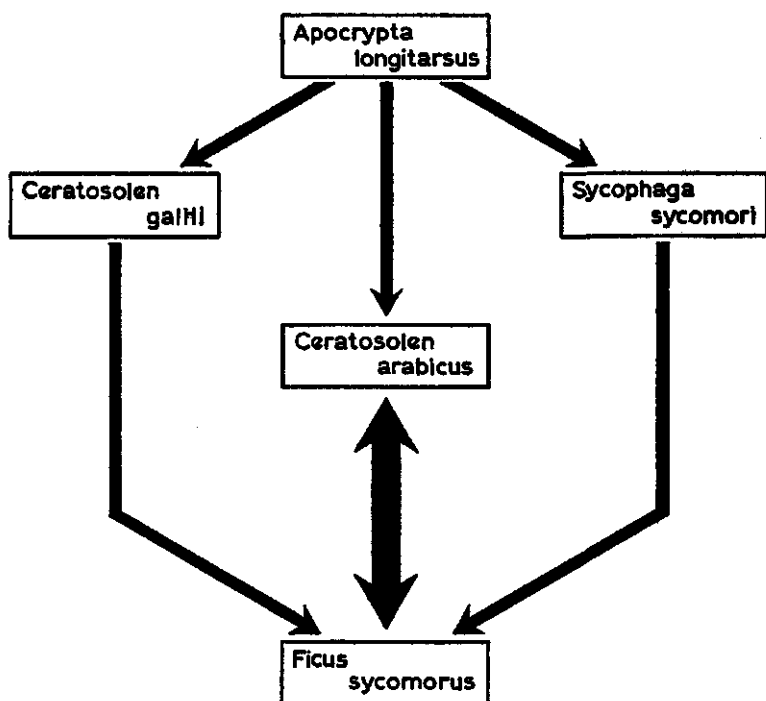


Fig. 6 Schema van de betrekkingen tussen *Ficus sycomorus* en zijn symbionten. De richting van de pijlen geeft de afhankelijkheid aan.

niet kan worden beschouwd als een parasiet van *Ficus sycomorus* wat hij overigens, door gallen te maken zonder bloemen te bestuiven, wel is.

Apocrypta longitarsus is soms een parasiet van *Ceratosolen arabicus*, maar als ze zich ontwikkelt in gallen van *Sycophaga sycomori* ten opzichte van *Sycophaga* een parasiet, en in betrekking tot *Ceratosolen* te vergelijken met een hyperparasiet.

Het is in het geval van de nauwe mutualistische symbiose van vijg en Agaonide zinvol, alle andere bewoners van het syconium te bezien in hun betrekking tot deze symbiose. Het blijkt dan dat de symbiose volledig kan zijn met als enige deelnemers de vijg en de Agaonide. Op deze symbiose parasiteren verscheidene soorten, op verschillende manieren. Sommige (in het gegeven voorbeeld *Ceratosolen gallii* en *Sycophaga sycomori*) hebben de mutualistische symbiont (*Ceratosolen arabicus*) niet direct nodig voor hun ontwikkeling, maar de symbiose van de vijg met alleen *Ceratosolen gallii* of *Sycophaga sycomori*, zonder *Ceratosolen arabicus*, zou na één generatie van de vijg ten gronde gaan (tenzij, zoals in Israël, de mens de vijg door stekken vermeerdert). *Apocrypta longitarsus* heeft tenminste één van de andere soorten direct nodig voor haar ontwikkeling.

De onderlinge afhankelijkheid van de mutualistische symbionten is zo groot dat geen van beide zich kan voortplanten zonder de aanwezigheid van de ander. Een en ander is weergegeven in het schema van fig. 6.

Specificiteit van de symbiose De ingewikkelde verhoudingen, waarvan in het voorgaande iets is gebleken, doen veronderstellen dat de symbiose van *Ficus* en de Agaonidae obligaat en 'soort-specifiek' is. Het blijkt ook steeds weer naarmate het onderzoek vordert: iedere soort vijg heeft haar eigen soort Agaonide als bestuiver. Het lijkt erop, dat de gastheer-keuze van de Agaonidae een belangrijke isolerende factor is tussen de soorten vijgen, en tussen de soorten Agaonidae.

Er bestaat een opvallende parallel tussen de classificatie van de vijgen en die van de Agaonidae (van der Vecht, 1956): van verwante soorten vijgen zijn ook de bestuivers onderling verwant. Het ligt voor de hand hierin een gemeenschappelijke fylogenetische ontwikkeling te zien: alle soorten van een groep vijgen zijn ontstaan uit één soort, en de Agaonidae die deze vijgen nu bestuiven zijn ontstaan uit de soort die destijds die ene moeder-soort vijg bestoof. Dit is fylogenetische specificiteit.

Toch is het niet zo dat men een Agaonide er niet toe zou kunnen krijgen eieren te leggen in syconia van 'vreemde' vijgen. Williams (1928)

bood, in het laboratorium, Agaonidae-vrouwtjes 'vreemde' syconia aan: de vrouwtjes gingen er in en legden soms ook eieren in de galbloemen.

Enkele jaren geleden werden de wespen beschreven uit de syconia van *Ficus stupenda*, verzameld op Borneo (Wiebes, 1966b). Deze *Ficus* is een 'wurgervijg', die over een andere boom heen groeit, en deze langzamerhand verstikt. In de galbloemen zaten, behalve een groot aantal soorten parasieten, jonge individuen van twee soorten Agaonidae. Dit zijn dus de nakomelingen van wespen die het jonge syconium moeten zijn binnengedrongen. De ene soort behoorde tot een geslacht waarvan andere soorten verwanten van *Ficus stupenda* bestuiven: deze Agaonide is dus waarschijnlijk de eigen bestuiver van *Ficus stupenda*. Ik heb de mogelijkheid geopperd dat de tweede soort Agaonide die in dezelfde syconia werd gevonden, de normale bestuiver zou zijn van een vijg die in dit geval het slachtoffer was geworden van de wurgervijg *Ficus stupenda*. Er zijn goede redenen te veronderstellen, dat Agaonidae de boom van 'hun' soort vijg vinden op de reuk, en Williams' proeven zouden er op kunnen wijzen dat de wespen, zodra de boom is gevonden, in de syconia kruipen die ze er vinden. In het geval dat een wurgervijg groeit over een andere soort vijg, of overal elders waar twee vijgen door elkaar heen groeien, is de mogelijkheid tot verwisseling niet uitgesloten. Het lijkt niet zo erg waarschijnlijk dat er van het stuifmeel dat de 'vreemde' wespen meebrengen, of dat wat hun nakomelingen eventueel zouden kunnen terugbrengen naar de 'eigen' vijg, veel terecht komt. De gastheer-keuze van de wespen is waarschijnlijk niet de enige isolerende factor tussen de soorten vijgen. Toch is hier een mogelijkheid tot bastaardering aanwezig.

Het geval van *Ficus stupenda* dient vermoedelijk als een toevallige verwisseling te worden beschouwd. Nu de betrekkingen tussen *Ficus sycomorus* en *Ceratosolen galili* bekend zijn, is de aandacht gevestigd op het mogelijke voorkomen van 'koekoekswespen' onder de Agaonidae, wellicht ook in de syconia van *Ficus stupenda*.

Het geval van *Ceratosolen galili* wijst op de mogelijkheid dat een Agaonide kan 'overstappen' op een vreemde vijg. Uit de aanwezigheid van stuifmeelkorfjes bij het vrouwtje blijkt immers duidelijk dat de voorouders eens als normale bestuivers hebben gediend. Met een toevallige gastheerverwisseling heeft men hier niet te maken: de soort is een normale symbiont van *Ficus sycomorus* in Oost Afrika en ook (of in een nauw verwante soort) in West Afrika. Dit lijkt moeilijk te rijmen met de hypothese dat de symbiose van *Ficus* en Agaonidae een stricte fylogenetische specificiteit vertoont, en men zal wel verdacht moeten zijn op

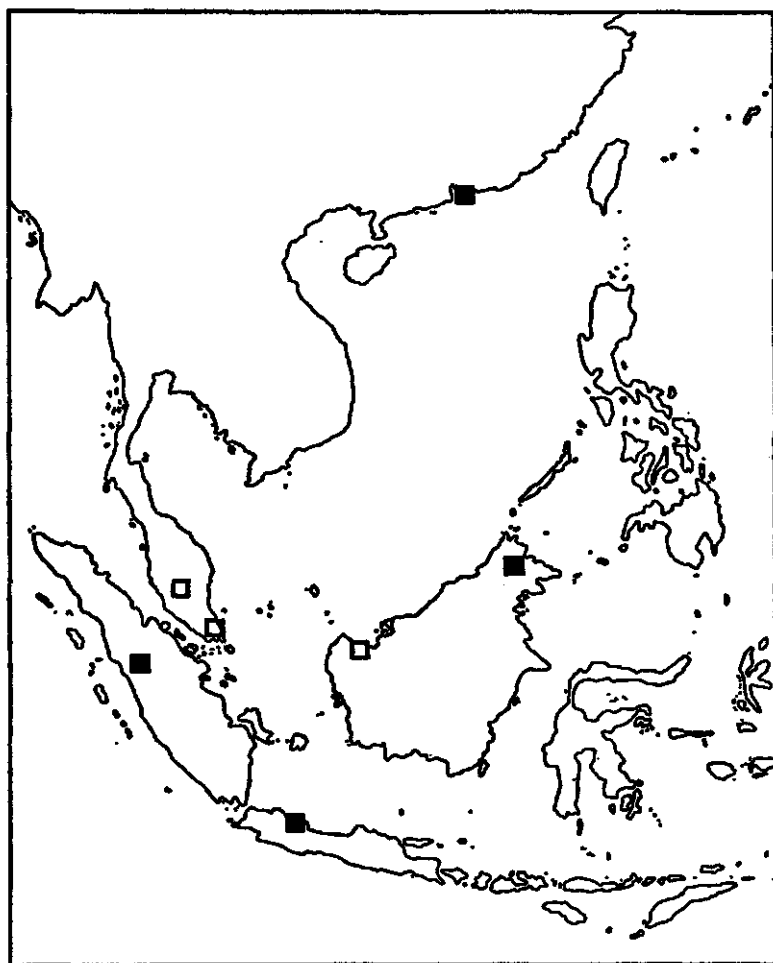


Fig. 7 *Verspreiding van Ceratosolen constrictus (zwarte blokjes) en Ceratosolen hewitti (witte blokjes), de bestuivers van Ficus fistulosa. Naar Wiebes (1963), veranderd.*

mogelijke afwijkingen van de systematische parallel tussen de classificaties van vijgen en vijgewespen.

Er is nog een groep van gevallen waarin de specifieke betrekkingen

niet lijken te bestaan. Eén daarvan is *Ficus fistulosa* met de twee bestuivers *Ceratosolen constrictus* en *Ceratosolen hewitti* (tabel 3). Uit het verspreidingskaartje (fig. 7) lijkt het zo te zijn dat deze twee bestuivers elkaar geografisch uitsluiten. In dit geval mag wel aangenomen worden dat de wespen sterker geografisch variëren dan de vijg, en dan dient men de twee *Ceratosolen*'s als ondersoorten van één soort te beschouwen. Ook het omgekeerde, één Agaonide die in verschillende streken verschillende vijgen bestuift, komt voor.

Over *Ficus auriculata* en *Ficus oligodon*, die beide door *Ceratosolen emarginatus* worden bestoven (zie tabel 3), volgen later nog bijzonderheden.

De meeste Sycophaginae lijken specifiek te zijn voor bepaalde vijgen. Hill (1967b: 99-102, tabel 2) geeft soorten parasieten op die, hoewel ze meestal in de syconia van één vijgesoort voorkomen, ook wel eens worden gevonden in die van een andere soort. Dit zal wel bij meer soorten parasieten voorkomen, maar over deze groep zijn nog erg weinig gegevens bekend.

Oorsprong van de symbiose Men neemt aan dat de symbiose tussen vijgen en vijgewespen oud is. Corner (o.a. 1958:21) noemt voor de tijd van oorsprong van *Ficus* het Krijt of vroeger, Croizat (1968: 118, 120) spreekt over de verspreiding vanuit een bepaald gebied in 'Trias-Jura' en 'Jura-vroeg Krijt'. Hoe vaag dit alles ook zij, het lijkt waarschijnlijk dat de symbiose een geschiedenis heeft van 100 tot 150 miljoen jaren. Fossiele gegevens over de symbiose zijn er niet, en we zullen bij onze speculaties wel moeten uitgaan van de huidige situatie in vergelijking tot wat bekend is van verwante groepen planten en wespen.

Ficus maakt deel uit van de familie *Moraceae*, waartoe o.a. ook behoren de moerbeï (*Morus*) en de broodboom (*Artocarpus*). Bij *Ficus* staan de bloemen op de 'bloemkoek' naar de binnenkant van het syconium gericht, bij *Morus* en *Artocarpus* staan ze aan de buitenkant op de gemeenschappelijke spil van de bloeiwijze. Wat nu interessanter is dan de theorieën over de morfologie van deze bloeiwijzen, is de vraag naar de bestuiving van de bloemen. Over *Artocarpus* bestaat een artikel door Van der Pijl (1953) waaraan het volgende is ontleend.

Sommige soorten van *Artocarpus* hebben stofdroog stuifmeel, en de bloeiwijzen geuren niet: ze hebben een windbestuiving. De bloeiwijzen van *Artocarpus heterophylla* echter hebben een zoete geur van honing en gebrande suiker, en het stuifmeel, dat kleverig is, wordt geproduceerd

in kleine hoeveelheden. Twee soorten vliegen bezoeken de bloemen, en deze vliegen leggen hun eieren in de mannelijke bloeiwijzen die, eenmaal afgevallen, vergaan op de grond. Van der Pijl wijst op de verbinding die hier begint tussen bestuiving en broedplaats voor de bestuiver; deze verbinding zou uiteindelijk kunnen leiden tot een binding voor de hele levenscyclus. Dit is waarschijnlijk wat men zich inderdaad moet voorstellen van het ontstaan van de symbiose tussen vijgen en vijgewespen, zij het dan dat de volgorde bij deze wespen vermoedelijk is geweest het langzamerhand dienstbaar worden aan de bestuiving, van wespen die al hun eieren legden in de bloeiwijzen van de proto-Moraceae die eens *Ficus* zouden worden. Dergelijke Chalcidoidea, waarvan de larven zich ontwikkelen in de vruchtbeginsels of zaden van planten, kent men ook nu nog, bijvoorbeeld *Megastigmus brevicaudis* in zaden van *Sorbus*, en andere soorten in zaden van verscheidene coniferen.

Het heeft zin de Agaonidae, zonder een verwantschap of directe afstamming te veronderstellen, te vergelijken met *Megastigmus* of andere 'normale' Chalcidoidea. De fytofage *Megastigmus*-soorten verschillen trouwens zelf al van de entomofage soorten uit dit geslacht en andere Chalcidoidea, o.a. in de kleur: ze missen de metaalkleurige delen die zo karakteristiek zijn voor veel Chalcidoidea. Ook de vrouwtjes van de Agaonidae zijn bruin of geelbruin, zonder blauwgroene metaalkleuren. Ze hebben bovendien kenmerken die direct verband houden met de manier waarop ze hun ei-afzetplaats in het syconium, tussen de schubben van het oog door, moeten bereiken (zie fig. 8).

Men kan, bij de veronderstellingen over de oorsprong van de symbiose en de vorm van de oorspronkelijke symbionten, niet veel meer doen dan gissen. Over de plaats van de Agaonidae in het systeem van de Chalcidoidea is, bij de huidige stand van onze kennis, nog niet veel te zeggen. Ze lijken, ook in kenmerken die niet op de fytofage levenswijze betrekking hebben, het meest op sommige Torymidae.

Ficus wordt door Corner (1962a) ten dele gekarakteriseerd door de symbiose met de Agaonidae. De verwantschap van *Ficus* met andere Moraceae (bijvoorbeeld *Sparattosyce*, fig. 9) is duidelijk; men zou bovendien kunnen veronderstellen dat sommige proto-Moraceae waaruit zowel *Ficus* als *Sparattosyce* zijn ontstaan dergelijke gesloten bloeiwijzen hadden die bij de 'bloei' (anthesis) òf opensprongen (zoals nu nog bij de mannelijke bloeiwijzen van *Sparattosyce* en, minder regelmatig, in enkele *Ficus*-soorten), òf waarbij de stijlen van de vrouwelijke bloemen door het 'oog' naar buiten staken. In die zin zou Croizat (1968: 24) gelijk kunnen

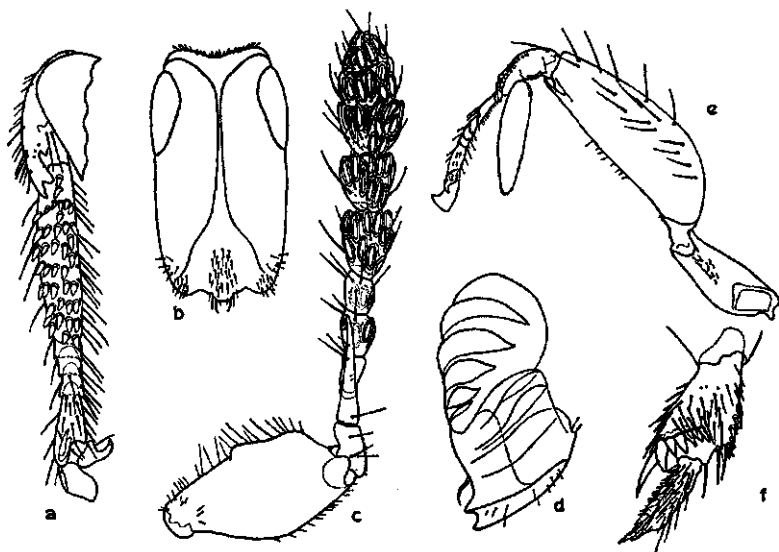


Fig. 8 Onderdelen van vrouwelijke vĳgewespen, waaraan sommige structuren te zien zijn die gebruikt worden bij het binnendringen van het syconium. a-d, Agaonidae: a, scheen en voetleden van de voorpoot, met tanden en stekels; b, kop van voren, met ongechitiniseerde middengroef, waardoor de kop gemakkelijk vervormbaar is; c, spriet, met grote schaft en sterk verlengd derde lid; d, voorkaak met ribbels, en aanhangsel met ribbels. e-f, Sycophaginae: e, voorpoot met plaatvormig aanhangsel aan de scheen; f, scheen en eerste voetleedje van de achterpoot, met tanden en stekels. Grotendeels naar Grandi (1955) en Wiebes (1968b).

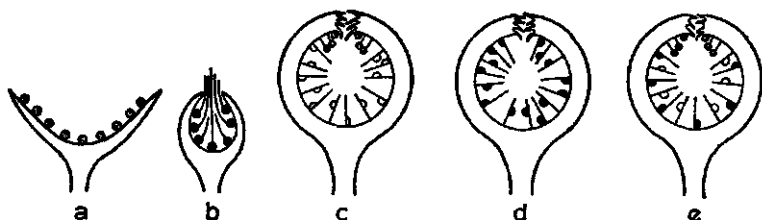


Fig. 9 Bloeiwijzen van Sparattosyce (a, mannelijk; b, vrouwelijk), een tweehuizige Ficus (c, mannelijk, met galbloemen; d, vrouwelijk), en Sycomorus (e, eenhuizig: mannelijke en vrouwelijke bloemen, en galbloemen, in één syconium), schematisch. De mannelijke bloemen zijn gestippeld aangegeven, de vrouwelijke zwart, en de galbloemen wit. Naar Corner (1962a), veranderd.

hebben in zijn opvatting dat de *Ficus*-vorm van het syconium een vroege verschijning is in de evolutie van de Moraceae. Zijn argumenten zijn echter niet ter zake: het is niet de vorm van het syconium op zichzelf die een verdere differentiatie inperkt, maar veeleer de nauwe mutualistische symbiose met de Agaonidae, die, eenmaal ontstaan, beide deelnemers beperkt tot een differentiatie op een laag taxonomisch niveau.

Bij *Sycophaga*-vrouwtjes vindt men aanpassingen die vergelijkbaar zijn met die van de Agaonidae (fig. 8). De kop is plat, met een smalle lengtegroef; de voorschenen hebben een serie tanden, en de achterschenen een kam met platte stekels. Ook bij andere Torymidae vindt men bijzondere structuren: aanhangels aan de voorkaken of de voorschenen (sommige Sycoecini) die doen denken aan de kaak-aanhangsels van de Agaonidae maar er kennelijk niet homoloog mee zijn, of stekeltjes aan de zijkant van het borststuk, of een kam op de achterschenen zoals bij *Sycophaga* (sommige Otitesellini). Het is duidelijk dat in verscheidene groepen verschillende aanpassingen zijn ontstaan die alle het binnendringen van het syconium via het oog mogelijk maken. We zullen later zien dat dit evenzo geldt voor de aanpassingen aan de ei-afzetting door de dikke wand van het syconium.

De veranderingen van de Agaonidae (ten opzichte van andere Chalcidoidea), die direct te maken hebben met het bestuivings-syndroom zijn de stuifmeelkorfjes en de bestuivingsbewegingen, het gedrag dat eer in dit overzicht is genoemd. 'Syndroom' in deze zin is een begrip uit de bloembioogie (bestuivings-oecologie), dat het totaal benoemt van kenmerken die met een bepaald bestuivingstype te maken hebben. Het gedrag van de mannetjes van de Agaonidae behoort ook tot dit syndroom, in zover het maakt dat het stuifmeel vrij komt uit de mannelijke bloemen. Als men het resultaat van het knagen van de Agaonidae-mannetjes vergelijkt met dat van de mannetjes van *Sycophaga*, is het duidelijk dat men in het ene geval het gedrag kan rekenen tot het bestuivings-syndroom, terwijl in het andere geval een zelfde gedrag niets met bestuiving te maken heeft: elk onderdeel van een syndroom heeft pas als zodanig zin in aanwezigheid van de andere onderdelen. Men kan zich zo ook voorstellen hoe een bepaald kenmerk, ontstaan in een ander verband (bijvoorbeeld: het verlaten van het syconium), met andere kenmerken (die eveneens afzonderlijk, d.w.z. onder andere omstandigheden, kunnen zijn ontstaan) kan samenkomen tot een volledig patroon van een zeer ingewikkeld bestuivingstype.

Zo kan men zich het ontstaan van de symbiose van *Ficus* en Agaonidae

in grote trekken voorstellen als een ontwikkeling vanuit een samenleving van proto-Agaonidae met de proto-Moraceae in wier bloeiwijzen de larven leven, tot de wederkerige afhankelijkheid waarin ook de *Ficus* voor zijn voortplanting is aangewezen op de andere symbiont: de Agaonide wordt van 'parasiet' en *Ficus* van 'gastheer', tot mutualistisch symbiont.

Vrij vroeg in de ontwikkeling moet de interspecifieke betrekking zijn ontstaan, wellicht al in het parasitaire stadium (zoals bijvoorbeeld ook de fytofage *Megastigmus*-soorten vrij beperkt zijn in hun gastheer-keuze). Tot deze veronderstelling noopt de systematische parallel die we vinden tussen de classificaties van Agaonidae en *Ficus* (tabel 2).

De parasieten, die al enkele malen terloops of in vergelijking met de Agaonidae zijn genoemd, komen waarschijnlijk uit zeer verschillende groepen. Hier kan gewezen worden op de wespen die nu nog samengevoegd zijn in de onderfamilie *Sycophaginae* van de *Torymidae*. De indeling in kleinere groepen (tribus) is aangegeven in tabel 1. Van der Vecht (1960) heeft er op gewezen dat de verlenging van het achterlijf bij de 'staartwespen', die nodig is ter geleiding van de legboor bij de eiafzetting door de schil van het syconium, op verschillende manieren tot stand kan zijn gekomen. Men kan veronderstellen dat de vijf, in de loop van de evolutie, is geselecteerd in de richting van een verdikking van de syconium-wand. De manier waarop op hun beurt de parasieten, door verlenging van de legboor en daarmee samenhangende morfologische veranderingen, deze ontwikkeling bijhouden, kan een aanwijzing geven naar hun verwantschap. Fig. 10 geeft een aantal voorbeelden uit de groepen genoemd in tabel 1.

De *Sycophagini* zijn, zowel wat hun legboor-mechanisme betreft als naar andere kenmerken, duidelijk verwant met de *Torymus*-soorten die ook in de gematigde streken voorkomen als parasieten in allerlei gallen. Bij de *Sycophagini* wordt de legboor als het ware achterwaarts in het syconium gelopen (fig. 10a, b). Dit geldt niet alleen voor de staartwespen die van buiten af in het syconium prikken, maar ook voor *Sycophaga sycomori* die in het syconium eieren legt. Galil en Eisikowitch (1969) beschrijven het gedrag van deze soort als volgt: "De wesp gaat hoog op de poten staan en steekt de legboor recht achteruit. Als de juiste ei-afzetplaats is gevonden loopt de wesp achteruit, terwijl ze de legboor in het vruchtbeginsel prikt". Dit gedrag is verschillend van bijvoorbeeld dat van *Ceratosolen arabicus*, die recht onder zich in de stamper prikt (fig. 4).

Bij de *Apocryptini* kunnen de ringen van het achterlijf als de onderdelen van een telescoop uit elkaar worden geschoven, waardoor de punt van

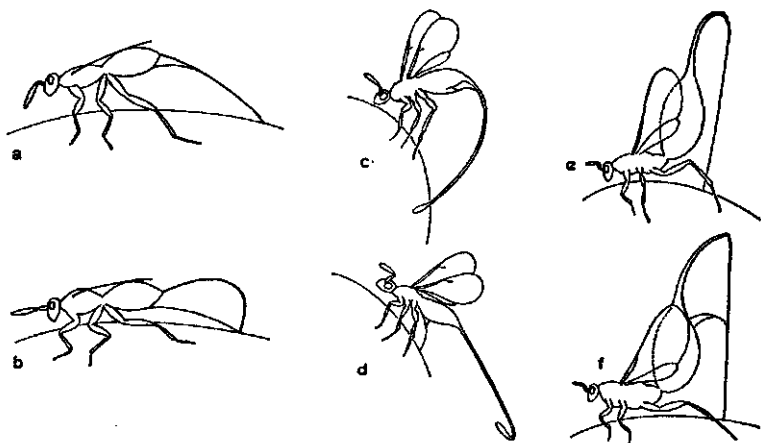


Fig 10 De houdingen van vrouwtjes van verschillende groepen *Sycophaginae*, vlak voor en tijdens de ei-afzetting. a, b, *Sycophagini*; c, d, *Sycoryctini*; e, f, *Philotrypesini*. Naar Ansari (1966) en Joseph (1953, 1958).

het achterlijf hoog boven de ondergrond (de syconium-wand) kan worden opgericht om de legboor recht in het syconium te drijven. Bij de *Philotrypesini* (fig. 10e, f) zijn de laatste twee ringen van het achterlijf verlengd. Bij de *Sycoryctini* (fig. 10c, d) is alleen de negende (laatste) achterlijfsring zeer lang en buisvormig; de bewegingen tijdens de ei-afzetting lijken op die van de *Sycophagini*.

Dergelijke gedragingen wijzen er op dat we hier met ten minste twee verwantschapsgroepen van parasieten te doen hebben, wat gestaafd wordt door vele andere, morfologische kenmerken. Eén groep, de *Sycophagini*, bestaat uit *Torymidae* die zich in een vrij vroeg stadium (de groep komt in alle werelddelen voor) moeten hebben gespecialiseerd op de samenleving met *Ficus*. De andere groepen (*Apocryptini*, alleen in Afrika, Azië en Australië; *Sycoryctini*, tot nu toe ook alleen uit deze werelddelen bekend; *Philotrypesini*, alleen bekend uit de Oude Wereld) kunnen zich uit één of meer andere groepen van kortstaartige *Torymidae* hebben ontwikkeld, in een later stadium dan de *Sycophagini*.

Er zijn meer van zulke groepen parasieten.

In de beschouwingen zijn tot nu toe de mannetjes van de vijgewespen bijna niet genoemd. Ze verschillen zoveel van de vrouwtjes, dat ze nauwe-

lijks als wespen te herkennen zijn. Vergelijkend morfologisch onderzoek aan deze mannetjes is onontbeerlijk voor het opstellen van de verwantschapsgroepen. Zo blijkt de nauwe verwantschap tussen *Sycophaga* (waarvan de vrouwtjes door het oog van het syconium heen naar binnen komen en daarvoor organen bezitten die ze doen lijken op Agaonidae) en andere Sycophagini (waarvan de vrouwtjes met hun lange legboor de wand van het syconium doorboren en daardoor meer lijken op andere Torymidae) duidelijk uit de morfologie van de mannetjes, die tot nu toe zelfs generiek niet te onderscheiden zijn (Wiebes, 1968a).

Een bespreking van de veelvormigheid van de mannelijke vijgwespen, zou hier te ver voeren. Fig. 11 geeft tekeningen van een paar soorten.

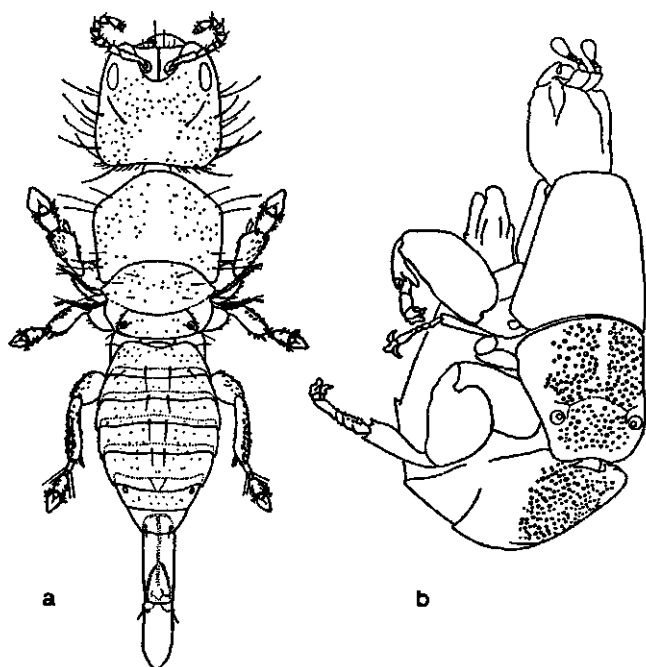


Fig. 11 Mannetjes van vijgwespen. a, *Philotrypesis*; b, *Agaon*. Naar Grandt (1955) en Wiebes (1968b).

Vergelijking van de classificaties van vijgen en vijgewespen

Vijgen en hun bestuivers Tabel 2 geeft een overzicht van een groepering van de vijgen (naar Corner, 1965), met daarnaast de geslachten van Agaonidae waarvan bekend is dat de soorten de vijgen bestuiven. Hierbij is geen onderscheid gemaakt tussen de verschillende verwantschapsgroepen binnen het geslacht *Blastophaga*, dat nog niet voldoende is bewerkt. Ook van de Afrikaanse en Amerikaanse vijgen zijn de verwantschapsgroepen nog niet goed bekend.

Er blijkt een systematische parallel te bestaan, die nog duidelijker wordt wanneer de vijgen en vijgewespen in nog kleinere groepen ('series' bij *Ficus*, 'soort-groepen' bij de Agaonidae) ingedeeld zouden zijn geweest. Eén voorbeeld wordt hier besproken.

De vijgen die tot gastheer dienen voor soorten van het geslacht *Ceratosolen* behoren tot verscheidene secties van de ondergeslachten *Ficus* en *Sycomorus* (zie tabel 2). Eén slecht gedocumenteerde uitzondering blijft buiten beschouwing, terwijl om der wille van de duidelijkheid de opsomming van de soorten in tabel 3 niet volledig is.

De wespen van sectie *Neomorphe* zijn duidelijk verwant met die van *Sycomorus*, zodat men zich afvraagt waarom de vijgen in zo verschillende ondergeslachten zijn geplaatst. Het blijkt dat Corner in 1958 de tweehuizige vijgen van sectie *Neomorphe* nog verenigde met de éénhuizige van *Sycomorus*. Later, in 1960(b), scheidde hij de twee groepen en hij herkende in sectie *Neomorphe* twee series: de *Variegatae*, die verwantschap vertonen met het ondergeslacht *Sycomorus*, en de *Auriculatae*, verwant met de sectie *Sycocarpus*. Hij somt op in welke kenmerken de soorten van serie *Variegatae* lijken op *Sycomorus*, maar, zo zegt hij: ze zijn tweehuizig, en ze zijn geografisch geïsoleerd van Afrika waar de meeste *Sycomorus*-soorten voorkomen. De verwantschap van de serie *Auriculatae* met sectie *Sycocarpus* blijkt te berusten op de gelijkenis van *Ficus auriculata* en *Ficus oligodon*; de laatste soort werd in 1960 door Corner geplaatst in een ondersectie van *Sycocarpus*.

Bij het bestuderen van de Agaonide van *Ficus oligodon*, bleek geen morfologisch verschil met *Ceratosolen emarginatus* uit de syconia van *Ficus auriculata* (Wiebes, 1963). Dit gaf Corner (1962b) aanleiding zijn indeling te herzien. Hij plaatste *Ficus oligodon* in *Neomorphe*, en hij beschouwde de onmiskenbare gelijkenis van *Ficus oligodon* met sommige *Sycocarpus*-soorten als het gevolg van een evenwijdige evolutie. In dit geval hielpen de entomologische gegevens de botanicus de kenmerken

Tabel 2 *Vergelijking van de classificatie van Ficus met die van de Agaonidae.*

<i>Ficus</i>		<i>Agaonidae</i>		
		Azië en Australië	Afrika	Amerika
Onderge- slacht sectie	<i>Urostigma</i> <i>Urostigma</i> <i>Leucogyne</i> <i>Conosycea</i>	<i>Blastophaga</i> <i>Maniella</i> <i>Deilagaon*</i> <i>Eupristina</i> <i>Waterstoniella*</i> <i>Parapristina</i>	<i>Elisabethiella</i>	
	<i>Stilpnophyllum</i> <i>Malvanthera</i> <i>Galoglychia</i>	<i>Blastophaga</i> <i>Pleistodontes*</i>	<i>Agaon*</i> <i>Allotriofoon</i>	
	<i>Americana</i>			<i>Julianella</i> <i>Secundeisenia</i> <i>Tristaniella</i>
Onderge- slacht sectie	<i>Pharmacosycea</i> <i>Pharmacosycea</i> <i>Oreosycea</i>	<i>Dolichoris</i> <i>Blastophaga*</i>	<i>Tetrapus</i>	
Onderge- slacht sectie	<i>Ficus</i> <i>Ficus</i> <i>Rhizocladus</i> <i>Kalosyce</i> <i>Sinosycidium</i> <i>Sycidium</i>	<i>Blastophaga*</i> <i>Blastophaga</i> <i>Blastophaga</i> ? <i>Ceratosolen</i>	<i>Blastophaga</i>	
	<i>Adenosperma</i> <i>Neomorphe</i> <i>Sycocarpus</i>	<i>Liporrhopalum</i> <i>Ceratosolen</i> <i>Ceratosolen</i> <i>Ceratosolen</i>	<i>Liporrhopalum</i>	
Onderge- slacht	<i>Sycomorus</i>	<i>Ceratosolen</i>	<i>Ceratosolen</i>	

*In elk van deze groepen is één uitzondering op de systematische parallel bekend

van *Ficus* beter te begrijpen. *Ficus auriculata* en *Ficus oligodon* hebben, op het Aziatische vasteland, grotendeels dezelfde verspreiding, en het lijkt alsof ze soms bastaarderen. In het gebied waar men alleen *Ficus oligodon* vindt, in Malakka, komen de vormen voor die lijken op sommige

Tabel 3 Drie grote groepen van Ceratosolen en hun gastheervrjgen (terwille van de duidelijkheid is de opsomming niet volledig).

Ondergeslacht sectie ondersectie serie onderserie	Ficus-soorten	Ceratosolen-soorten			
		I pygmaeus- groep enz.	II appendiculatus-groep		III bakeri- groep enz.
			Azië	Afrika	
<i>Ficus</i>					
<i>Ficus</i>					
<i>Pseudopalmeae</i>	<i>F. pseudopalma</i>				<i>C. bakeri</i>
<i>Prostratae</i>	<i>F. semicordata</i>		<i>C. graveyi</i>		
<i>Pungentes</i>	<i>F. minahassae</i>	<i>C. pygmaeus</i>			
	<i>F. pungens</i>	<i>C. nanus</i>			
<i>Adenosperma</i>	<i>F. adenosperma</i>				<i>C. adenospermae</i>
	<i>F. verticillaris</i>				<i>C. bimerus</i>
<i>Neomorpha</i>					
<i>Auriculatae</i>	<i>F. auriculata</i>		<i>C. emarginatus</i>		
	<i>F. oligodon</i>		<i>C. emarginatus</i>		
<i>Variegatae</i>	<i>F. variegata</i>		<i>C. appendiculatus</i>		
	<i>F. semivestita</i>		<i>C. grandii</i>		
<i>Sycocarpus</i>					
<i>Auriculisperma</i>	<i>F. cynaroides</i>				<i>C. sordidus</i>
	<i>F. salomonensis</i>				<i>C. boschnad</i>
	<i>F. itoana</i>				
<i>Papuasyce</i>					
<i>Sycocarpus</i>	<i>F. fistulosa</i>	<i>C. constructus</i>			
<i>Tuberculifasciculatae</i>	idem	<i>C. hewitti</i>			
	<i>F. capensis</i>			<i>C. capensis</i>	
	<i>F. mauritanus</i>			<i>C. coecus</i>	
	<i>F. racemosa</i>		<i>C. fusciceps</i>		<i>C. occultiventris</i>
	<i>F. sur</i>				<i>C. arabicus</i>
<i>Sycomorus</i>	<i>F. sycomorus</i>				<i>C. galili</i>
	idem				

soorten van *Sycocarpus*. In hoeverre de twee werkelijk goede soorten zijn zou experimenteel moeten worden getoetst.

Een en ander was voor Corner geen aanleiding *Neomorphe* weer, zoals in 1958, op te nemen in *Sycomorus*, noch ook om *Neomorphe* te verenigen met *Sycocarpus*. In 1967 echter overwoog hij alle *Ceratosolen*-vijgen (zie tabel 3) op te nemen in één ondergeslacht *Sycomorus*. Zijn bezwaar bleef dat er voor een dergelijk complex geen botanisch diagnostisch kenmerk te vinden was. Het overwegende kenmerk is entomologisch: *Ceratosolen*.

De parasieten Van de parasieten wordt hier eerst *Apocrypta* genoemd, het geslacht waartoe ook *A. longitarsus* behoort die we bij de bespreking van de wespen uit de syconia van *Ficus sycomorus* al zijn tegengekomen. De soorten van *Apocrypta* parasiteren, voor zover bekend, alleen in de syconia van *Ceratosolen*-vijgen (tabel 3) en wel bij *Neomorphe*, ondersectie *Sycocarpus*, en bij *Sycomorus*. Dit zou dus een reden kunnen zijn om voor deze groepen een gemeenschappelijke voorouder te veronderstellen waarbij, eens, *Apocrypta* zich heeft gevestigd.

Sycophaga, de verwanten van *Sycophaga sycomori* uit *Ficus sycomorus*, komt alleen voor in de syconia van Afrikaanse soorten van *Sycomorus*, en niet in de ene Indo-Maleische soort *Ficus racemosa*.

Elk van de genoemde groepen – de *Ceratosolen pygmaeus*-groep en verwanten, de *Ceratosolen appendiculatus*-groep, *Apocrypta*, en *Sycophaga* – kunnen we opvatten als verworvenheden van de symbiose. In deze gedachtengang vormt het stel Agaonidae-kenmerken dat we aanduiden met de naam *Ceratosolen*, de eerste (vroegste) verworvenheid; *Apocrypta*, die bij een kleiner aantal groepen voorkomt, is dan een jongere toevoeging, terwijl het ontstaan van *Sycophaga* van nog jongere datum moet zijn geweest. In deze zin is dan ook *Sycomorus* (waarbij de rang van dit taxon even buiten beschouwing gelaten kan worden) een aanvaardbare groep voor alle eenhuizige vijgen met bestuivers van de *Ceratosolen appendiculatus*-groep, met *Apocrypta* en *Sycophaga*, en die met alleen *Ceratosolen* en *Apocrypta*; *Neomorphe* (tweehuizig, met de *Ceratosolen appendiculatus*-groep en *Apocrypta*) de zustergroep van *Sycomorus*; ondersectie *Sycocarpus*, met de aan de *Ceratosolen appendiculatus*-groep verwante *Ceratosolen pygmaeus*-groep en haar derivaten en *Apocrypta*, de zustergroep van *Sycomorus* + *Neomorphe*; en de vijgen met de *Ceratosolen armipes*-groep en verwanten, en zonder *Apocrypta*, misschien de zustergroep van *Sycomorus* + *Neomorphe* + ondersectie *Sycocarpus*. In fig. 12 is een en ander schematisch weergegeven.

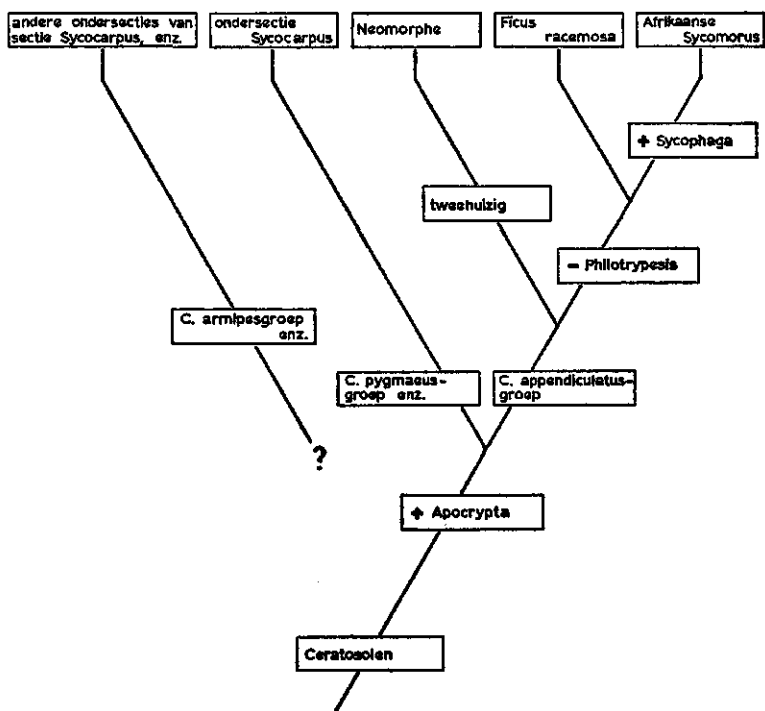


Fig. 12 Suggesties voor het opstellen van zustergruppen binnen de groepen vijgen die Ceratosolen als bestuivers hebben.

Een opvallende bijzonderheid van *Sycomorus*-vijgen is dat men in de syconia geen *Philotrypesis* aantreft. Soorten van *Philotrypesis* zijn bij bijna alle vijgen-groepen te vinden, zo algemeen dat in het geval van *Sycomorus* geneigd is aan te nemen dat een voorouder *Philotrypesis* 'verloren' heeft. Dit laat meteen de beperking van de methode zien voor zover het de parasieten betreft: hoewel de aanwezigheid van een bepaalde parasiet in de symbiose misschien kan dienen als een verwantschapskenmerk, is de afwezigheid van de parasiet niet zonder meer als zodanig te gebruiken.

Op een dergelijke manier kan men aan de kenmerken aflezen welke groepen zustergruppen zijn (d.w.z. worden verondersteld terug te gaan op één gemeenschappelijke voorouder), een methode die in de zoölogie door Hennig (1950) is geïntroduceerd. Men komt dan tot een andere classifi-

catie dan bijv. die van Corner in 1962. De eerste reactie (op het vinden van *Sycocarpus*-kenmerken in *Ficus oligodon*, die op dat ogenblik werd herkend als behorende tot *Neomorphe*), zegt Corner (1962b: 395), zou zijn *Neomorphe* en *Sycocarpus* in één groep op te nemen. Corner doet dit toch niet want, zo zegt hij over *Sycocarpus*: "its origin is not to be found in modern *Neomorphe*". Ook in het schema van fig. 12 zijn geen argumenten te vinden om *Neomorphe* samen met *Sycocarpus* in één groep te verenigen. Niet omdat de één in de huidige vertegenwoordigers van de ander niet zijn voorouders zou hebben of omdat de voorouders van de één er niet zo zouden hebben uitgezien als de ander nu (dit is waarschijnlijk meer wat Corner bedoelt), maar omdat er geen reden is een gemeenschappelijke voorouder te veronderstellen van *Sycocarpus* en *Neomorphe*, recenter dan de voorouder van één van die twee groepen met een andere.

Geografische vicariantie, zoals tussen *Sycomorus* en *Neomorphe*, spreekt niet tegen een verwantschap zoals uit een aangehaalde passage zou blijken, maar is één van de argumenten vóór het aannemen van de twee als zuster groepen.

Naarmate er meer gegevens worden verkregen over de symbionten van *Sycidium* (Hill, 1969: Agaonidae) is er wat voor te zeggen de kenmerken van *Ceratosolen pygmaeus* en *nanus*, en die van *Ceratosolen gravellyi*, anders te waarderen dan ik in 1963 deed. *Sycidium* omvat een groot aantal vijgen, verspreid over Afrika, Azië en Australië, en bij de bestuivers vindt men veel afzonderlijke kenmerken die ook terug te vinden zijn in *Ceratosolen* en *Blastophaga* (Wiebes, 1964). Deze kenmerken zouden, als ze in bepaalde combinaties voorkomen, zoals bij de genoemde soorten, een gelijkenis met *Ceratosolen* kunnen veroorzaken die echter daarom nog niet op verwantschap hoeft te wijzen. De mogelijkheid dat *Sycidium* een zuster groep is van alle vijgengroepen die in het schema van fig. 12 zijn genoemd, dient nader te worden overwogen.

Hier, zowel als bij *Ceratosolen* uit de sectie *Ficus* (zie tabel 3), dienen op grond van de nieuwe gegevens de bestaande indelingen opnieuw ter bespreking te worden gesteld.

De symbiose als indelingseenheid Wat in het voorgaande is gebeurd, is de symbiose als indelingseenheid nemen, met de symbionten (met al hun kenmerken) als kenmerken van de symbiose.

Op het ogenblik zijn de vijgen veel beter bekend dan de vijgewespen. Dit brengt het gevaar met zich mee dat te veel nadruk wordt gelegd op de botanische kenmerken, vooral ook bij biogeografische argumenten.

Naarmate de wespengroepen beter bekend worden (zoals nu langzamerhand *Ceratosolen*) moet het mogelijk zijn op een meer evenwichtige manier de indeling van één groep symbionten te toetsen aan de kenmerken van alle andere. Dit is wat Hennig (1950) de "Methode der wechselseitigen Erhellung" noemde. De toepassing van deze methode geeft de mogelijkheid afzonderlijke kenmerken te wegen. Zo is de éénhuizigheid van *Sycomorus* als doorslaggevend kenmerk van een apart ondergeslacht, op grond van onze huidige kennis van de symbiose gewogen en te licht bevonden.

Uiteindelijk moet dit leiden tot een classificatie van symbiosen die beter is dan de huidige, nogal eenzijdige classificaties van de afzonderlijke groepen van symbionten. Slechts een dergelijke classificatie zal men werkelijk kunnen gebruiken als betrouwbare toets voor biogeografische theorieën en fylogenetische veronderstellingen.

Het biosystematisch patroon anno 1969

PROF. DR. F. A. STAFLEU

Het is nauwelijks een toeval te noemen dat er in de paar maanden, die aan dit symposium over biosystematiek voorafgegaan zijn, niet minder dan vijf uitvoerige publikaties verschenen zijn van voordrachten gehouden op vergelijkbare bijeenkomsten (Cowan, 1969; Drake, 1968; Hawkes 1968; Heywood, 1968; Sibley, 1969). Deze haast koortsachtige activiteit wijst op de grote vlucht die de systematiek de laatste jaren genomen heeft. Eens te meer begint zich de centrale rol van de biosystematiek in de biologie duidelijk af te tekenen: vrijwel alle geavanceerde richtingen in de biologie (moleculair, biochemisch, oecologisch, numeriek) spelen een belangrijke rol in deze snelle ontplooiing.

De vergaande veranderingen die zich in de systematische biologie gedurende het afgelopen decennium voltrokken hebben, worden duidelijk als we even terugkijken op een symposium te Uppsala ter gelegenheid van de 250ste geboortedag van Linnaeus in mei 1957 (Hedberg, 1958), dat vergeleken kan worden met het symposium van Ann Arbor (Sibley, 1969) en met dat van vandaag. Op eerstgenoemd symposium was bijna het hele zoölogische en botanische 'establishment' aanwezig, met één of twee wat jonge, veelbelovende biologen. Van de 28 voordrachten was er één die, heel in de verte, iets met chemie te maken had (over hallucinogene stoffen bij schimmels). Er was geen enkele voordracht waarin numerieke, biometrische of statistische methoden een overwegende rol speelden, geen enkele ook over microbiologie of ethologie. Er werden nog tamelijk veel, namelijk vijf, zuiver theoretische voordrachten gehouden, ook vijf die we nu klassiek-taxonisch zouden noemen en niet minder dan elf uit het gebied van wat toen nog de 'new systematics' heette, genetisch-cytologisch-experimenteel getint. De mechanismen van variatie en evolutie stonden op de voorgrond, en in feite weerspiegelde het symposium een situatie die zich al in de dertiger en veertiger jaren had ontwikkeld, zij het dan dat in 1957 een grote mate van verfijning was bereikt.

Kijken we nu echter naar de symposia van de laatste twee jaar, en bij-

voorbeeld ook naar de inhoud van Systematic Zoology en Taxon, dan krijgen we een totaal ander beeld. Natuurlijk is er nog steeds een solide kern van klassiek taxonomisch werk, vooral bij groepen die nog niet of nauwelijks toegankelijk zijn voor de moderne technieken (kruisingen met bomen uit het Amazone-gebied bijvoorbeeld blijven nog wat moeilijk) en waarbij de taxonoom zijn vergelijkend morfologisch onderzoek slechts in zeer beperkte mate kan aanvullen met andere methoden. Op vele gebieden echter heeft zich een zoeken naar nieuwe kenmerken ontwikkeld dat naar aard en resultaten spectaculair genoemd mag worden. Op sommige van deze gebieden, zoals bijvoorbeeld dat van de systematiek der bacteriën heeft de nieuwe aanpak al geleid tot ingrijpende veranderingen en verbeteringen. In andere, al beter bekende groepen, hebben de nieuwe methoden dikwijls verfijningen mogelijk gemaakt en, verrassend en verheugend vaak, ook nadere bevestiging gebracht van oorspronkelijk op grond van zuiver morfologisch onderzoek verkregen opvattingen.

Door deze veelheid van mogelijkheden, en door de afwezigheid van een dominerende richting, is het biosystematisch patroon anno 1969 (in de terminologie van Barkman) fijnkorrelig. Het milieu van de huidige biosystematiek is oecoclien, er zijn geen scherpe, abrupte grenzen, maar er is een sterk gedifferentieerde gevarieerdheid. Natuurlijk kunnen zich te allen tijde weer storingen voordoen (in het verleden zijn ze talrijk geweest), maar met de toenemende gecompliceerdheid van de groei wordt het steeds onwaarschijnlijker, dat zulk een storende invloed het hele patroon zou uitwissen of ingrijpend veranderen. De huidige biosystematiek is gekenmerkt door talrijke interdisciplinaire contracten; het aantal hulpwetenschappen is groter dan ooit tevoren.

Het informatieprobleem

De veelheid van methoden en technieken maakt, dat het gebied van de biosystematiek steeds moeilijker te overzien is. Het geven van een synthetisch beeld door één waarnemer wordt welhaast onmogelijk, omdat niemand werkelijk de consequenties en de betekenis van de vele nieuwe informatie kan overzien. Er bestaat dan ook een reëel gevaar voor een te grote divergentie waarbij de subdisciplines welhaast zelfstandig worden. Niet alle chemotaxonomen bijvoorbeeld zijn gezegend met het synthetisch vermogen van Hegnauer, die er nog in slaagt in zijn grote samenvattende werk (1962-1966) het verband met de overige systematiek niet alleen te behouden maar zelfs nog centraal te stellen. We kennen allen de

excursies van sommige collega's naar de sfeer van de alleszalmakende eigen methodiek. Over het geheel echter is men zich van deze tendens tot divergentie wel bewust, al kan men er niet altijd wat aan doen. Van der Land heeft terecht gewezen op het probleem van de informatieverwerking in de biosystematiek. Het is echter niet alléén een kwestie van verwerken, het is allereerst ook een kwestie van het beschikbaar stellen van de informatie. Artikelen van biosystematische betekenis worden gepubliceerd niet in honderden maar in duizenden periodieken. Biological Abstracts had op 1 October 1968 7444 tijdschriften uit 94 landen waaruit regelmatig biologische informatie werd geabstraheerd. Het is waarschijnlijk, dat in meer dan de helft van deze tijdschriften artikelen voor kunnen komen die van belang zijn voor de biosystematiek. We moeten hierbij bedenken dat Biological Abstracts op systematisch gebied niet eens een bijzondere graad van volledigheid bereikt.

Moderne informatie-verwerkende technieken doen dan ook alom hun intrede, ook in de biosystematiek. Behalve de door anderen gepubliceerde informatie, is de informatie die een enkele onderzoeker in principe kan verkrijgen, als hij alle geschikte methoden ook werkelijk bij zijn onderzoek betreft, soms bijna overweldigend. Het zijn aanvankelijk vooral de numerieke systematici geweest die getracht hebben, een antwoord te geven op deze uitdaging van de informatie-explosie. In vele gevallen hebben ze daarbij belangrijke bijdragen geleverd, maar ook hier zijn nog vele kinderziekten te overwinnen. Hoe moeilijk het is, de informatiestroom op biosystematisch gebied op het ogenblik adequaat te verwerken, moge blijken uit het feit dat de toch zeer geavanceerde Biological Abstracts wat hun sleutelwoorden voor taxa betreft (hun 'thesaurus') nog niet verder gaan dan familienamen. Gelukkig echter is de overschakeling op genusnamen als trefwoorden nu zeer nabij.

Met dit beeld van een niet eens meer een rijstebrijberg te noemen hoeveelheid informatie voor ogen verwondert het niet, dat vele auteurs nu pleiten voor teamwork. De vele technieken vragen om teamwork alléén al omdat één onderzoeker meestal eenvoudig de vaardigheid niet bezit om op elk mogelijk terrein te werken. Het is echter niet alléén een kwestie van technieken. Ook bij de meer klassieke, visueel-morfologische systematiek doet zich dit probleem voor. Is het wel een voordeel bij de opstellen van alomvattende systemen een soort gelukzalige halfwetendheid te bekennen op verschillend terrein? Op nog beperkter gebied heeft Jacobs (1969) onlangs een pleidooi gehouden voor teamwork: de kennis van sommige grote Angiospermen-families blijft gewoon in een onder-

ontwikkelde staat omdat zo dikwijls de systematicus 'zijn' familie of andere groep alléén wil beheersen. Jacobs pleit voor teamwork ook in de klassieke systematiek.

De noodzaak om tot teamwork te komen is heel aardig onder woorden gebracht door de Engelse zoöloog Cain die op het chemosystematische symposium te Birmingham zei: "All that the really competent taxonomist needs is to know everything about his subject and about the groups he works on. Since this is hardly possible he must go to others for help. The new taxonomy is peculiarly a field in which team-work is necessary, and... team-work by taxonomists, chemists, biochemists and anyone else with special knowledge can be stimulating, profitable and delightful."

Op het Ann Arbor symposium hield William Bossert (1969) van Harvard een pakkend betoog over de toekomstige mogelijkheden bij het verwerken van taxonomische informatie. Hij stelde de deelnemers een beeld voor ogen dat velen nu misschien nog visionair of utopisch lijkt, maar dat toch aanzienlijk dichterbij is dan men gewoonlijk wel denkt. "Het onderzoek in 'automatic computing' is op het ogenblik sterk gericht op het bevorderen van centrale informatie-verwerkende systemen, of een netwerk van zulke systemen. Hierbij denkt men aan systemen met zogenaamde 'multiple access', multiële toegankelijkheid, met eenvoudige eindstations in de instituten waar het werk gebeurt. Deze systemen moeten dan zo geprogrammeerd worden dat de gebruiker met de computer als het ware kan spreken op een manier, en in een taal, die geheel aan het probleem en niet zozeer aan de computer is aangepast". Bossert ziet de mogelijkheid van verwezenlijking van zulk een netwerk in het midden van de zeventiger jaren. Dit komt wel zo ongeveer overeen met de gedachten die leven bij wat nu al 'Unisist' heet, het ICSU-Unesco project voor het opstellen van zulk een informatienetwerk. Grote problemen zullen nog overwonnen moeten worden, niet in het minst dat van de klassieke publikatie in tijdschriften en boeken. Wat de informatie-verwerking betreft staan we kennelijk op de drempel van een geheel nieuwe fase in de wetenschap en dus ook in de biosystematiek.

Naar een niet-visuele systematiek

In zijn overzicht over het Liverpoolse symposium heeft Heywood (1968) gewezen op het interessante feit, dat de systematici zelf slechts relatief weinig aandacht hebben besteed aan de aard van hun basale werkzaamheid: het waarnemen en verwerken van kenmerken en kenmerkcom-

plexen. Het zijn fysici, informatiespecialisten, e.d. die dit doen en er doet zich al een eigenaardige verschuiving voor tengevolge van de veranderde aard van de taxonomische informatie. Systematiek was tot nu toe bij uitstek visueel. We kennen het 'taxonomisch oog', de intuïtie, bij het geven van een taxonomisch oordeel op grond van complexen van visueel en dus direct waarneembare kenmerken. "Het meest opvallende kenmerk van de hedendaagse taxonomie" zegt Heywood, "is de relatie tussen de taxonoom en de machine die in sommige gevallen soms bijna even belangrijk is geworden als die tussen hem en de planten." Voorbeelden zijn nauwelijks nodig: het begint al met eenvoudige en meer gecompliceerde microscopen, maar dan zijn er bijvoorbeeld de elektronen-microscopen (klassiek en 'scanning'), de kathodestraalbuizen, electrophorese-apparaten, allerlei ingewikkelde spectrofotometers en ander chemisch en fysisch tuig tot computers toe. De hiermee verkregen gegevens zijn vrijwel steeds niet-visueel. Traditionele systematiek, vooral van de zogenaamde 'hogere' planten en dieren, is en blijft natuurlijk sterk visueel georiënteerd. In de andere gebieden echter worden de niet-visuele kenmerken snel belangrijker. De moderne taxonomie van bacteriën is vrijwel geheel moleculair en dus niet visueel gericht. Base-verhoudingen en DNA-hybridisaties zijn bepaald niet direct waarneembaar. De nieuwe systematiek past geheel in onze elektronische tijd. Heywood trekt de parallel met de suggestie van McLuhan, dat een nieuwe generatie opgroeit die niet meer primair visueel is, maar veeleer audio-tactiel. In sommige gevallen hebben we al meer niet-visuele dan visuele gegevens. Kenmerkend ook voor deze situatie is de uitspraak van Ernst Mayr (1963), dat het omgrenzen van een soort niet een kwestie is van 'anders zijn' ("a matter of difference") maar van onderscheiden zijn ("of distinctness"). Het 'verschillend' is vaak visueel, het 'onderscheiden' niet-visueel. Ook het teamwork werkt in deze richting: individuele oordelen kunnen veelal direct en 'intuïtief' zijn, de oordelen van een team zijn in feite indirect en heel dikwijls weinig visueel.

Het zou wat te ver voeren, dit motief nader uit te werken, maar op-nieuw lijkt het duidelijk dat we, althans voor bepaalde gebieden in de systematiek, in een welhaast revolutionaire situatie geraakt zijn waarvan de draagwijdte en de uiteindelijke ontwikkeling nog niet geheel duidelijk zijn.

De systematici, geconfronteerd met deze grote veelheid van gegevens, trachten als het ware een compensatie hiervoor te vinden door te zoeken naar betrekkelijk eenvoudig vaststelbare, doch veel informatie dragende

kenmerken. Dit nu is een heel oud trekje van het biosystematisch patroon. Linnaeus vond zulk een kenmerk in zijn zogenaamde sexuele systeem. Met behulp van de keuze van een beperkt aantal 'zware' kenmerken was het hem mogelijk, de informatiecrisis van zijn tijd te bezweren. Ook omstreeks 1735 was er namelijk zulk een crisis tengevolge van een sterk toenemende vormenkennis en de afwezigheid van een eenvoudig coderingssysteem voor namen en taxa. Vele van de huidige systematici zoeken wederom zulke 'zware' kenmerken, dat wil zeggen kenmerken die gecorreleerd zijn met grotere complexen en die dus veel informatie dragen. Een heel goed voorbeeld van zulk een kenmerk is het chromosomenaantal. Het leidt geen twijfel, dat de huidige stroom van chromosoomtellingen een bijzonder nuttige rol speelt, een rol die in veel opzichten vergeleken kan worden met het teveel misprezen, maar in zijn tijd toch zo bijzonder succesvolle tellen van meeldraden. Het aantal chromosoomtellingen per jaar neemt nog aanzienlijk toe: in de laatste jaren is het bij planten boven de 4000 gestegen. Niettegenstaande deze grote activiteit is tot nu toe slechts van een fractie van de levende wezens het chromosomenaantal bekend. In een recente studie van Kiauta (1967) worden van 240 soorten Odonata (libellen) de chromosoomtellingen vermeld: dit is slechts 4% van het aantal beschreven soorten. Tot 1967 (Moore, 1968) waren van 20000 Angiospermensoorten de chromosomen geteld, d.w.z. ongeveer van 9% (Löve echter schatte in 1967 het aantal op 40000!); van de Pteridophyten waren deze cijfers respectievelijk 1300 en 11%. Van de Fungi en Algen echter liggen deze getallen aanzienlijk lager.

Andere voorbeelden van zware, veel informatie dragende, kenmerken zijn in de bacteriën-systematiek de base-verhouding, in de systematiek van de hogere eenheden van het planten- zowel als van het dierenrijk de primaire structuur van het cytochroom-c, en bij vele groepen, bijvoorbeeld de vogels, de eiwitstructuur. Sibley heeft eiwitstructuren uit het wit van eieren van meer dan 2000 soorten vogels (24% van het totaal) uit alle recente orden bepaald. Dit onderzoek heeft bijvoorbeeld nieuw licht geworpen op de systematische plaats van zulke groepen als de Ratitiden (Wilson 1968). Als uiteindelijk ideaal van deze ontwikkeling staat sommigen wellicht zelfs de DNA-code per taxon voor ogen. Het is echter duidelijk, dat we daar nog ver van verwijderd zijn. Tevens moeten we er ons van bewust zijn, dat er nu al aanwijzingen bestaan dat het huidige genetisch patroon van een taxon niet zo maar een systematische diagnostiek zou kunnen vervangen.

Hoe volledig in onze kennis van de taxa?

Een speciaal aspect van de 'informatie-situatie' is dat van de verhouding van bekende tot vermoedelijk nog onbekende taxa. Het aantal reeds beschreven dier- en plantesoorten is zo groot (1,2 miljoen dieren, ongeveer 400 000 planten) dat er op dit moment geen specialisten genoeg zijn om een synthetisch overzicht van de systematiek van de levende wezens tot genusniveau, laat staan tot soortniveau, samen te stellen. Het zou nu onmogelijk zijn, een equivalent van de 'editie der discipelen' van Cuvier's *Le règne animal* (1836-1849) of van de Candolle's *Prodromus* (1823-1873) uit te geven. De laatste geslaagde samenvatting tot op genusniveau bij de planten was van Engler en Prantl (1887-1915).

Aan de gedetailleerde tellingen van Wagenitz (1967) kunnen we het volgende ontleen. Er zijn tot nu toe ongeveer 1,2 miljoen dieren beschreven (Riedl, 1969, zegt 2 miljoen, maar dat is vermoedelijk een vrij grove schatting) waarvan 850 000 insecten, 128 000 mollusken, 40 000 spinnen, 25 000 crustaceën en 23 000 vissen. Er zijn tegen de 400 000 (Wagenitz' preciese getal is 371 500) planten bekend, waarvan 226 000, dus meer dan de helft, angiospermen, 50 000 fungi, 26 000 bryophyten, 12 000 chlorophyten en ook 12 000 pteridophyten. Een vergelijking tussen de aantallen beschikbare specialisten en de aantallen soorten toont aan, dat bij de planten nu een grotere nadruk ligt op de cryptogamen, de groepen waarvan het percentage bekende soorten vermoedelijk het laagst is. Als we het aantal plantensystematici op 4000 stellen (dit is erg hoog) en het aantal soorten op 400 000, dan zou het lijken, alsof er voldoende mankracht is. De grote meerderheid van deze 4000 plantensystematici houdt zich echter bezig met onderzoek in de diepte, aan één of enkele soorten, en het overblijvende gebied is eenvoudigweg veel te groot voor de huidige bezetting. De *Index des Zoölogistes* (Vayssiére 1953) vermeldde ongeveer 7000 zoölogen. Dit wijst er op, dat de verhouding bij de zoölogie nog ongunstiger ligt dan bij de botanie.

Volgens Riedl (1969) is de snelheid waarmee nieuwe diersoorten beschreven worden dusdanig, dat een extrapolatie leidt tot 1,2-2 miljoen beschreven diersoorten, slechts 50% van het bestaande aantal. Het is inderdaad zo, dat bij bepaalde groepen de groei er uit is: bij de vogels is deze bij 8600 soorten minder dan 0,3% per jaar. Bij vele wormenphyla echter, bijvoorbeeld de *Turbellaria* met op het moment slechts 2500 soorten, is de groei dusdanig, dat het percentage onbeschreven soorten wellicht bij de 80 ligt. Mayr, Linsinger and Usinger (1953) rekenen op

3 miljoen insecten, waarvan dus op het moment ongeveer 75% nog onbekend zou zijn. Dit zou betekenen, dat in feite minder dan de helft van de diersoorten beschreven zou zijn. Riedl stelt dat 80% van de families, 95% van de orden en vermoedelijk bijna alle klassen en phyla beschreven zijn. Het aantal nieuwe diersoorten dat nu jaarlijks beschreven wordt is volgens Mayr ongeveer 10000.

Als we naar de geschiedenis van de kennis van het meest recente phylum van het dierenrijk kijken, dat van de Gnathostomulida, dan valt het op hoe verrassend snel de aanwas van onze kennis van soorten en genera ook nu nog kan zijn. De Gnathostomulida als phylum zijn niet het resultaat van rangeninflatie maar vormen werkelijk een groep dieren met een geheel eigen bouwplan. Remane ontdekte deze kleine marine wormen in 1928, maar publikatie vond pas plaats (door Ax) in 1956. Er volgde eerst een langzame groei van het aantal soorten, zo ongeveer één per jaar, maar na 1965 begon er een zeer snelle toeneming. De dieren werden niet alleen in de Noordzee ontdekt maar ook in de Indische en Grote Oceaan, de Rode Zee, de Witte Zee, de Caribische Golf, de Middellandse Zee en onlangs, in de zomer van 1968, ook langs de Noord Amerikaanse oostkust. Er zijn nu 43 soorten bekend in tien genera. Embryologisch, oecologisch, fysiologisch en ultrastructureel onderzoek is in de volle gang. De dieren komen in enorme hoeveelheden voor en werden niet eerder ontdekt vooral omdat ze erg klein zijn (dikwijls kleiner dan $\frac{1}{2}$ mm), zeer vergankelijk (ze moeten levend bestudeerd worden) en sterk gefixeerd aan een substraat van marine sedimenten.

Voorbeelden als deze zijn legio. Ik wijs, terwille van het zoölogisch-botanisch evenwicht, alleen maar op de situatie bij de fungi die zeer veel gelijkijkt op die bij de wormen. Ook hier is het welhaast zeker, dat minder dan de helft van de soorten pas beschreven is. Elke grondige moderne monografie brengt hier voorbeelden van: een recente *Galerina*-monographie (Smith en Singer, 1964) somt 199 soorten op (de vorige, weliswaar van 1971, 18); van deze 199 soorten staan de meeste op naam van deze auteurs. Recent onderzoek betreffende dit genus hier in Nederland (Barkman, niet gepubliceerd) levert wederom een verrassend aantal nieuwe soorten op en het ziet er naar uit, dat er over de hele wereld honderden soorten *Galerina* zijn.

Er zijn tekenen, dat bij de Angiospermen het verzadigingspunt soms bereikt wordt. De ervaringen van de bewerkers van de Flora malesiana leren, dat bij grondige revisie en voortschrijdend verzamelen bij sommige groepen het soortenaantal nauwelijks meer toeneemt. Anderzijds werden

er in de laatste drie jaar toch weer meer dan 400 nieuwe soorten (de apomictische niet meegeteld) toegevoegd aan de toch al zo goed bekende groep van de Europese hogere planten. Onder deze soorten is zelfs een tweede palmensoort voor Europa. *Phoenix theophrasti*, van Kreta. Deze palm was bekend, doch botanisch niet beschreven, sinds de dagen van Theophrastus. Bij de fungi echter ligt de zaak geheel anders. Sommige auteurs rekenen met een uiteindelijk totaal van 250 000–300 000 soorten in deze groep, dus ongeveer zoveel als de angiospermen. Hiervan zijn er tot nu toe slechts 40–50 000 bekend en we zouden dan komen tot een percentage bekende soorten van ongeveer 20%, een situatie vergelijkbaar met die bij de wormen en de insecten.

De onvolledigheid van onze kennis is weer een heel ander aspect van de informatiesituatie; het is een probleem waarbij moderne verwerkingsmethoden ons slechts zijdelings helpen. We hebben meer taxonomen nodig. Gelukkig is er, dank zij rigoreuze modernisering, een duidelijke opleving te bespeuren in de belangstelling voor de biosystematiek. Veel van het nieuwe onderzoek geschiedt weliswaar in de diepte: talrijk zijn de onderzoekers die jaren besteden aan een betrekkelijk gering aantal taxa. Het werk in de breedte echter, de echte taxonomische exploratie, het ontdekken van nieuwe taxa, beleeft eveneens een duidelijke opbloei, zoals bijvoorbeeld duidelijk blijkt uit de enorme activiteit op het gebied van de Europese flora.

Twee of meer rijken?

De veelheid van informatie heeft zijn invloed niet gemist op ons algehele beeld van de wereld der levende wezens. De tijd van de twee Regna, het planten- en het dierenrijk, leeft alléén nog voort in de indeling van de biologie aan onze universiteiten, hoewel zelfs ook hier een kentering merkbaar is. Deze schijnbaar fundamentele tweedeligheid is niet houdbaar gebleken, allereerst al in het licht van de moderne microbiologie. Het afscheiden van de procaryotische bacteriën en de blauwwieren is al heel gewoon. Ook worden door velen de protisten als een uniforme en geheel aparte groep gezien, eucaryotisch maar unicellulair, en groepen omvatend die vroeger bij de planten zowel als bij de dieren in engere zin gerekend werden. De plaats van de fungi is ook al dikwijls besproken: veelkernig, zonder fotosynthese, voeding door absorptie, niet door ingestie. Het systeem van Copeland met de vier rijken (Copeland, 1956) Moneren, Protoctista, Metaphyta en Metazoa heeft al een zekere bekendheid. In

vele, maar niet alle, opzichten bevredigend maar vooral didactisch belangrijk is de opvatting van Grant en Whittaker waarbij 5 rijken onderscheiden worden. Whittaker (1969) onderscheidt op grond van een zeer uitvoerige argumentatie de Monera (tenslotte teruggaand op de toch wel te veel verguisde Haeckel), de Protista, de Plantae, de Fungi en de Animalia. Dit systeem doet recht aan de organisatie-niveaus zowel als aan de wel heel zware kenmerken van de manier van voeding (fotosynthese, absorptie, ingestie). De indeling van de wereld der levende wezens in verschillende rijken is natuurlijk ook in hoge mate subjectief en afhankelijk van het gewicht dat men aan de meest algemene kenmerken toekent. De indeling van Whittaker lijkt op dit moment echter toch wel op een bevredigende wijze onze kennis te ordenen.

Nieuwe kenmerkgebieden

De veelheid van technieken en methoden is al vele malen vermeld. Het is niet mogelijk, hierop ver in te gaan aangezien zelfs in dit gehele symposium eigenlijk maar een fractie van dit alles kon worden gepresenteerd. De goede oude macro-morfologie is nog oppermachtig in vele groepen, zoals bijvoorbeeld de tropische spermatophyten en de fossiele planten en dieren. Ook hier echter grijpt de technische verfijning steeds verder om zich heen. Ik hoef alléén maar te wijzen op de palynologie en de micropalaeontologie, op de toenemende betekenis van microscopisch-anatomische kenmerken zoals huidmondjes, epidermis-, vaatbundel-, en houtstructuren bij hogere planten, sporen en hyphe-kenmerken bij fungi.

De laatste jaren hebben we de elektronenmicroscop en het jongste zusje hiervan, de 'scanning electron-microscope' erbij gekregen. Vooral deze de oppervlakte aftastende elektronen-microscop belooft een geheel nieuw gebied te ontsluiten voor de systematiek. De eerste onderzoeken aan pollenkorrels en aan Umbelliferen-vruchten brachten verrassend fraaie resultaten met een hele scala van nieuwe kenmerken. Het grote voordeel van dit apparaat is de relatief zeer grote dieptescherpte, waardoor tot dusver vrijwel onbekende ruimtelijke structuren zeer duidelijk zichtbaar gemaakt kunnen worden. In de zoölogie kan ik als voorbeeld noemen de onlangs (1968) te Wageningen verschenen dissertatie van Cobben, waarbij de structuur van de eischaal bij wantsen o.a. met de scanning electron-microscope werd bestudeerd en waarbij eveneens belangwekkende kenmerken naar voren kwamen. Dit proefschrift gaat over de vergelijkende studie van wat de auteur noemt het 'eïsysteem' bij de

Heteroptera. Het blijkt, dat een dergelijke studie, waarbij natuurlijk naast de macro- en micro-morfologie van de eieren ook de anatomie en de embryogenese betrokken werden, zeer veel materiaal, een hele wereld van kenmerken als het ware, oplevert voor de biosystematiek van de betreffende groep. Ook voor de protozoölogie opent dit instrument vele nieuwe perspectieven, getuige bijvoorbeeld de fraaie onderzoeken van Small en Marszalek (1969) die een techniek ontwikkeld hebben waarbij de natuurlijke gestalte van deze organismen gefixeerd en door het apparaat gefotografeerd kan worden.

De chemosystematiek is misschien wel het gebied waarop in de laatste decade de grootste vorderingen zijn gemaakt. De moderne bacteriële systematiek wordt de triomf van de chemosystematiek. Hegnauer heeft er tijdens dit symposium op gewezen dat er sprake is van een explosieve aanwas van de kennis van verspreiding, structuren en biogenesen van plantestoffen, gekoppeld aan een groeiend besef dat het niet mogelijk is natuurlijke systemen op te bouwen die uitsluitend op morfologische en anatomische kenmerken gebaseerd zijn. Tevens heeft hij er zeer terecht nogmaals op gewezen, dat er géén principiële verschillen zijn in de doelstelling van de biosystematiek en de chemosystematiek. De laatste levert talrijke kenmerken op die, als andere kenmerken, gebruikt kunnen worden tot het toetsen van systematische hypothesen die in eerste instantie veelal op morfologische kenmerken gebaseerd zijn.

Het is veelal nog niet mogelijk, onderscheid te maken tussen homologe en analoge stofwisselingsproducten. Dezelfde eindproducten kunnen langs geheel verschillende weg tot stand zijn gekomen. De 'biogenetic pathways', het biogenetisch patroon, is lang niet altijd bekend.

Een interessant aspect van de chemosystematiek is ook de mogelijkheid deze methodiek toe te passen op herbarium- en museum-exemplaren. De toepassing van microreacties op fungi en vooral lichenen is alom bekend. De lichenenstoffen zijn ook in heel oude exemplaren nog aantoonbaar. Het gaat hier steeds om micromoleculaire stoffen, meestal metabolische eindproducten, die géén actieve rol in het levende organisme spelen. Veelal zijn deze micromoleculaire kenmerken vooral van belang voor de systematiek op soortsniveau. Toch moeten we de betekenis van deze gegevens voor het omschrijven van hogere taxa niet onderschatten. Culbertson (1969) vermeldt, dat de chemosystematiek van de lichenen zich nu ook op genus-niveau gaat begeven en dat de wel erg conservatieve en Europa-centrische genus-omschrijvingen in deze groep op het punt staan te worden doorbroken.

Zeer recent is ook de toepassing van de zogenaamde 'thin-layer' chromatografie, vooral in de botanie. Grant (in Sibley, 1969) heeft er op gewezen, dat deze techniek nog gebruikt kan maken van tot negentig jaar oude herbariumexemplaren. Ook op deze wijze wint microchemisch onderzoek aan planten in betekenis.

Op weg naar een moleculaire systematiek?

Het onderzoek op macromoleculair niveau (eiwitstructuren, DNA-ketens) doet de vraag rijzen, of de kennis van deze directe manifestaties van het genoom, de chemie dus van het genoom, de meer traditionele, op secundaire kenmerken gebaseerde, systematiek zal kunnen vervangen. Simplistisch gesteld: als we de code van het genoom kennen, karakteriseren we daarmee dan meteen het taxon? Wat het antwoord ook zij: we zijn toch nog wel zeer ver verwijderd van dit moleculair taxonomisch ideaal. Voorlopig is onze informatie over de macromoleculen er hoofdzakelijk een van aan- of afwezigheid, afmetingen van eenvoudige eiwitten, elektroforetische mobiliteit, serologische eigenschappen en tot op zekere hoogte ook wel aminozuur-volgorde. Veel van deze macromoleculen zijn, evenals de tot nu toe meer onderzochte micromoleculen, metabolisch inerte eind- of bijproducten. Sommige ervan kunnen trouwens op zeer verschillende wijze tot stand zijn gekomen en dan kunnen we zelfs de identiteit van zulke complexe moleculen niet voor een aanwijzing van homologie houden totdat we weten, dat de biosynthetische patronen dezelfde zijn! De haemoglobinen bij *Chironomus*, marine anneliden, vertebraten en sommige leguminosen (in de knolletjes) zijn hier een fraai voorbeeld van. De oude taxonomie brengt deze organismen beslist niet onder één noemer.

Daarnaast moet op een interessant verschijnsel gewezen worden, namelijk dat verschillen in het genoom tussen twee groepen niet alleen een gevolg hoeven te zijn van verschillende adaptieve evolutie: ze kunnen ook ontstaan door erosie van overeenkomsten in de erfenis van de laatste gemeenschappelijke voorouder door toevallige veranderingen in het genoom die niet direct met adaptieve veranderingen te maken hebben (Heslop Harrison, 1968). Het gevolg is, dat het fenotype dan een betere gids kan zijn met betrekking tot evolutionaire affiniteit dan de genetische code zelf. Het verschil tussen homologie en analogie, in feite het verschil tussen gemeenschappelijke en verschillende afstamming, zou hierdoor kunnen verdwijnen. Het antwoord op de grote 'moleculaire' vraag: 'is

het niet beter genoom-coden te classificeren', moet dan luiden: 'niet noodzakelijkerwijs, want zelfs al zouden we dit kunnen, dan kan een verschil in het genoom minder betekenis hebben als index voor graad van verwantschap dan een fenotypische overeenkomst'. Het klinkt als ketterij, maar deze redenering, gebaseerd op experimentele puzzles, laat wel zien dat de macromoleculaire systematiek, net zomin als de andere richtingen, op een simpele oplossing in onze problemen aankoerst.

Eén laatste aspect nog van de chemosystematiek. Veel van de macro- en micromoleculaire chemosystematiek houdt zich bezig met metabolisch niet actieve stoffen. Hoe staat het nu met de metabolisch actieve enzymen zoals bijvoorbeeld cytochroom-c? Nolan en Margoliash (1968) hebben de structuren van cytochroom-c en van enkele andere aminozuurreksen onderzocht en zijn tot de conclusie gekomen, dat sommige conservatieve enzymen en andere biologisch actieve proteïnen met een bijna vaste snelheid evolueren. Aminozyur-substituties vinden plaats met gelijke snelheid gedurende lange perioden. Het is mogelijk, dat hier een sleutel ligt voor het vaststellen van de relatieve ouderdom van zulke enzymen. Hoe betrouwbaar deze methode is kan ik niet beoordelen. Cytochroom-c is hoogstwaarschijnlijk homoloog in alle organismen. Als men de mutaties als evolutionaire stappen telt is het mogelijk, een 'fenetische stamboom' (een contradictio in terminis) op te stellen voor de organismen waarvan de preciese structuur van het cytochroom-c bekend is. Het resultaat is zeer verrassend. Kennelijk is dit een zwaar kenmerk, dat een zekere bruikbaarheid heeft voor de hogere eenheden. De relatieve volgorde van phyla van de Metazoa komt er prachtig uit. Heel interessant is ook, dat de fungi in dit opzicht een geheel aparte groep vormen en verder van de Metazoa afstaan dan de zogenaamde hogere planten. Het aantal gegevens is echter nog zeer beperkt. Bij chemosystematici vindt men herhaaldelijk de uitspraak, dat de micromoleculaire chemosystematiek vooral zijn bijdrage levert op soortniveau en lager, en dat er van de macromoleculaire systematiek waarschijnlijk meer te verwachten is op het niveau van de hogere taxa. Als dit inderdaad zo is, en het cytochroom-onderzoek wijst in die richting, dan is dit een zeer belangrijke ontwikkeling, want de moderne technieken hebben ons tot dusver vooral 'micro-kenmerken' gebracht.

Verdere onorthodoxie in methoden en technieken

Andere belangrijke en onorthodoxe gebieden die veel bijdragen tot de

veelvormigheid van de huidige systematiek zijn de oecologie en de ethologie.

Het aantal voorbeelden van de grote verfijning die men ook met gedragskenmerken kan bereiken is groot, al blijft het totaal aan werkelijk nieuwe systematisch significante gegevens voorlopig nog betrekkelijk beperkt. Een fraai voorbeeld geeft dat van de Orthoptera, waarbij aan de hand van de lokroep een diepgaande modificatie van de classificatie mogelijk bleek.

De bijdrage van de oecologie tot de systematiek is al weer wat ouder en kan op vele winstpunten wijzen. Ik heb al op verschillende van deze aspecten gewezen en beperk me nu tot één veelbelovend aspect, namelijk dat van de cybernetica. De constatering van Barkman dat het optreden van hybriden in het licht van de moderne cybernetica vooral gezien moet worden als een storing in het isolatiemechanisme tussen twee soorten, dus tussen twee zelf-regulerende systemen, is van belang. Hij stelt de hypothese dat gesloten, stabiele milieu's, met een fijnkorrelig patroon, de beste kansen bieden op evolutie door mutatie. Open, instabiele milieu's daarentegen bieden de beste kansen op evolutie door hybridisatie gevolgd door allopolyploidie (bij planten).

Het is wel nauwelijks nodig hier nog te wijzen op de grote betekenis van de caryologie voor de biosystematiek. Zelfs is het woord 'biosystematiek' dikwijls synoniem gebruikt met cytologische of experimentele systematiek. De medewerkers aan dit symposium echter waren allen van oordeel, dat dit een te nauwe omgrenzing van de term is: de biosystematiek is de evolutionaire systematiek van de levende organismen in de ruimste zin. De cytologie heeft een zeer belangrijke bijdrage geleverd tot deze biosystematiek. We kunnen wel zeggen, dat de moderne systematiek inderdaad begonnen is met wat destijds wel een beetje overdreven, maar niet geheel ten onrechte, de 'new systematics' werd genoemd. Nu is de cytologische, genetische en experimentele systematiek een deel van het biosystematisch establishment zelf, al is het uiteraard nog niet mogelijk deze methoden ook op alle taxa toe te passen.

Hoe belangrijk cytologisch onderzoek kan zijn, ook voor de grote lijnen in de systematiek, is onlangs nog aangetoond door Ehrendorfer en medewerkers (1968), die op grote schaal chromosoomtellingen konden verrichten aan materiaal van de Magnoliales, verzameld in het wild. Dit onderzoek heeft nieuw licht geworpen op de verhoudingen tussen deze primitieve Angiospermen. Veel van deze taxa blijken oude palaeopolyploïden (tot 24-ploïd) te zijn. Ook vonden zij zeer sterke aanwijzingen

voor een monofyletisch ontstaan van de Angiospermen uit voorouders die een basaal chromosoomaantal $x = 7$ hebben.

De rol van het populatie-onderzoek in de systematiek is ditmaal niet speciaal belicht omdat er nog maar kort geleden een symposium over populatiebiologie gehouden werd (Kuehnen *et al.* 1967).

De betekenis voor de biosystematiek van wat reproductieve biologie heet in de angelsaksische literatuur is evident. Hierbij sluiten aan de bloembioologische en bestuivingsoecologische onderzoeken, samengevat bijvoorbeeld door Faegri en Van der Pijl (1966) en de verspreidingsbiologische gegevens samengevat door Van der Pijl (1969). Al deze gebieden waren in het symposium symbolisch aanwezig in de bijdrage van Wiebes over vijgen en vijgewespen. Hieruit is wel gebleken, hoe ingewikkeld deze relaties kunnen zijn, hoeveel onderzoek er nog nodig is, en eigenlijk ook weer hoe betrekkelijk weinig we weten. De symbiosen vormen een hoger organisatieniveau, net zoals bijvoorbeeld de oecosystemen. De preciese kennis van deze systemen zal ongetwijfeld direct zijn terugslag hebben op biosystematiek van de afzonderlijk taxa. Het hele gebied van symbiose en parasitisme gaat kennelijk een grote ontwikkeling tegemoet. Het verschijnsel van de co-evolutie van dieren, planten en fungi wordt op velerlei wijze onderzocht: alléén al de termen mycorrhiza, 'pest-pressure', bloembioologie, verspreidingsbiologie en symbiose duiden aan hoe breed dit gebied is.

Het is hier niet mogelijk, op de bijdrage van de numerieke systematiek tot het huidige patroon diep in te gaan (zie voor een vroegere reactie Stafleu, 1966). Het is duidelijk, dat we een tweede generatie (of misschien wel een derde) numerieke systematici om ons heen zien, vooral in Amerika, Groot Brittannië en Australië, die zich aanzienlijk genuanceerder uit dan de voorgangers van het eerste uur. Het apostolische vuur heeft zijn eerste glans verloren, maar een diepgaande inpassing van de numerieke methoden in het huidige patroon is in volle gang. Uitermate belangrijk is de numerieke taxonomie geweest voor het preciseren van wat de systematicus nu eigenlijk doet, voor het ontmythologiseren van de fameuze taxonomische intuïtie, en vooral voor het aandragen van technieken die ons in staat stellen de grote veelheid informatie te verwerken. De nadruk op het 'gelijke gewicht' van de kenmerken was typisch een verschijnsel waarbij de methode haar voorwaarden dicteerde aan de wetenschap. We zijn hier nu royaal aan voorbij. Er zijn vele technieken ontwikkeld om desgewenst aan dit gebod te ontsnappen. Men is zich beter bewust geworden van de aard van het verschil in gewicht van kenmerken en men

ziet vooral in hoe arbitrair, en dus hoe onwetenschappelijk, dit 'equal weighting' in feite is. Natuurlijk kan men nog altijd, na een zorgvuldige analyse van de kenmerken, numeriek taxonomisch werken met gelijkwegende kenmerken en dan heel dikwijls fraaie aanvullingen verkrijgen op langs andere weg verkregen systemen. De fanatieke fase echter is voorbij. De hoofdrol van de numerieke methodiek is nu het incorporeren van de talrijke nieuwe feiten in het geheel van de biosystematiek. De verkregen classificaties bevatten meer informatie, de omschrijving van kenmerken wordt precieser gemaakt. Het verschil tussen fenetische classificatie en evolutionnaire systematiek in methoden en doelstellingen is nader gepreciseerd. Een zeer objectieve waardering van de huidige betekenis van 'taximetrics' voor de biosystematiek is onlangs gegeven door de Australische botanicus Johnson onder de veelzeggende titel: *Rainbow's end: the quest for an optimal taxonomy* (1968).

Er zijn nog talrijke andere richtingen in de moderne systematiek waar we in het geheel niet aan toe gekomen zijn in het beperkte kader van dit symposium. Er zijn bijvoorbeeld de fascinerende ontdekkingen van Barghoorn, Schopf en anderen (1965, 1966) van micro-organismen uit het Precambrium die veel ouder zijn (1,5–2,5 miljard jaar) dan wat tot nu toe bekend was. Sommige van deze organismen passen geheel in ook nu nog bekende fyta (ijzerbacteriën bijvoorbeeld), andere, ten dele nog niet gepubliceerd, zijn zo afwijkend, dat de betreffende onderzoekers slechts met de grootste voorzichtigheid tot publikatie willen overgaan. De gepubliceerde *Eosphaera* en *Kakabekia* hebben al een zekere faam verworven. Voor een gedeelte zijn deze ontdekkingen te danken aan onderzoek met het elektronenmicroscop. In dit verband moet ook gewezen worden op het uiterst belangrijke synthese van geologische, geochemische en palaeontologische gegevens door Cloud (1968), die het optreden van de eerste procaryotische cellen stelt op ongeveer 2,5–3 aeonen (miljarden jaren) geleden, en die een fascinerend beeld geeft van de haast onverwacht grote veelheid van gegevens over deze eerste fase van het leven op aarde.

Voorts zit men ook in de palaeontologie en de palaeobotanie bepaald niet stil. Fossiele algen en Protozoa (ook al uit het Precambrium) worden steeds beter bekend; werkelijk verrassend is de toevloed van gegevens over fossiele mossen, waarbij bijvoorbeeld de vraag naar voren komt, of de thalluze en folieuze levermossen nu werkelijk wel zo dicht bij elkaar staan. De varens en varenachtigen zijn nu zo langzamerhand de planten-groep geworden waarvan we de meest gedetailleerde kennis hebben van

de evolutie. De geschiedenis van de eerste landplanten wordt hoe langer hoe gedifferentieerder. Voor een uitvoerig overzicht over de recente vorderingen op dit terrein moet echter verwezen worden naar Banks (1968) en Delevoryas (1969).

Het zou mogelijk geweest zijn op nog talrijke andere aspecten van de moderne systematiek in te gaan. Theoretische aspecten, zoals bijvoorbeeld het soortbegrip, de houdbaarheid van de hiërarchische structuur van de taxa, de relevantie van het huidige sortiment van kenmerken voor onze kennis van de evolutie, de problematiek rondom 'fenetisch' en 'fylogenetisch', logica, praktijk en informatiewaarde van onze huidige systemen, de taxonomische behandeling van infraspecifieke eenheden, zijn alle onderwerpen die ter sprake zijn gekomen of hadden kunnen komen. Dit overzicht is echter al lang genoeg. Vele van deze hier niet besproken aspecten vindt men terug in recente publikaties zoals die van Mayr (1969) en Johnson (1968).

Het algemene beeld van de moderne biosystematiek is er een van grote verfijning en menigvuldigheid van technieken, van een steeds verder voortschrijdende theoretische verdieping en onmythologisering, van een sterke dynamiek vol beloften voor de toekomst, en vooral, zoals Constance (1964) het met een nu al klassiek geworden uitspraak heeft gesteld: van een "unending synthesis". We zullen ons er bij neer moeten leggen, dat we als individuele systematici niet of nauwelijks meer in staat zijn de veelheid van gegevens te overzien en op hun waarde te schatten. Ook in dit verband is het daarom kenmerkend, dat we naar teamwork verschuiven. Symposia als het huidige, waaraan vele specialisten deelnemen, zijn daarin een belangrijk element geworden.

Literatuur

Chemotaxonomie en biosystematiek bij planten (Prof. Dr. R. Hegnauer)

- | | | |
|--|------------|--|
| Alston, R. E. | 1966 | Chemotaxonomy or biochemical systematics? In: T. Swain, ed., <i>Comparative Phytochemistry</i> . Academic Press, London-New York, p.33-56. |
| Aplin, R. T., M. H. Benn, and M. Rothschild | 1968 | Poisonous alkaloids in the body tissues of the cinnabar moth (<i>Callimorpha jacobaea</i> L.). <i>Nature, Lond.</i> 219, 747-748. |
| Brooks, J. and G. Shaw | 1968 | Chemical structure of the exine of pollen walls and a new function for carotenoids in nature. <i>Nature, Lond.</i> 219, 532-533. |
| Brower, L. P., W. M. Ryerson, L. L. Copping, L. L. and S. C. Glazier | 1968 | Ecological chemistry and the palatability spectrum. <i>Science</i> 161, 1349-1350. |
| Brown, S. K. | 1967 | Chemotaxonomy and chemomimicry: The case of 3-hydroxykynurenine. <i>Syst. Zool.</i> 16, 213-216. |
| De Candolle, A. P. | 1804 | Essai sur les propriétés médicales des plantes, comparées avec leurs formes extérieures et leur classification naturelle. Méquignon aîné, Paris. |
| Dreyer, D. L. | 1964 | A biogenetic proposal for the simaroubaceous bitter principles. <i>Experientia</i> 20, 297-299. |
| Fairbrothers, D. E. | 1966 | Comparative serological studies in plant systematics. <i>Bull. serol. Mus., New Brunsw.</i> 35, 2-6. |
| Fawcett, C. H. et al. | 1968 | Antifungal acetylenic furanoid ketoester (weyrone) from shoots of the broad bean. <i>J. Chem. Soc.</i> 1968C, 2455-2462. |
| Florkin, M. | 1966 | A molecular approach to phylogeny. Elsevier Publ. Comp., Amsterdam-London-New York. |
| Fraenkel, G. S. | 1959 | The raison d'être of secondary plant substances. <i>Science</i> 129, 1466-1470. |
| Greshoff, M. | 1890, 1898 | Onderzoek naar de plantenstoffen, 1e en 2e verslag. <i>Meded. Lds P.Tuin</i> 7 & 25. |
| Hallier, H. | 1913 | Über die Anwendung der vergleichenden Phytochemie in der systematischen Botanik. <i>C.r. 11me Congr. int. Pharm.</i> 2, 969-978. |

- Hegnauer, R. 1965 Chemotaxonomy-Past and Present. *Lloydia* 28, 267-278.
- Hegnauer, R. 1966 Aucubinartige Glucoside. Über ihre Verbreitung und Bedeutung als systematisches Merkmal. *Pharm. Acta Helv.* 41, 577-587.
- Hegnauer, R. 1969 Chemical evidence for the classification of some plant taxa, In: J. B. Harborne & T. Swain, ed., Perspectives in phytochemistry. Academic Press, London-New York, p.121-138.
- Hoffmann, H. 1846 Schilderung der deutschen Pflanzenfamilien vom botanisch-descriptiven und physiologisch-chemischen Standpunkte, G. F. Heyers Verlag, Giessen.
- Ivanow, S. 1926 Die Evolution des Stoffes in der Pflanzenwelt und das Grundgesetz der Biochemie. *Ber. dt. bot. Ges.* 44, 31-39.
- Jaretsky, R. 1931 Biologisch-chemische Methoden in der stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsforschung (Serologie u.a.). *Arch. Pharm. Berl.* 269, 50-62.
- Jensen, U. 1968 Serologische Beiträge zur Systematik der *Ranunculaceae*. *Bot. Jb.* 88, 204-286.
- Keularts, J. L. W. and H. F. Linskens 1968 Influence of fatty acids on *Petunia* pollen grains. *Acta bot. Neerl.* 17, 267-272.
- Kubitzki, K. 1967 Laubblattflavonoide als systematisches Merkmal. *Ber. dt. bot. Ges.* 80, 757-763.
- Mayr, E. 1968 The theory of biological classification. *Nature, Lond.* 220, 545-548.
- Merxmüller, H. 1967 Chemotaxonomie? *Ber. dt. bot. Ges.* 80, 608-620.
- Molisch, H. 1933 Pflanzenchemie und Pflanzenverwandtschaften, G. Fischer, Jena.
- Muller, C. H. 1965a Inhibitory terpenes volatilized from *Salvia* shrubs. *Bull. Torrey bot. Club* 92, 38-45.
- Muller, W. H. 1965b Volatile materials produced by *Salvia leucophylla*: Effects on seedling growth and soil bacteria. *Bot. Gaz.* 126, 195-200.
- Muller, W. H. and R. Hauge 1967 Volatile growth inhibitors produced by *Salvia leucophylla*: Effect on seedling anatomy. *Bull. Torrey bot. Club* 94, 182-191.
- Muller, W. H. and C. H. Muller 1964 Volatile growth inhibitors produced by *Salvia* species. *Bull. Torrey bot. Club* 91, 327-330.
- Owen Asplund, R. 1968 Monoterpenes: Relationship between structure and inhibition of germination. *Phytochemistry* 7, 1995-1997.
- Preston, R. D. 1968 Plants without cellulose. *Scient. Am.* 218, 102-108.

- Reichstein, T. 1967 Cardenolide (herzwirksame Glykoside) als Abwehrstoffe bei Insekten. *Naturw. Rdsch.* 20, 499-511.
- Reichstein, T., J. von Euw, J. A. Parsons and M. Rothschild 1968 Heart poisons in the Monarch Butterfly. *Science* 161, 861-866.
- Rochleder, F. 1852 Über die natürliche Familie der *Rubiaceae*. *Ann. Chem. Pharmac.* 83, 64-82.
- Schildknecht, H., Maschwitz, U. und H. Winkler 1968a Zur Evolution der Carabiden-Wehrdrüsen-sekrete. *Naturwissenschaften* 55, 112-117.
- Schildknecht, H. und W. Kornig 1968b Wehrstoffe des Prothorakalwehrdrüsensekrets einer mexikanischen *Cybister*-Art. *Angew. Chem.* 80, 45-46. Zie evencens: Das Arsenal der Schwimmkäfer: Sexualhormone und Antibiotica. *Nach. Chem. Tech.* 16, 311-312 (in *Angew. Chem.*, 2, september 1968).
- Thiess, P. W. 1966 Über Wirkstoffe des Baldrians, II. *Tetrahedron Lett.* 1966, 1163-1170.
- Thiess, P. W. 1968 Die Konstitution der Valepotriate, *Tetrahedron* 24, 313-347.
- Thomas, R. 1961 A possible biogenetic relationship between the cyclopentanoid monoterpenes and the indol alkaloids. *Tetrahedron Lett.* 1961, 544-553.
- Wagenitz, G. 1967 Betrachtungen über die Artenzahlen der Pflanzen und Tiere. *Sber. Ges. natur. Freunde Berl. N.F.* 7, 79-93.
- Wettstein, R. 1935 Handbuch der systematischen Botanik. (4. Aufl. redigiert von F. Wettstein). F. Deuticke, Wien.
- Wolters, B. 1968 Saponine als pflanzliche Pilzabwehrstoffe. Zur antibiotischen Wirkung von Saponinen. *Planta* 79, 77-83.
- Wolters, B. 1968 Über die antibiotische Wirkung neutraler Steroidglykoside mit und ohne Saponincharakter. *Planta med.* 16, 114-119.

Verwantschappen van de wormenfyla (Drs. J. van der Land)

- Ax, P. 1960 Die Entdeckung neuer Organisationstypen im Tierreich. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Luthersstadt.
- Ax, P. 1966 Die Bedeutung der interstitiellen Sandfauna für allgemeine Probleme der Systematik, Ökologie und Biologie. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., Sonderband 2*: 15-66.

- Boettger, C. R. 1952 Die Stämme des Tierreichs und ihrer systematischen Gliederung. *Abh. braunschw. wiss. Ges.* 4: 238-300.
- Clark, R. B. 1964 Dynamics in metazoan evolution. The origin of the coelom and segments. Clarendon Press, Oxford.
- De Beer, G. 1962 Embryos and ancestors. 3rd ed. Clarendon Press, Oxford.
- Hadži, J. 1963 The evolution of the Metazoa. Pergamon Press, Oxford.
- Haeckel, E. 1872 Natürliche Schöpfungsgeschichte. 3. Aufl. Reimer, Jena.
- Haeckel, E. 1926 Natürliche Schöpfungs-Geschichte. 12. Aufl. De Gruyter, Berlin.
- Hickman, C. P. 1967 Biology of the invertebrates. The C.V. Mosby Company, Saint Louis.
- Hyman, L. H. 1940 Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. McGraw-Hill, New York.
- Ihle, J. E. W. en H. F. Nierstrasz (red.) 1928 Leerboek der bijzondere dierkunde. Oosthoek, Utrecht.
- Ivanov, A. V. 1963 Pogonophora. Academic Press, London.
- Jägersten, G. 1955 On the early phylogeny of the Metazoa. The bilaterogastraea theory. *Zool. Bidr. Upps.* 30: 321-354.
- Jägersten, G. 1959 Further remarks on the early phylogeny of the Metazoa. *Zool. Bidr. Upps.* 33: 79-108.
- Larsson, S. G. 1963 Reflections on the system of the Deuterostomia. *Spolia zool. Mus. haun.* 20: 1-128.
- Larsson, S. G. 1965 Reflections on the system of the Prostomia. I. Kamptozoa and Plathelminthes. *Spolia zool. Mus. haun.* 23: 1-84.
- Marcus, E. 1958 On the evolution of the animal phyla. *Q. Rev. Biol.* 33: 24-58.
- Remane, A. 1950 Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. *Zool. Anz. Suppl.* 14: 18-23.
- Remane, A. 1963a The enterocoelic origin of the celom. In: E. C. Dougherty, ed., The lower Metazoa, pp. 78-90. University of California Press, Berkeley & Los Angeles.
- Remane, A. 1963b The systematic position and phylogeny of the pseudocoelomates. In: idem, pp. 247-255.
- Reutterer, A. 1969 Zum Problem der Metazoenabstammung. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 7: 30-53.
- Salvini-Plawen, L. von 1968 Die 'Funktions-Coelomtheorie' in der Evolution der Mollusken. *Syst. Zool.* 17: 192-208.

- Siewing, R. 1969 Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Paul Parey, Hamburg.
- Smit, P. 1961 Ontogenesis and phylogenesis. Their interrelation and their interpretation. *Acta biotheor.* 15: 1-103.

Taxonomie en oecologie (Dr. J. J. Barkman)

- Abbayes, H. des, 1951 Traité de lichénologie. Lechevalier, Paris.
- Ainsworth, G. C. and 1968 The Fungi. An advanced treatise. Vol. III. The fungal population. Acad. Press, New York-London.
- Andreas, Ch. E. 1967 Soort en populatie in het plantenrijk. In: Populatiebiologie. Pudoc, Wageningen.
- Barkman, J. J. 1955 On the distribution and ecology of *Littorina obtusata* (L.) and its subspecific units. *Archs. néerl. Zool.* 11: 22-86.
- Barkman, J. J. 1958 Phytosociology and Ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen.
- Böcher, T. W. 1944 The leaf size of *Veronica officinalis* in relation to genetic and environmental factors. *Dansk bot. Ark.* 11 (7): 1-20.
- Boer, P. J. den 1968 Zoölogisch onderzoek op het Biologisch Station, Wijkster, 1959-1967. *Meded. bot. Tuinen en Belmonte Arboretum LH, Wageningen*, 11: 161-181.
- Braun-Blanquet, J. 1952 Pflanzensoziologische Ueberlegungen als Hilfsmittel zur Erkennung systematischer Einheiten am Beispiel von *Antennaria hibernica* dargelegt. *Vegetatio* 3: 298-300.
- Culberson, W. L. 1960 *Parmelia pseudoborreri* Asahina, lichen nouveau pour la flore d'Europe et remarques sur les 'espèces chimiques' en lichénologie. *Revue bryol. lichén.* 29: 321-325.
- Culberson, W. L. 1967 Analysis of chemical and morphological variation in the *Ramalina siliquosa* species complex. *Brittonia* 19: 333-352.
- Culberson, W. L. 1969 The use of chemistry in the systematics of the lichens. *Taxon*, in press.
- Culberson, W. L. and 1967 Habitat selection by chemically differentiated races of lichens. *Science, N.Y.* 158: 1195-1197.
- C. F. Culberson
- Ellenberg, H. 1952 Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. II. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. Ludwigsburg.
- Fretter, V. and 1962 British prosobranch molluscs. Ray Society, London.
- A. Graham

- Fretter, V. and A. Graham
Gillett, J. B. 1963 The origin of species in littoral prosobranchs. *Syst. Ass. Publ.* 5: 99-107.
- 1962 Pest pressure, an underestimated factor in evolution. In: Taxonomy and geography. *Syst. Ass. Publ.* 4: 37-46.
- Hadley, E. B. and D. A. Levin 1967 Habitat differences of three *Liatris* species and their hybrid derivatives in an interbreeding population. *Am. J. Bot.* 54 (5): 550-559.
- Hale, M. E. 1956 Chemical strains of the lichen *Parmelia furfuracea*. *Am. J. Bot.* 43: 456-459.
- Harper, J. L. 1961 Approaches to the study of plant competition. In: Mechanisms in biological competition. *Symp. Soc. expl. Biol.* 15: 1-30.
- Henrard, J. Th. 1950 Monograph of the genus *Digitaria*. Universiteitspers, Leiden.
- Klikoff, L. G. 1966 Temperature dependence of the oxidative rates of mitochondria in *Danthonia intermedia*, *Pentstemon davidsonii* and *Sitanion hystrix*. *Nature, N.Y.* 212: 529-530.
- Kruckeberg, A. R. 1969 The implications of ecology for plant systematics. *Taxon* 18 (1): 92-120.
- Lamb, I. M. 1951 On the morphology, phylogeny and taxonomy of the lichen genus *Stereocaulon*. *Can. J. Bot.* 29: 409-447.
- Leeuwen, C. G. van 1966 A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* 15: 25-46.
- Mayr, E. 1963 Animal species and evolution. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (Mass.).
- Meyer, W. 1951 The genus *Orthodontium*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.
- Sacchi, C. F. et M. Rastelli 1966 *Littorina marae* nov. Sp. les différences morphologiques et écologiques entre 'nains' et 'normaux' chez 'l'espèce' *L. obtusata* (L.) (*Gastr.*, *Prosobr.*) et leur signification adaptative et évolutive. *Lav. Soc. Malac. Ital.* 3: 351-371.
- Singer, R. 1962 The Agaricales in modern taxonomy. Cramer, Weinheim.
- Staiger, H. 1957 Genetical and morphological variation in *Purpuralapillus* with respect to local and regional differentiation of population groups. *Coll. Intern. Biol. Mar. St. Roscoff. Année Biol.* 33: 251-258.
- Stebbins, G. L. 1950 Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York.

- Struhsaker, J. W. 1968 Selection mechanism associated with intraspecific shell variation in *Littorina picta* (Prosobranchia: Mesogastropoda). *Evolution* 22 (3): 459-480.
- Voous, K. H. 1967 Populatie en soort in de diersystematiek. In: Populatiebiologie. Pudoc, Wageningen.
- Zopf, W. 1903 Vergleichende Untersuchungen über Flechten in Bezug auf ihre Stoffwechselprodukte. *Beih. bot. Zbl.* 14: 96-126.
- Zopf, W. 1905 Biologische und morphologische Beobachtungen an Flechten. *Ber. dt. bot. Ges.* 23: 497-504.

Doel, verworvenheden en tekortkomingen van de numerieke taxonomie
(Prof. Dr. D. J. Rogers)

- Eades, D. C. 1965 The inappropriateness of the correlation coefficient as a measure of taxonomic resemblance. *Syst. Zool.* 14: 98-100.
- Ehrlich, P. R. 1964 Some axioms of taxonomy. *Syst. Zool.* 13: 109-123.
- Irwin, H. S. and D. J. Rogers 1967 Monographic studies in *Cassia* (Leguminosae-Caesalpinioideae). II. A taximetric study of section *Apoucouita*. *Mem. N.Y. bot. Gdn.* 16: 71-118.
- Jardin, C. J., N. Jardine and R. Sibson 1967 The structure and reconstruction of taxonomic hierarchies. *Mat. Biosci.* 1(2): 173-179.
- Lamarck, J. B. A. P. 1778 *Flore Française*, 1st ed.
- Rogers, D. J. 1963 Taximetrics - new name, old concept. *Brittonia* 15: 285-290.
- Rogers, D. J. and S. G. Appan 1969 Taximetric methods for delimiting biological species. *Taxon* 18 (December).
- Rogers, D. J., H. S. Fleming and G. Estabrook 1967 Use of computers in studies of taxonomy and evolution. In: T. Dobzhansky, M. K. Hecht and W. C. Steere, eds., *Evolutionary biology*, Vol. 1: 169-196. Appleton-Century-Crofts.
- Rogers, D. J. and H. S. Fleming 1964 A computer program for classifying plants. II. A numerical handling of non-numerical data. *Biol. Sci. Bull. St. Mus.* 14: 15-28.
- Rogers, D. J. and T. T. Tanimoto 1960 A computer program for classifying plants. *Science, Lond.* 132 (3434): 1115-1118.
- Rubin, J. 1967 Optimal classification into groups: an approach for solving the taxonomy problems. *IBM J. Res. Dev.*
- Sneath, P. H. A. 1957 The application of computers to taxonomy. *J. gen. Microbiol.* 17: 201-226.

- Sokal, R. R. and P. H. A. Sneath 1963 Principles of numerical taxonomy. W. H. Freeman, Publ.
- Wirth, M., G. Estabrook and D. J. Rogers 1966 A graph theory model for systematic biology, with an example for the Oncidiinae (Orchidaceae). *Syst. Zool.* 15: 59-69.

Chromosale aspecten van de biosystematiek
(Dr. T. W. J. Gadella)

- Babcock, E. B. 1947 The genus *Crepis*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 21: 1-1030.
- Berg, C. C. 1967 Cytotaxonomic studies in *Cardamine pratensis* L. in the Netherlands. *Acta bot. neerl.* 15: 683-689.
- Berg, C. C. en S. Segal 1966 De Pinksterbloem in Nederland. *Gorteria* 3 (6): 77-86.
- Böcher, T. W., K. Larsen and K. Rahn 1955 Experimental and cytological studies on plant species II. *Trifolium arvense* and some other pauciennial herbs. *Biol. Skr. K. Dansk vid. Selsk.* 8: 1-31.
- Durand, B. 1963 Le complexe *Mercurialis annua* L. sens. lat. Thèse Montpellier.
- Ehrendorfer, F. 1963 Cytologie, Taxonomie und Evolution bei Samenpflanzen. In: Turrill, ed., *Vistas in Botany* 4: 99-186.
- Favarger, C. 1962 Contribution de la biosystème à l'étude des flores alpines et jurassienne. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 25: 397-410.
- Favarger, C. et J. Contandriopoulos 1961 Essai sur l'endémisme. *Ber. schweiz. bot. Ges.* 71: 384-408.
- Gadella, Th. W. J. 1964 Cytotaxonomic studies in the genus *Campanula*. *Wentia* 11: 1-104.
- Gadella, Th. W. J. and E. Kliphuis 1967 Cytotaxonomic studies on the genus *Symphytum* I. *Symphytum officinale* in the Netherlands. *Proc. K. ned. Akad. Wet.* 70: 378-391.
- Gadella, Th. W. J. en E. Kliphuis 1968 Enige opmerkingen over *Hieracium pilosella* L. in Nederland. *Gorteria* 4: 17-26.
- Gadella, Th. W. J. and E. Kliphuis 1969 Cytotaxonomic studies in the genus *Symphytum* II. Crossing experiments between *Symphytum officinale* L. and *Symphytum asperum* Lepech. *Acta bot. neerl.* 18 (4): 544-549.
- Gilmour, J. and J. W. Gregor 1939 Demes; a suggested new terminology. *Nature, Lond.* 144: 333-334.
- Gilmour, J. and J. Heslop Harrison 1954 The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. *Genetica* 27: 147-161.

- Gregory, W. C. 1941 Phylogenetic and cytological studies in the Ranunculaceae. *Am. Philos. Soc., n.s.* 31: 443-520.
- Groll, M. 1965 Fruchtausatz, Bestäubung und Merkmalsanalyse bei diploiden und polyploiden Sippen von *Dactylorchis (Orchis) maculata* und *Gymnadenia conopsea*. *Öst. bot. Z.* 112: 657-700.
- Hagerup, O. 1941 Zytöökologische Bicornes-Studien. *Planta* 32: 6-14.
- Hair, J. B. 1963 Cytogeographic relationships of the Southern Podocarps. In: Pacific Basin Biogeography, Honolulu, p. 401-414.
- Hair, J. B. 1966 Biosystematics of the New Zealand flora 1945-1964. *N. Z. J. Bot.* 4: 559-595.
- Heimans, J. 1961 Taxonomic, phytogeographical and ecological problems round *Viola calaminaria*, the zinc violet. *Publities natuurrh. Genoot. Limburg* 12: 55-71.
- Heslop Harrison, J. 1954 A synopsis of the Dactylorchids of the British Isles. *Ber. geobot. Forsch. Inst. Rübel für 1953*.
- Kliphuis, E. 1963 Cytological observations in relation to the taxonomy of the Orchids in the Netherlands. *Acta bot. neerl.* 12: 172-194.
- Kliphuis, E. 1967 Cytotaxonomic notes on some *Galium* species. *Acta bot. neerl.* 15: 535-538.
- Löve, Á. 1954 Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. *Vegetatio* 5-6: 212-224.
- Löve, Á. 1963 Cytotaxonomy and generic delimitation. *Regnum veg.* 27: 45-51.
- Löve, Á. 1967 Polyploidy and altitude: Mt. Washington. *Biol. Zbl.* 86: 307-312.
- Mayr, E. 1963 Animal species and evolution. Cambridge, Mass.
- Peterson, D. 1936 *Stellaria*-Studien. Zur Zytologie, Genetik, Ökologie und Systematik der Gattung *Stellaria* ins besondere der *media*-Gruppe. *Bot. Notiser*: 281-419.
- Prantl, K. 1891 In: A. Engler und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien III. 2: 43-66.
- Ruijgrok, H. W. L. 1967 Over de verspreiding van ranunculine en cyanogene verbindingen bij de Ranunculaceae. Diss. Leiden.
- Smit, P. 1967 Taxonomical and ecological studies in *Caltha palustris* L. *Proc. K. ned. Akad. Wet.* 70: 500-510.
- Smit, P. 1968 Taxonomical and ecological studies in *Caltha palustris* II. *Proc. K. ned. Akad. Wet.* 71: 280-292.

- Stebbins, G. L. 1950 Variation and evolution in plants. New York and London.
- Stebbins, G. L. 1959 Genes, chromosomes and evolution. In: Tur-
rill, ed., *Vistas in Botany* 1.
- Stebbins, G. L., 1963 Identification of the ancestry of an amphi-
B. L. Harvey, ploid *Viola* with the aid of paper chromato-
E. L. Cox, J. N. graphy. *Am. J. Bot.* 50: 830-839.
Rutger, G. Jelen-
covic and E. Yagil
- Strandhede, S. O. 1965 Chromosome studies in *Eleocharis*, subsection
Palustris. III. *Op. bot. Soc. bot. Lund* 9:
9-86.
- Turesson, G. 1922 The genotypical response of the plant species
to the habitat. *Hereditas* 3: 211-350.
- Turesson, G. 1929 Zur Natur und Begrenzung der Artenheiten.
Hereditas 12: 323-333.
- Turesson, G. and 1960 Experimental studies in *Hieracium pilosella*
B. Turesson L. I. Reproduction, chromosome number and
distribution. *Hereditas* 46: 717-736.
- Vaucher, C. 1966 Contribution à l'étude cytologique du genre
Dactylorhiza (Klinge) Vermeulen. *Bull. Soc.*
neuchâtel. Sci. nat. 89: 75-85.
- Vermeulen, P. 1947 Studies in Dactylorhizids. Utrecht.
- Wagenitz, G. 1955 Pollenmorphologie und Systematik in der
Gattung *Centaurea* L.s.l. *Flora* 142: 213-279.
- Watson, P. J. 1958 The distribution in Britain of diploid and
tetraploid races within the *Festuca ovina* group.
New Phytol. 57: 11-18.
- Wilde-Duyfjes, B. E. E. 1964 *Festuca ovina* L. s.l. en *Festuca rubra* L. s.l.
de in Nederland. *Gorteria* 2 (4): 40-48.
- Zahn, K. H. 1923 *Hieracium*. Das Pflanzenreich IV, II: 1159-1183

Nieuwe aspecten van de systematiek der bacteriën
(Prof. Dr. J. de Ley)

- Bergey 1957 Manual of determinative bacteriology. R. S.
Breed, E. G. D Murray & N. Smith, eds. Wil-
liams & Wilkens, Baltimore.
- Clarke, P. H. and 1966 Rapid and simple biochemical tests for bac-
K. J. Steele terial identification. In: Identification methods
for microbiologists. B. M. Gibbs & F. A.
Skinner, eds. Academic Press, London.
- De Ley, J. 1962 Comparative biochemistry and enzymology in
bacterial classification. In: G. C. Ainsworth
& P. H. A. Sneath, Microbial classification.
12th Symp. Soc. gen. Microbiol. Cambridge
University Press.

- De Ley, J. 1967 Molecular biology and bacterial phylogeny. In: Th. Dobzhansky, M. K. Hecht & Wm. C. Steers: Evolutionary biology. Meredith Publishing Co.
- De Ley, J. 1968 DNA base composition and hybridization in the taxonomy of phytopathogenic bacteria. *Ann. Rev. Phytopath.* 6: 63-90.
- De Ley, J., I. W. Park, R. Tytgat and J. Van Ermengem 1966 DNA homology and taxonomy of *Pseudomonas* and *Xanthomonas*. *J. gen. Microbiol.* 42: 43-56.
- Herberlein, G., J. De Ley and R. Tytgat 1967 Deoxyribonucleic acid homology and taxonomy of *Agrobacterium*, *Rhizobium* and *Chromobacterium*. *J. Bact.* 94: 116-124.
- Hoyer, B. H., B. J. McCarthy and E. T. Bolton 1964 A molecular approach in the systematics of higher organisms. *Science* 144: 959-967.
- Kerstens, K. 1967 Rapid screening assays for soluble and particulate bacterial dehydrogenases. *Antonie van Leeuwenhoek* 33: 63-72.
- Kerstens, K. and J. De Ley 1968 An easy screening assay for the enzymes of the Entner-Doudoroff pathway. *Antonie van Leeuwenhoek* 34: 388-392.
- Krassilnikov, N. A. 1959 Diagnostik der Bakterien und Actinomyceten. Fischer, Jena.
- Legault-Démare, J., B. Desseaux, T. Heyman, S. Séror and G. P. Ress 1967 Studies on hybrid molecules of nucleic acids. I. DNA-DNA hybrids on nitrocellulose filters. *Biochem. biophys. Res. Commun.* 28: 550-557.
- Lelliott, R. A. 1967 Taxonomy and determination of phytopathogenic pseudomonadales. 2nd Intern. Conf. phyto-genic Bact. Oeiras, Portugal.
- Prévot, A. R. 1961 Traité de systématique bactérienne. Dunod, Paris.
- Sneath, P. H. A. 1957 The application of computers in taxonomy. *J. gen. Microbiol.* 17: 201-226.
- Sokal, R. and P. H. A. Sneath 1963 Principles of numerical taxonomy. Freeman, San Francisco.

De bruikbaarheid van gedragskenmerken voor de zoölogische systematiek

(Prof. Dr. G. P. Baerends)

- Adriaanse, A. 1943 Ueber eine lokale Verhaltensvariation beim Öffnen und Schliessen des Nestganges durch *Ammophila campestris* Jur. (Hym.). *Entomol. Ber.* 11: 69-78.

- Adriaanse, A. 1944 Biologie van *Ammophila campestris* Jur. Verzoek om medewerking. Entomol. Ber. 11: 150-153.
- Adriaanse, A. 1948 *Ammophila campestris* Latr. und *Ammophila adriaansei* Wilcke. Behaviour 1: 1-35.
- Adriaanse, A. en G. P. Baerends 1944 Het raadsel van de kleine rupsendoder (*Ammophila campestris* Jur.). De levende Natuur 49: 13-19.
- Andrew, R. J. and R. A. Hinde 1956 The systematic position of *Fringilla* - some ethological evidence. J. f. Ornithol. 97: 263-273.
- Baerends, G. P. 1941 Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. T. v. Entomol. 84: 68-275.
- Baerends, G. P. 1958 Comparative methods and the concept of homology in the study of behaviour. Arch. Néerl. Zool. 13: 401-417.
- Baerends, G. P. 1963 Komt de Noordzeeharing om te paaien terug op zijn geboortegrond? Versl. Kon. Ned. Akad. Wet. 72: 139-145.
- Baerends, G. P. 1968 Een ethologische beschouwing over het optreden van Krabhandeligen. In: Junk, een multidisciplinaire benadering, Haarlem, Bohn: 13-39.
- Baerends, G. P. en J. M. van Roon 1939 Waarnemingen over de levenswijze van de kleine rupsendoder (*Ammophila campestris* Jur.). De Levende Natuur 43: 41-51.
- Baerends, G. P. und G. J. Blokzijl 1963 Gedanken über das Entstehen von Formdivergenzen zwischen homologen Signalhandlungen verwandter Arten. Z. f. Tierpsychol. 20: 517-528.
- Blair, A. P. 1941 Variation, isolating mechanisms, and hybridisation in certain toads. Genetics 26: 398-417.
- Blair, W. F. 1955 Mating call and stage of speciation in the *Microhyla olivacea* - *M. carolinensis* complex. Evolution 9: 469-480.
- Blair, W. F. 1956 The mating calls of hybrid toads. Texas J. of Science 8: 350-355.
- Blair, W. F. 1958 Mating call in the speciation of anuran amphibians. The American Naturalist 92: 27-51.
- Cade, T. J. and L. I. Greenwald 1966 Drinking behaviour of mousebirds in the Namib desert, southern Africa. The Auk 83: 126-128.
- Collias, N. E. and E. C. Collias 1964 Evolution of nest-building in the weaverbirds (Ploceidae). Univ. Calif. Publ. Zool. 73: 1-162.
- Crook, J. H. 1964 The evolution of social organisation and visual communication in the weaverbirds (Ploceidae). Behaviour, Suppl. 10: 1-178.
- Cullen, J. M. 1959 Behaviour as a help in taxonomy. Systematics Association Publication nr. 3, Functions and Taxonomic Importance: 131-140.

- Delacour, E. and E. Mayr
Dilger, W. C. 1945 The family Anatidae. *Wilson Bull.* 57: 1-55.
- Emerson, A. E. 1962 The behaviour of lovebirds. *Scient. Amer.* 206: 89-98.
- Emerson, A. E. 1956 Ethospecies, ethotypes, taxonomy, and evolution of Apicoterme and Allognathoterme (Isoptera, Termitidae). *American Museum Novitates* 1771: 1-31.
- Emerson, A. E. 1958 The evolution of behaviour among social insects. In: Roe and Simpson (Ed.), *Behaviour and Evolution*: New Haven, Yale University Press: 311-335.
- Evans, H. E. 1962 The evolution of prey-carrying mechanisms in wasps. *Evolution* 16: 468-483.
- Evans, H. E. 1963 Predatory Wasps. *Scient. Amer.* 208: 145-154.
- Evans, H. E. 1964 The classification and evolution of digger wasps as suggested by larval characters (Hymenoptera: Sphecoidea). *Entomol. News* 75: 225-237.
- Faber, A. 1929 Die Lautäusserungen der Orthopteren I. *Z. Morphol. Ökol.* 13: 745-803.
- Faber, A. 1932 Die Lautäusserungen der Orthopteren II. *Z. Morphol. Ökol.* 26: 1-93.
- Friedmann, H. 1960 The parasitic waeverbirds. *Smithsonian Inst., Bull.* 223: 1-196.
- Haldane, J. B. S. 1956 In discussie van: Lorenz: On the objectivistic theory of instinct. In: "L'Instinct dans le comportement des animaux et de l'homme", Paris, Masson: 64.
- Hasler, A. D. and W. J. Wisby 1951 Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behaviour. *The American Naturalist* 85: 223-238.
- Heinroth, K. 1917 Verslag Oktobervergadering D. Ornithol. Ges. J. f. Ornithol. 66: 111-115.
- Hinde, R. A. 1959 Behaviour and speciation in birds and lower vertebrates. *Biological Reviews* 34: 85-128.
- Hodgson, W. C. 1936 The present state of knowledge concerning the origin and distribution of herring populations in Western European Waters. *Rapp. & Proc. Verb* 100: 2; 19-20.
- Hogan-Warburg, A. J. 1966 Social behavior of the ruff, *Philamachus pugnax* (L.). *Ardea* 54: 109-229.
- Hörmann-Heck, S. v. 1957 Untersuchungen über den Erbgang einiger Verhaltensweisen bei Grillenbastarden (*Gryllus campestris* L. und *Gryllus bimaculatus* De Geer). *Z. f. Tierpsychol.* 14: 137-183.
- Hunsaker, D. 1962 Ethological isolating mechanisms in the *Sceloporus torquatus* group of lizards. *Evolution* 16: 62-74.

- Immelmann, K. 1962 Beiträge zu einer vergleichenden Biologie australischer Prachtfinken (Spermestidae). Zool. Jb. Syst. 90: 1-196.
- Klaauw, C. J. van der 1947 Inleiding. Leerboek der vergelijkende ontleedkunde van de Vertebraten. Deel I: 1-14. N. V. Oosthoek, Utrecht.
- Konishi, M. 1965 The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-crowned sparrow. Z.f. Tierpsychol. 22: 770-783.
- Kramer, G. 1930 Bewegungsstudien an Vögeln des Berliner Zoologischen Gartens. J.f. Ornithol. 78: 257-268.
- Kruijt, J. P. and 1967 Social behavior on the lek in black grouse, *Lyrurus tetrix tetrix* (L.). *Ardea* 55: 203-240.
- J. A. Hogan
Lack, D. 1954 The Natural Regulation of animal numbers. Oxford, Clarendon Press.
- Löhr, H. 1963 The use of bird calls to clarify taxonomic relationships. Proc. XIII Int. Ornithol. Congr.: 544-552.
- Löhr, H. 1964 Verhaltensmerkmale der Gattungen *Parus* (Meisen), *Aegithalos* (Schwanzmeisen), *Sitta* (Kleiber), *Tichodroma* (Mauerläufer) und *Certhia* (Baumläufer). J.f. Ornithol. 105: 153-181.
- Lorenz, K. 1935 Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J.f. Ornithol. 83: 137-213, 289-413.
- Lorenz, K. 1937 Ueber die Bildung des Instinkt Begriffes. Naturwissenschaften 25: 289-300, 307-318, 324-331.
- Lorenz, K. 1941 Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden. J. f. Ornithol. 89: 194-293.
- Lorenz, K. und 1939 Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans I. Z. f. Tierpsychol. 2: 1-29.
- N. Tinbergen
Lowe, R. H. 1959 Breeding behaviour patterns and ecological differences between *Tilapia* species and their significance for evolution within the genus *Tilapia* (Pisces: Cichlidae). Proc. Zool. Soc. London 132: 1-30.
- (McConnell)
- Marler, P. 1959 Developments in the study of animal communication. In: Darwin's Biological Work: Some Aspects Reconsidered, Ed. P. R. Bell. Cambridge Univ. Press: 150-206.
- Mayr, A. 1956 Die systematische Stellung der Gattung *Fringilla*. J. f. Ornithol. 97: 258-263.
- Mayr, E. 1958 Behavior and systematics. In: Behaviour and Evolution, Roe and Simpson (Ed.) New Haven, Yale University Press, 341-359.
- Morris, D. 1957 "Typical intensity" and its relation to the problem of ritualisation. Behaviour 9: 1-12.

- Moynihan, M. 1962 Hostile and sexual behavior patterns of South American and Pacific Laridae. *Behaviour Suppl* 8: 1-365.
- Nicolai, J. 1964 Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. *Z. f. Tierpsychol.* 21: 129-204.
- Paynter, R. A. (Ed.) 1968 Check-list of birds of the world Vol. 14. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass.
- Perdeck, A. C. 1957 The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chortippus brunneus* Thunb., and *G. biguttulus* L.). *Behaviour* 12: 1-75.
- Pilters, H. 1954 Untersuchungen über angeborende Verhaltensweisen bei Tylopoden, unter besonderer Berücksichtigung der neuweltlichen Formen. *Z. f. Tierpsychol.* 11: 211-303.
- Regan, C. T. 1920 The classification of the fishes of the family Cichlidae. I. The Tanganyika Genera. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 5: 33-53.
- Remane, A. 1956 Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phytogenetik. Leipzig, Akad. Verlagsges.
- Richards, O. W. 1946 On the identity of the British sand-wasp hitherto known as *Ammophila campestris* Latr. (Hym., Sphecidae). *Entomol. Monthly Mag.* 82: 235-236.
- Rothenbuhler, W. C. 1964a Behaviour genetics of nest cleaning in honeybees. I. Responses of four inbred lines to disease-killed-brood. *Animal Behaviour* 12: 578-583.
- Rothenbuhler, W. C. 1964b Behaviour genetics of nest cleaning in honeybees. IV. Responses of F_1 and backcross generations to disease-killed brood. *American Zoologist* 4: 111-123.
- Schnakenbeck, W. 1936 The present state of knowledge concerning the origin and distribution of herring populations in western European waters. *Rapp. et Proc.-Verb. C.I.E.M.* 100: 28-31.
- Schutz, F. 1965 Sexuelle Prägung bei Anatiden. *Z. f. Tierpsychol* 22: 50-103.
- Sibley, Ch. G. 1957 The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds. *Condor* 59: 166-191.
- Simmons, K. E. L. 1957 The taxonomic significance of the head-scratching methods of birds. *Ibis* 99: 178-181.
- Sturtevant, A. H. 1942 The classification of the Genus *Drosophila*. Univ. of Texas, Publ. no. 4231.
- Thorpe, W. H. 1961 Bird-song. The biology of vocal communication and expression in birds. Cambridge University Press, 143 pp.

- Tinbergen, N. 1952 Derived activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. *Quart. Rev. Biol.* 27: 1-32.
- Tinbergen, N. 1960 Comparative studies of the behaviour of Gulls (Laridae): a progress report. *Behaviour* 15: 1-70.
- Tinbergen, N. and M. Moynihan 1952 'Head-flagging' in the black-headed gull: its origin and evolution. *British Birds* 46: 19-22.
- Tordoff, H. B. 1954 A systematic study of the avian family Fringillidae based on the structure of the skull. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 81: 1-42.
- Vecht, J. van der 1967 Bouwproblemen van sociale wespen. *Versl. Kon. Ned. Akad. Wet.* 76: 59-68.
- Weidmann, U. 1951 Ueber den systematischen Wert von Balzhandlungen bei *Drosophila*. *Revue Suisse Zool.* 54: 502-511.
- Wielinga, D. T. 1958 Deductieve onderzoeken over aard en ontstaan van betrekkingen tussen biologische kenmerken. (Een biodynamische studie aan haring). *Proefschrift Groningen*: 172 pp.
- Wickler, W. 1961 Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. *Fortschr. Zool.* 13: 303-365.
- Wickler, W. 1962 Ei-Attrappen und Maulbrüten bei Afrikanischen Cichliden. *Z. f. Tierpsychol.* 19: 129-164.
- Wickler, W. 1963 Zur Klassifikation der Cichlidae, am Beispiel der Gattungen *Tropheus*, *Petrochromis*, *Haplochromis* und *Hemihaplochromis* n. gen. *Senckenbergiana Biologica* 44: 83-96.
- Wickler, W. 1965a Die Evolution von Mustern der Zeichnung und des Verhaltens. *Naturwissenschaften* 52: 335-341.
- Wickler, W. 1965b Ueber den taxonomischen Wert homologer Verhaltensmerkmale. *Naturwissenschaften* 52: 441-444.
- Wickler, W. 1967 Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: G. Heberer. *Die Evolution der Organismen*. 3. Aufl. Band 1, Stuttgart G. Fischer.
- Wilcke, J. 1945 *Ammophila adriaansei* n.sp. *Entomol. Ber.* 9: 277-278.

Vijgen en vijgewespen
(Dr. J. T. Wiebes)

- Abdurahiman, U. C. and K. J. Joseph 1967 New fig insects from Delhi and correction of a mistaken identification. *Bull. Ent. (India)* 8: 48-57.
- Ansari, M. H. 1966 On a new species of fig insects from India. *Indian J. Ent.* 28: 74-83.

- Corner, E. J. H. 1958 An introduction to the distribution of *Ficus*. *Reinwardtia* 4: 15-45.
- Corner, E. J. H. 1960a Taxonomic notes on *Ficus*, Asia and Australasia i-iv. *Gdms' Bull., Singapore* 17: 368-485.
- Corner, E. J. H. 1960b Id., v-vi, *loc. cit.* 18: 1-69.
- Corner, E. J. H. 1961 Id., addendum, *loc. cit.* 18: 83-97.
- Corner, E. J. H. 1962a The classification of the *Moraceae*. *Gdms' Bull. Singapore* 19: 187-252.
- Corner, E. J. H. 1962b Taxonomic notes on *Ficus*, Asia and Australasia, addendum ii. *Gdms' Bull., Singapore* 19: 385-401.
- Corner, E. J. H. 1965 Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with keys to identification. *Gdms' Bull., Singapore* 21: 1-186.
- Corner, E. J. H. 1967 *Ficus* in the Solomon Islands and its bearing on the post-Jurassic history of Melanesia. *Phil. Trans. R. Soc. (B)* 253 (783): 23-159.
- Croizat, L. 1968 The biogeography of the tropical lands and islands east of Suez-Madagascar: with particular reference to the dispersal and form-making of *Ficus* and different other vegetal and animal groups. *Atti Ist. bot. Univ. Pavia Lab. crittog.* (6)4: 1-400.
- DeWolf, G. P. 1965 *Ficus*, subgenus *Pharmacosycea* in America. *Elliotia* 4: 1-20.
- Galil, J. and D. Eisikowitch 1968a On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology* 49: 259-269.
- Galil, J. and D. Eisikowitch 1968b Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycomorus* in Israel. *New Phytol.* 67: 745-758.
- Galil, J. and D. Eisikowitch 1969 Further studies on the pollination ecology of *Ficus sycomorus*. *Tijdschr. Ent.* 112: 1-13.
- Grandi, G. 1930 Monografia del gen. *Philotrypesis*. *Boll. Lab. Ent. R. Ist. sup. agr. Bologna* 3: 1-181.
- Grandi, G. 1955 Gli insetti a regime specializzato ed i loro 'adattamenti morfologici'. *Atti Accad. naz. Lincei R. Memorie, Classe de Science fisiche, matematiche e naturali* (8)5(3)1: 1-60.
- Grandi, G. 1961 The hymenopterous insecta of the superfamily *Chalcidoidea* developing within the receptacles of figs. *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna* 26: i-xiii.
- Grandi, G. 1963 Catalogo ragionato degli *Agaonidi* del mondo descritti fino a oggi. *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna* 26: 319-373.
- Hennig, W. 1950 Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. *Deutsche Ent. Inst., Berlin-Friedrichshagen*: i-v, 1-370.
- Hill, D. S. 1967a Fig wasps of Hong Kong. i. *Agaonidae*. *Zool. Verh., Leiden* 89: 1-55.

- Hill, D. S. 1967b Figs of Hong Kong. Hong Kong University Press & Oxford University Press: 1-130.
- Hill, D. S. 1967c Figs and fig-wasps. *J. nat. Hist. (London)* 1: 413-434.
- Hill, D. S. 1969 Revision of the genus *Liporhopalum*. *Zoöl. Verh., Leiden* 100: 1-36.
- Joseph, K. J. 1953 Description of three new genera and five new species of *Sycophagini*, with notes on biology, distribution and evolution. *Agra Univ. J. Res.* 2: 53-82.
- Joseph, K. J. 1958 Recherches sur les Chalcidiens *Blastophaga psenes* et *Philotrypestis caricae* du figuier *Ficus carica*. *Annls. Sci. nat. (Zool.)* (11) 20: 197-260.
- Mayer, P. 1882 Zur Naturgeschichte der Feigeninsecten. *Mitt. zool. Stn. Neapel (B)* 3: 551-590.
- Pijl, J. van der 1953 On the flower biology of some plants from Java, with general remarks on fly-traps. *Ann. Bot.* 1: 77-99.
- Ramirez, W. 1969 The mechanism of pollen transfer by fig wasps. *Science* 163: 580-581.
- Vecht, J. van der 1956 Vijgen en vijgenwespen. *Ent. Ber.* 16: 99-103.
- Vecht, J. van der 1960 Systematiek en evolutie. In: Evolutie, de huidige stand van het vraagstuk. Aula-boeken. (Utrecht) nr. 38, pp. 116-141.
- Wiebes, J. T. 1963 Taxonomy and host preferences of Indo-Australian fig wasps of the genus *Ceratosolen*. *Tijdschr. Ent.* 106: 1-112.
- Wiebes, J. T. 1964 Indo-Malayan and Papuan fig wasps. 3. Insects from *Ficus conocephalifolia*, with a note on the *Sycophaginae*. *Nova Guinea (Zool.)* 27: 75-86.
- Wiebes, J. T. 1965 Vijgen en vijgenwespen verzamelen in de Filipijnen. *Levende Nat.* 68: 52-60.
- Wiebes, J. T. 1966a Provisional host catalogue of fig wasps. *Zool. Verh., Leiden* 83: 1-44.
- Wiebes, J. T. 1966b Bornean fig wasps from *Ficus stupenda*. *Tijdschr. Ent.* 109: 163-192.
- Wiebes, J. T. 1968a Fig wasps from Israeli *Ficus sycomorus* and related East African species. 2. *Agaonidae* (concluded) and *Sycophagini*. *Zoöl. Meded., Leiden* 42: 307-320.
- Wiebes, J. T. 1968b Species of *Agaon* from Congo, with notes on synonymy. *Proc. K. ned. Akad. Wet. (C)* 71: 346-355.
- Williams, F. X. 1928 Studies in tropical wasps - their hosts and associates. *Bull. Exp. Sta. Hawaii. Sugar Plant. Ass., Ent. Ser.* 19: 1-179.

Het biosystematisch patroon anno 1969
(Prof. Dr. A. Stafleu)

- | | | |
|--|------|---|
| Banks, H. P. | 1968 | The early history of land plants, in E.T. Drake (ed.), <i>Evolution and environment</i> . Yale University Press, New Haven and London, pp. 73-107. |
| Barghoorn, E. S. and J. W. Schopf | 1965 | Microorganisms from the Late Precambrian of Central Australia. <i>Science</i> 150: 337-339. |
| Barghoorn, E. S. and J. W. Schopf | 1966 | Microorganisms three billion years old from the Precambrian of South Africa. <i>Science</i> 152: 758-763. |
| Bossert, W. | 1969 | Computer techniques in systematics, in C. G. Sibley, <i>Systematic biology</i> . |
| Cloud, P. E., Jr. | 1968 | Atmospheric and hydrospheric evolution on the primitive earth. <i>Science</i> 160: 729-736. |
| Cobben, R. H. | 1968 | Evolutionary trends in Heteroptera. Part 1. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion. Center for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen. |
| Constance, L. | 1964 | Systematic botany - an unending synthesis. <i>Taxon</i> 13: 257-273. |
| Copeland, H. F. | 1956 | The classification of lower organisms. Pacific Books, Palo Alto, California. |
| Cowan, R. S. et al. | 1969 | Smithsonian summer institute in systematics - 1968. <i>Taxon</i> 18: 3-212. |
| Delevoryas, T. | 1969 | Paleobotany, phylogeny, and a natural system of classification. <i>Taxon</i> 18: 204-212. |
| Drake, E. T. | 1968 | Evolution and environment. Yale University Press, New Haven. |
| Ehrendorfer, F., E. Habeler and W. Sauer | 1968 | Chromosome numbers and evolution in primitive Aniosperms. <i>Taxon</i> 17: 337-353. |
| Faegri, K. and L. van der Pijl | 1966 | Principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford. |
| Hawkes, J. G. (ed.) | 1968 | Chemotaxonomy and serotaxonomy. Academic Press, London, New York. |
| Hedberg, O. (ed.) | 1958 | Systematics of to-day. <i>Uppsala Universitets Arsskrift</i> 1958: 6. |
| Heslop-Harrison, J. | 1968 | Chairman's Summing-up, in J. G. Hawkes, <i>op. cit.</i> , pp. 279-284. |
| Heywood, V. H. (ed.) | 1968 | Modern methods in plant taxonomy. Academic Press, London, New York. |
| Jacobs, M. | 1969 | Large families - not alone! <i>Taxon</i> 18: 253-262. |
| Johnson, L. A. S. | 1968 | Rainbow's end: the quest for an optimal taxonomy. <i>Proceedings of the Linnean Society of New South Wales</i> 93(1): 8-45. |

- Kiauta, M. B. 1967 Considerations on the evolution of the chromosome complement in Odonata. *Genetica* 38: 430-446; herdrukt in: Studies in karyotypic evolution in Odonata, Bronder Offsett, Rotterdam 1969 (diss.)
- Kuehnen, D. J. *et al.* 1967 Populatiebiologie. Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie, Wageningen.
- Mayr, E. 1963 Animal species and evolution. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Mass.
- Mayr, E. 1969 Principles of systematic zoology. McGraw-Hill New York.
- Mayr, E., E. G. Linsley 1953 Methods and principles of Systematic zoology. New York, Toronto, London.
- and R. L. Usinger
- Moore, D. M. 1968 The karyotype in taxonomy, in V.H. Heywood, Modern methods in plant taxonomy, pp. 61-75.
- Nolan, C. and 1968 Comparative aspects of primary structures of proteins. *Annual Review of Biochemistry* 37: 727-790.
- E. Margoliash
- Pijl, L. van der 1969 Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg New York.
- Riedl, R. J. 1969 Gnathostomulida from America. *Science* 163: 445-452.
- Sibley, C. G. (ed.) 1969 Systematic biology. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- Small, E. B. and 1969 Scanning electron microscopy of fixed, frozen, and dried Protozoa. *Science* 163: 1064-1065.
- D. S. Marszalek
- Smith, A. H. and 1964 A monograph on the genus *Galerina* Earle. Hafner Publishing Company, New York, London.
- R. Singer
- Stafleu, F. A. 1966 Tasten of tellen. Een eeuw theorie en praktijk in de plantensystematiek. Noord-Hollandsche Uitgevers Maatschappij. Amsterdam.
- Vayssi re, P. 1953 Index des zoologistes. *Union Internationale des Sciences biologiques s rie C*, no. 5.
- Wagenitz, G. 1967 Betrachtungen  ber die Artenzahlen der Pflanzen und Tiere. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin ser. 2. 7*: 79-93.
- Whittaker, R. H. 1969 New concepts of kingdoms of organisms. *Science* 163: 150-160 (zie ook *Natuur- en Techniek* 37: 124-132, 1969).

Register

- aanpassing aan niet-biologische factoren 30
Acanthocephala 53 e.v.
 acanthoïne 26, 28
 acceleratie 51
Aceretum saccharophori 78
 acetaat 20
Acetobacter 142
 acetyleenverbindingen 26, 28
Acoela 43, 44
Acoelomata 54
Aconitum 28
Acrocephalus 4
Actinobacterium 144
Actinomyces 144
Actoniplanes 144
 adaptatie-typen bij vogels 177
 adaptatieve radiatie 23
Adenocarpus 24
Aegithalos 169
Aerobacter 135
Aeromonas 135
 agamospermie 106
Aganoidae 182 e.v.
Agao 199, 201
Agapornis roseicollis 157
Agavaceae 11
Agrimonia 107
Agrobacterium 135, 140–142
 – *tumefaciens* 140
Agrostis tenuis 87
 ajugose 23
Alchemilla 107
 alikruik 92
 alkaloïden 24
 , isoboldine 29
 , typen van 28
 allelopathie 30
 allopolyploidie 105, 106, 125
Allotrizoon 201
Amanita 82
Alnion 126
Alno-Padion 126
 ambivalentie bij intentiebewegingen 164
Amblyspiza 177
 ambrosanolide 25
Amelanchier 107
Ameria 56
Ammophila
 – *adriaansei* 146, 147
 – *campestris* 145–147, 151
 – *pubescens* 149
Ammophilion borealis 117
 amoëboïde-theorie 44
 anabasine 26, 27
 analoge ontwikkeling 4
 analogie 20, 28
Anas
 – *acuta* 161
 – *platyrhynchos* 161
Anatidae 173
 aneuploidie 108
Angiospermae 4
Animalia 216
Annelida 52–56, 60
Anserinae 173
Antennaria
 – *dioica* 71
 – *hibernica* 71

- Anthemideae* 27, 28
 anthofiele insekten 33
Anthoxanthum alpinum 121
 aneusomatie 105
Apocrypta longitarsus 187–190, 203
 apomixis 106
Aquilegia 111
Araliaceae 17, 26, 28
Archelminthes 52
Archelmis 53
Archigastrula 55
Archydra 53
Arctotideae 27
 arealen
 , disjuncte 125
Arenaria 167
Aristolochiaceae 11
 aristolochiazuur 11
Arnica 26–28
Arrhenatheretum elatioris 126
Arrhenatherion 126
Artemisia 25
Arthobacter 144
Arthropoda 4, 52–56, 63
Artocarpus 193
 , *heterophylla* 193
Aschelminthes 54, 55
Asclepiadaceae 29
Ascophyllum 93
 asperuline 12–14
Astereae 28
 astrilden 171
 α -systematiek 2
 aucubine 12–14, 20
Aulacomnium androgynum 75
 autopolyploidie 105
Azadirachta 29
 azadirachtine 29
Azotobacter 142

Bacillus 138, 142, 144
 bacteriën
 – biochemie 135
 – identificatie 134
 , melkzuur 135
 – moleculaire taxonomie 137
 bakkenolide 25, 27
 baldrianal 15
 balts 173
 barrière
 , ethologische 153
 basale abbreviatie 51
 bekbroeders
 , patriarchale 175, 176
 , matriarchale 175, 176
 bestuiving bij vijgen 182
Betabacterium 144
 betaïnen 26, 28
Betula
 – *alba* 22
 – *papyrifera* 78
 – *verrucosa* 78
Bifidobacterium 144
 Bilateroblastaea 55
 Bilaterogastraea 46, 55
 – enterocoel-theorie 49
 – theorie 42, 55
 Bingelkruid 128
 biogenetische
 – grondwet 39
 – patronen 20, 27
 biologie
 , reproductieve 221
 biologische soort 2
 bisschoppen 172
 bitterstoffen 11
 Blastaea 55
Blastophaga 200, 201, 205
 – *psenes* 188
 bloeiperiodiciteit 74
Boletus granulatus 86
 boomklevers 168, 169
 Boomkruiper 7
Boraginaceae 24, 28
 Boskers 108
 Bosrietzanger 7
 Bosviooltje 108
 Brachiopoda 53–58, 64
Brachythecium rutabulum 75
Brevibacterium 144
Bromus 82
 Bryophyta 28
 Bryozoa 53–58, 64

- Bryum* 78
- β -systematiek 3
- Bufo*
 - *cimericanus* 155
 - *woodhousei* 155
- Butyribacterium* 135
-
- Calenduleae* 27
- Galiidae* 163
- Calliargonella cuspidata* 85
- Callimorpha jacobaea* 29
- Calluna* 81
- Caltha* 111
 - *palustris* 126
- Camelinae* 171
- Campanula* 105, 113
 - *americana* 124
 - *carpatica* 113
 - *rapunculoides* 124
- Campanulaceae* 26, 28
- Canellaceae* 27
- Carabidae* 31, 32
- Cardamine*
 - *flexuosa* 108
 - *hirsuta* 108
 - *pratensis* 125-128
- Cardenoliden* 24, 29
- Carduelinae* 170
- Carex* 81
- Caricetalia fuscae* 126
- caryologie 220
- categoriën
 - , hiërarchie 98
- Catenabacterium* 144
- Cellulomonas* 144
- cellulose 21
- Centaurea* 122
- Centranthus* 15
- centra van ontwikkeling 125
- centroïde 100
- centromeer 110, 114
- Cepaea nemoralis* 172
- Ceratodon purpureus* 75, 85
- Ceratosolen* 182 e.v.
 - *appendiculatus* 203
 - *armipes* 203
- *constrictus* 193
- *emarginatus* 193, 200
- *gravelyi* 205
- *hewitti* 193
- *nanus* 205
- *pygmaeus* 203, 205
- Cercocarpus*
 - *intricatus* 83
 - *ledifolius* 83
- Certhia* 169
- Cettia* 4
- Chaetognatha* 53-58
- Chalcidoidea* 194
- Charadriidae* 168
- chelerythrine 30, 31
- chemoklinen 86
- chemotaxonomie 122
- chemotypen 85, 86
- Chimaphila* 106
- Chironomus* 218
- Chondrus* 93
- Chordata 4, 53-56, 64
- Chortippus* 157
 - *biguttulus* 153
 - *brunneus* 153
- Chromobacterium* 137
- chromosomen
 - , A- 110
 - , B- 110, 119
 - C-type 111
 - , heterobrachiale 110
 - informatie-gehalte bij bacteriën 141
 - , isobrachiale 110
 - R-type 111
 - T-type 111
 - , variatie in aantal 105
 - , vorm van 110
- chromosoomrassen 79, 124
- chromosoomtellingen 212
- Chrysanthemum leucanthemum* 126
- Ciclididae* 170, 175, 178
- Cichorieae* 26-28
- Cicution* 126
- Cinchona* 11
- cineol 30
- Cisticola* 4

- cistronen 134, 136
- citral 14
- Cladonia* 82
- classificatie 98
- procedure 99
- Clavaria* 82
- Clavulinopsis luteoalba* 85
- Clitocybe* 82
- Clotidium* 82
- Clostridium* 135, 144
- 'clustering' zie zwermvorming
- Chyphaedon* 179
- coccolobine 29
- Cocculus triobus* 29
- Coelenterata 42, 46, 52-56, 58
- Coeloom-theorieën 44, 59
- co-existentie van verwante rassen 81, 82
- Columbiformes 162
- communicatiegedrag 163
- Compositae* 24-26, 28, 32
- chemische rassen van 24
- conflictgedrag 165
- conflictsituatie 164
- conhydrine 20
- coniferylalcohol 21
- coniine 20
- Coptidae* 111
- Coptis* 111
- cormus-theorie 43, 57
- Cornus*
- *canadense* 78
- *suecica* 78
- Cortinarius* 82
- Corynebacterium* 142, 144
- Cotoneaster* 107
- Cotula* 125
- Crataegus* 107
- Crepis* 114, 115
- *capillaris* 115
- *conyzaeifolia* 115
- *fuliginosa* 115
- *kashmirica* 115
- *leontodontoides* 115
- *mungieri* 115
- *sibirica* 115
- *suffreniana* 115
- Crotalaria* 28
- Ctenophora* 54-56, 58
- cuticulaire was 31
- cybernetica 220
- cyclomeer-theorie 48, 54
- Cynareae* 27, 28
- Cystoderma amianthinum* 85
- cytogeografie 123
- cytologie 220
- cytoöecologie 125
- cytologische rassen 125
- cytotaxonomie 104, 122, 125
- Dactylis*
- *aschersoniana* 131
- *glomerata* 131
- Dactylorhiza* zie *Dactylorhiza*
- Dactylorhiza* 111, 113
- *fuchsii* 126
- *maculata* 126
- Danoliniae* 29
- darmblindzakken 46, 48
- decanortriterpeen 12
- decorticasine 24
- definitie familie 3
- Deilagaon* 201
- Delphinium* 26, 28
- deme-terminologie 116
- Depranocladus* 85
- Derbesia* 22
- desmethylnyodescertine 14
- Desmidiaceae* 82
- Deuterostomia 49, 54 e.v.,
- deuterostoom-theorie 49, 54
- diersoorten
- , aantal 213
- Digitaria* spp. 71
- Dillenia* 21
- Diocoreaceae* 11
- Dipleurula* 54
- Diplococcus* 144
- Dipsacales 12
- disinhibitie 165
- diterpeenalkaloïde 26
- diversiteit in de natuur 8
- DNA 1

- baseverhouding 137
- -code 212
- -homologie 140
- -hybridisaties 139, 141
- , *Mycoplasma*- 141
- typen 140
- Dolichoris* 201
- Dorsophila* 173
- Dotterbloem 126
- Drosophila* 173, 174
- Dryas* 107
- dubbelgangersoortenparen 7
- Duboisia myoporoides*
- clinale variatie van 24
- duinslak 172
- duiven 163
- dysploidie 108
- Dytiscidae 32

Echinodermata 52-58, 64

echinopsine 26, 28

Echiurida 54, 56

eenden 158

eiken-berkenbossen 78

Eleocharis palustris 114

Elisabethiella 201

emetine 12-14

enolhalfacetal 14

Enterobacteriaceae 135

enterocoel-theorie 45, 54

entomofiele anthofyten 33

Entoprocta 54-58

enzymen 219

 , gecodeerde 19

Eosphaera 222

Epilobium 83

'Erbkoordination' zie gedragspatroon

 , gefixeerd

eremophilanoliden 25, 27

Erwinia 142

Escherichia 135, 142

 - *coli* 138, 140, 141

Estrildidae 163, 171

ethologisch onderzoek 7

Euastrum 82

Eucalyptus 77

- -bos 24
- Eucoelomata 54
- eudesmanoliden 25, 27
- Eukoebelia* 187
- Eupatorieae* 27, 28
- Eupatorium cannabinum* 25
- Euplectes* 177
- Euplectinae* 172
- euploïde reeksen 105, 106
- Eupristina* 201
- euryoece soorten 85
- evolutie
- , chemische 31
- , co- 79
- , convergente 20, 24, 26
- , divergente 20, 24, 26
- , macro- 73
- , micro- 73
- , regressieve 21
- evolutierichting 178
- exacalatie 51

Fagales 21

Fagion

 - *grandiflorae* 79

 - *sylvaticae* 78

fenoeocotypen 72

Festuca 24

 - *ovina* 86, 117

Ficus 180 e.v.

 - *auriculata* 193, 200, 201

 - *carica* 188

 - *oligodon* 193, 200, 201, 205

 - *racemosa* 203

 - *stupenda* 191

 - *sycomorus* 180 e.v.

Fissidens adiantoides 85

Fitis 7

flavonoïde verbindingen 21, 24

fosfoketolase-mechanisme 135

fotocitral 14

Foudia 177

Fragaria 107

Fringilla 169

 - *coelebs* 158

Fringillinae 169

Frullania 78, 82

Fucus

– *serratus* 93

– *spiralis* 93

– *vesiculosus* 93

Fungi 216

fungistatische werking 30

furanoeremophilanen 25, 27

furanopotasine 25

fyla

– bij dieren 34–36

– defenitie 35

fylogenetische

– definitie genus 3

– systematiek 38

fysiologische rassen 80

fytofage insecten 29

fytomelanen 28

galbloemen 185

Galerina 82, 214

– *atkinsoniana* 86

Galium 114

– *aparine* 110

– *palustre* 131

– *verum* 131

gastheerkeuze 191

gastraea 46

– -keuze 41, 54

Gastraeades 53

Gastrotricha 53, 56, 66

GC-waarden 138, 143

gedrag

– , aangeboren 7

– , aangeleerd 7

gedragskenmerken

– , afweging 174

– en classificatie 168

– , kwantificatie 173

gedragsmechanismen

– , genetische basis 154

– , motorische 151

– , sensorische 149

gedragspatroon

– , gefixeerd 152, 155

gedunine 11, 12

genen-differentiatie 114

genetische drift 72

genoecotypen 73

Gentianales 11, 21

gentianine 12–14

gentiopikrine 12–14

Gephyrea 52

germacranoliden 25, 27

Geum 107

geurstoffen 30

giftstoffen 77

glucosiden

– , bittere 13

glucosidering 29

Gnothostomulida 214

gonocoel-theorie 45, 57

graaneters 177

gradiënt

– , macrogeografische 86

grandifoliolenon 12

Grimmia 78

grisenine 25, 27

groenwieren 22

grutto's 168

Gryllus 157

γ-systematiek 5

guaianoliden 25, 27

habitatgrenzen 83

Hadži

– , systeem van 56

Haeckel

– , systeem van 52, 53

Haematopus 168

haemoglobinen 218

Halicystis 22

Haplochromis

– *multicolor* 170

– *philander* 170

Haplopappus gracilis 104

Haring

– , aantal wervels bij 159

harpagide 14

helenaline 25

Heleniaeae 28

Helenium

- lactonen 25
- , chemische rassen van *H. autumnale* 24
- Heliantheae* 26-28
- Hemichordata 53-56, 58, 63
- Hemihaplochromis* 171
- heterobathmie 21
- Hieracium* 75, 106
 - *paniculatum* 78
 - *pilosella* 122
 - *umbellatum* 78
- Himantopus* 168
- Hippophaeto-Sambucetum* 117
- Hoemophilus* 142
- homologe ethologische leerprocessen 160, 161
- homologe ontwikkeling 4
- homologie 20, 27
- Hondsroos 106
- Honingbij 154
- Hottonia palustris* 74
- Hottonietum palustris* 74
- hydrostatisch
 - skelet 60
 - systeem 64
- Hygrophorus* 8
- Hylacomium splendens* 75
- Hyppnum cupressiforme* 75, 85
- Idarnes* 187
- identificatie-methode 98
- Ilex aquifolium* 22
- indolbasen 13, 14
- informatieprobleem 208
- intraspecifieke taxa 68
- insecteneters 177
- intentiebewegingen 164
- Inula* 26
- Inuleae* 27, 28
- inuline 24, 26, 28
 - achtige fructosen 28
- Ionidium* 28
- ipecoside 14
- iridodial 13
- iridoïde
 - esters 15
- plantestoffen 11, 13, 14, 20, 21
- isochinolinebasen 13, 14
- isolatie
 - , ethologische 75
 - , genetische 75
 - , habitat- 76
 - , oecologische 73, 75, 76
 - , secundaire oecologische 76
- isolerend mechanisme 7
- isopelletierine 20
- Jägersten
 - , systeem van 55
- jasminine 12-14
- Julianella* 201
- Kakabekia* 222
- kameelachtigen 171
- kamfer 30
- karekiet
 - , Kleine 7
- Keep 168
- Kemphaan 167, 172
- kenmerken
 - , afgeleide 38
 - , gewogen 100
 - , ongewogen 100
 - , primitieve 38
 - , variabele 102
- kenmerkfylogenese 38
- kenmerkfylogenie 19, 21
- kenmerkonderzoek
 - , vergelijkend 38
- ketting-theorie 48
- kinine 11
- Kinorhyncha 53, 56, 66
- Klebsiella* 142
- Kleefkruid 110
- kleurvariëteiten bij slakken 92
- klinen
 - , onderbroken 87
- kluten 168
- koekoekswespen 191
- Koelerion albescentis* 117
- koffiezure esters 24

Königsberger stamboom 16
 Korhoen 175
 Kortsnavelboomkruiper 7
 Kropaar 131
 , Asherson's 131
 kruisbaarheid 70

Labiatae 22, 23

Lactarius 82

Lactobacillus 135

lactonen 26

Larsson

, systeem van 57

Laserpitio-Seslerietum 126

Latimeria 6

leerboekstelsel dierclassificatie 53

leerprocessen 158-161

, geprogrammeerde 158

Lejeuneaceae 82

Leptinella 125

Leptobryum pyriforme 85

Leuconostoc 144

Liatris-hybriden 83

lignine 21

Liliaceae 11

limes convergens-milieu's 82

limonine 11, 12, 21

Linguatulida 56

Linneaanse soorten 71

linoleenzuur 30

lintwormen 47

Liporrhapalum 201

Listeria 144

Littorina

- *obtusata* 92, 95

- - var. *citrina* 93

- - var. *fusca* 93, 94

- - var. *inversicolor* 94

- - var. *olivacea* 93

- - var. *reticulata* 93, 94

- *picta* 84, 95

- *planaxis* 95

- *saxatilis* 95

- *scutulata* 95

Lachmaea suturalis 81

Locustella 4

loganine 12, 14

Lolium 24

Longenkruid 108

Lonicera

- *canadensis* 78

- *periclymenum* 78

loopkevers 31

Luschniella 4

Luzula 114

Lycopodium 21

Lymnaea stagnalis 8

Lyophyllum 82

lysine 20

Macromitrium 82

Magnocaricetalia 126

Magnoliaceae 26, 27

Magnoliales 21, 220

Maianthemum

- *bifolium* 78

- *canadense* 78

Malimbus 177

Malus 107

Maniella 201

mannaan 22

manniet 23

Marcus' dierclassificatie 54, 55

Matricaria chamomilla 25

matricine 25

Mayr

, soortsbegrip van 68-70

mees 169, 170

, Glanskop- 7

, Kool- 149

, Kuif- 149

, Matkop- 7

, Staart- 169

, Zwarte 149

Megastigmus 194

Melampyrum

- *lineare* 78

- *pratense* 78

Melia 29

meliaantriol 29

Meliaceae 11, 12

membraanpolysacchariden 22

- Menyanthes trifoliata* 74
Mercurialis annua 128-130
 Mesozoa 35, 54, 55, 58
Mespilus 107
 methyllycaconitine 26, 28
Micrasterias 82
Micrococcus 138, 144
Microhyla
 - *carolinensis* 154
 - *olivacea* 154
Micromonospora 144
 micro-organismen uit Precambrium 222
 microtaxa 125
 milieu
 - als regulator 77, 79
 - als selector 77
 milieuvariatie 82
 Moerasvergeet-mij-nietje 109
 Molinietalia 126
 Mollusca 52-56
 Monera 216
Moneses 106
 monoterpenen
 , alifatische 14
 - cyclopentanoïde 12, 20
Moraxella 142
 morfoklinen 86
 morfotypen 85
Morus 193
 mRNA 18
 Muizeoor 122
 muisvogels 163
 mutatie 29
Mutisiaeae 27
 Muurpeper 105
Mycena 82
 - *galopus* 85
 - *iodiolens* 86
 - *vitrea* 86
Mycobacterium 144
 mycorrhiza 78
 myodesertal 12-14
Myostis palustris 109
 Myxomycetes 44
Nasturtium
 - *microphyllum* 131
 - *officinale* 131
Neisseria 138
 Nematelminthes 52
 Nematoda 47, 53, 56
 Nematomorpha 35, 56
 Nemertini 45, 47, 53-56, 58
 neodarwinisme 72
 neolamarckisme 72
Neomorphe 200, 201, 203
 neotenie 51, 65, 66
 nepetalacton 12, 14, 20
 nephrocoel-theorie 45
 nestsluiting 151
 nestvormen 153
Nettion flavirostra 161
 new systematics 207
 nicotine 26, 28
Nitrosococcus 142
Nitrosomonas 142
Nocardia 144
 nomenclatuurregels 2
 normicotine 26, 28
 nortriterpenen 12
Nucella lapillus 95
 numerieke
 - analyse bij bacteriën 136
 - taxonomie 96
Nymphalidae 19
 oecochemotypen 87
 oecoklinen 86
 oecologische chemie 28
 oeco-morfotypen 85-87, 92
 oecospecies 72
 oecotonen 82
 oecotypen 79, 80, 85, 87
Oleaceae 23
 Oleales 11, 21
 oleuropeïne 14
 oligomere wormen 64
 Oligomeria 56
 oligosacchariden 23
Omphalia 82
 ontogenetisch onderzoek 39

Onychophora 54, 56
Ohpioglossum reticulatum 104
 oranjewever 172
Orchidaceae 24, 30
 orchinol 30
Orchis 111
 , gevlekte 126
Orthulia 106
Orthodontium spp. 71
 orthogenese 72
 Orthoptera 220
Orthotrichum 78, 82
 Ω-systematiek 9
 Otitesellini 188
 overspronghandeling 164
Oxalis 125
Oxybelus 179

 padden 157
 , geluiden van 155
 paleontologisch onderzoek 39
Papaveraceae 11, 31
Parabenzoin trilobum 29
Parakoebelea 187
Parapristina 201
 parasieten
 – bij vijgewespen 203
 , verwantschapsgroepen bij 198
 parasitisme 80
 Parozoa 56
 paringsroep 153
Parmelia 82
 – *borreri* 88
 – *pseudoborreri* 88
Parus 169
Passiriformes 169
 patroon
 , biogenetisch 217
 Pearson-Lee regressiecoëfficiënt 99
Pelecaniformes 167
Peliococcus 144
 pentacyclische triterpenen 24
 pentanortriterpeen 12
 petasalbine 25
Petasites

 – *albus* 25
 , chemische rassen van 24
 – *hybridus* 25
 – spp. 25
 petasoliden 25
Petrochromis 171
Pharmacosyceae 201
Phaseoleae 30
Philomachus prignax 167, 172
Philostrypesini 198
Philotrypesis 199, 204
 – *caricae* 188
Phoenix theophrasti 215
 Phoronida 53–56, 63
Photobacterium 138
Phragmitetalia 126
Phragmitetea 126
 p-hydroxykancelalcohol 21
Phymateus 29
Physcia 82
 – *elaeina* 69
Phyteuma spicatum 110
Phytophthora infestans 75
 Pinksterbloem 105, 125
Pinus 105
 – *nigra* 87
 – *sylvestris* 86
 piperidine 20
Pittosporaceae 17, 28
Planchonella 28
 Plantae 216
Plantaginaceae 22, 23
Plantago 108
 plantengeografie 122
 planteose 22, 23
 plantesoorten
 , aantal 213
Planula 42, 54
 planuloïde-theorie 42, 53
 plasmodium-theorie 43, 56
 Plathelminthes 43 e.v.
Pleistodontes 201
Pleurosium schreberi 75
 plevieren 168
 Ploceidae 171
 Ploceinae 177, 178
Ploceus 177

pluriformiteit 9
Pluteus 82
Podocarpaceae 125
Poekilocerus 29
Pogonophora 54-56, 63, 64
 pollenmorphologie 122
 polyacetyleen-verbindingen 24
Polychaeta 62
Polymeria 56
 polymorfie bij dieren 172
 polyploïde paar 106
 polyploïdie 105, 123
 , cryptische 123, 126
 , dibasische 106
 - en klimaat 123
 , monobasische 106
 - en vruchtbaarheid 121
 polytoop ontstaan van rassen 124
 polytypische taxa 19
Pompilidae 178
 populatie 2
 populatiedichtheid 80
Populetales 126
Populus
 - *tremula* 78
 - *tremuloides* 78
 polymorfe soorten 81
Pomoideae 106, 107
Porifera 52-55, 58
Potentilla 106, 107
 predatiedruk 80
Priapulida 35, 56
Proacoela 44
Proactinomyces 144
Prochordonia 53
 programmering 96, 97
 progressie 27
 prooikeuze 149
Prophyra 93
Propionibacterium 144
Prostomia 58
Protista 216
 protocoeeloma 49, 55
 protopinebasen 11
Protostomia 49, 54
Protozoa 52-56, 58
Provermalia 53

Prunoideae 106, 107
Prunus 107
Pseudevernia furfuracea 88-90
 pseudoanulenen 13
Pseudocoeelomata 54
 pseudoguaianoliden 25, 27
Pseudomonas 135
 - *piscicida* 138
 pseudosegmentatie-theorie 47, 57
 psilostachine 25, 27
Pteroclididae 163
Pterostichus oblongopunctatus 81
Puccinia sardonensis 121
Pulmonaria officinalis 108
 pyridinebasen 13
Pyrola 106
 pyrrolizidine-alkalotde 26, 28
Pyrus 107

quasiine 11, 12
Quelea 177
Querceto-Lentiscetum 128
Quercetum-ilicis 128
Quercus 105
 - *robur* 78
 - *rubra* 78

Radiata 54
 raffinose 23
Ramalina
 - *atlantica* 91
 - *crassa* 91
 - *curnowii* 90, 91
 - *druidarum* 90, 91
 - *siliquosa* 90-92
 - *stenoclada* 91
Ramibacterium 144
Ranunculaceae 30, 112
 , indeling 111
 ranunculine 30
Ranunculus 83, 111
 Rapunzel 110
 rassen
 , chemische 23

, geografische 85
 , monotoop ontstaan van 124
Recuvirostra 168
 regenwormen 60
 Regna 215
 remming
 , kiem- 30
 , schimmelgroei 30
 reserpine 14
 reukstoffen 30
Rhizobium 135, 138, 141
 Rhodophyceae 4
 Rhodophyllus 82
 Rietzanger 4
 ritualisatie 166
 Rivin's viool 108, 110
 roestzwammen 121
 roofvissen 80
Rosa 81, 106, 107
 - *canina* 106
Rosaceae 106
 Rosales 21
Rosmarinus 77
Rosoideae 106, 107
 Rotatoria 52, 53, 56, 66
 rotskruipers 170
 Rubiaceeën-alkaloïden 14
Rubus 81, 107
 ruiters 168
Rumex acetosella 131
 rupsendoder
 , Kleine 145
Russula 82
Rutaceae 11, 12
 Rutales 11, 12, 21

salatatie-theorie 51
Salici-Frangueletum 74
Salicornia europaea 131
Salix 83
Salmonella 140, 142
Salvia 77
 - *leucophylla* 30
 samaderine 11, 12
 sanguinarine 30, 31
Sanguisorba 107

Santalaceae 24
 santorine 25
 sapogeninen 24
Sapotaceae 24
 sarracine 26
 sataliet 111
 satalietmannetjes 173
Saxifragaceae 17
Sceloporus
 - *cyanogenys* 152
 - *dugesi* 152
 - *jarrovi* 152
 - *mucronatus* 152
 - *ornatus* 152
 - *poinsetti* 152
 - *torquatus* 152
 Schapegras 117
 Schapezuring 131
 schizocoel-theorie 46
 scholeksters 167
 Scolidae 178
 Scolopacidae 167, 168
 Scolopacinae 167
Scrophulariaceae 22
 secoeremophilaan 25
 secoeudesmanolide 25
 secoguaianolide 25
 secolridolde plantestoffen 14, 21
 secologanine 14
 secopseudoguaianolide 25
 secundaire plantestoffen 29
Secundeisenia 201
 sedatieve esters 13
 sedridine 20
Sedum 109, 114, 131
 - *acre* 105
 - *fosteranum* 109
 - *ochroleucum* 109
 - *reflexum* 109
 - *sediforme* 109
 - *tenuifolium* 109
 segmentatie-theorieën 47
 seizoensspecificiteit 151
 selectie 29
 - door milieu 81
Senecio
 - *jacobaea* 29

- *vulgaris* 29
- Senecioneae* 26, 27
- serologie 15
- Serratia* 141, 142
- sesquiterpeen-
- lactonen 24-27
- structuren 25, 27
- Shigella* 141
- shiomodiolacetaat 29
- signaal-
- beweging 167
- functie 165
- handelingen 164, 166
- simarolide 11, 12
- Simaroubaceae* 11, 12
- sinapinalcohol 21
- Sipunculida 53-56
- skytanthine 20
- Smeerwortel 110, 117
- snippen 168
- soort 2
- soortsbarrières 83
- soortsbegrip bij lichenen 87
- Sophonophora* 174
- Sorbus* 107
- *americana* 78
- *aucuparia* 78
- Sparattosyce* 104
- Sphagnum* 82, 85
- specialisatie
- , oecologische 76
- species als term 115
- specificiteit
- , fylogenetische 190, 191
- Sphecidae 150
- spinnendoders 178
- Spiraea* 107
- Spiraeoideae* 106, 107
- Sporolactobacillus* 144
- sprinkhanen 29
- spropolleninen 21
- stachydrine 26
- stachyose 22, 23
- Staphylococcus* 138, 144
- Staurostrum* 82
- Steenlopers 168
- Stekelbaars 162
- Stellaria media* 117
- steltkluten 168
- steppenhoenders 163
- steroid-
- metabolisme 29
- sapogeninen 11
- synthese 29
- stofwisselingsprodukten
- , analoge 17, 217
- , homologe 17, 217
- strandlopers 168
- Streptobacterium* 144
- Streptococcus* 144
- Streptomyces* 144
- Streptosporangium* 144
- strictosidine 14
- Strongylosperma* 125
- Strophanthus sarmentosus*
- , rassen van 24
- strychnine 14
- Suaedetum fruticosae* 82
- Subsecunda* 85
- substraatbroeders 175
- Suillus granulatus* 86
- Sycidium* 205
- Sycocarpus* 200, 203
- Sycoecini 188
- Sycomorus* 201, 203, 206
- syconium 182
- Sycophaga* 203
- *sycomori* 187 e.v.
- Sycophagini 197, 198
- Sycoryctini 198
- Sycoscapter* 187
- symbionten
- , betrekkingen tussen 188
- symbiose 180
- als indelingseenheid 205
- , mutualistische 190
- , oorsprong van 193
- , specificiteit van 190
- sympatrische
- dieren 83
- populatie 7
- Symphyta 178
- Symphytum officinale* 110, 117, 118, 123

- subspecies 121
- syncytium-theorie 43
- synoecotypen 79
- Syringa vulgaris* 22, 23
- systematiek
 - , moleculaire 218
 - , niet visuele 211
- Taraxacum* 75
- Tardigrada 54, 56, 63, 66
- taximetrie 98, 101
- TAXIR 103
- taxon 1
- taxonomie
 - , computer- 6
- taxonomie-oecologie
 - , relatie 70
- taxonomisch onderzoek
 - , experimenteel 115
- tecomanine 12-14
- Terebrantes 178
- tetranortriterpenen 12
- Tetraoninae* 167
- Tetrapus* 201
- Thalictrae* 111
- Thalictrum* 111
- Thermoactinopolyspora* 144
- Thermobacterium* 144
- Thermomonaspora* 144
- Thesium* 28
- Thymus vulgaris*
 - , rassen van 24
- Tilapia* 160, 171, 175
 - *mossambica* 166
 - *nilotica* 166
- Tilia* × *europaea* 22
- Timaliidae 169
- Tijftjaf 7
- topoklinen 86
- topotypen 85
 - , chemische 23
- Tortula* 78
 - *ruralis* 85
- Torymidae 194, 197, 198
- Torymus* 197
- Trientalis*
 - *borealis* 78
 - *europaea* 78
- Tristaniella* 201
- triterpenen 11, 21
- Trochophora 54
- Trochozoa 53
- Trollius* 111
- tropinebasen 26, 28
- Tubellaria* 44, 213
- Tubiflorae 12, 21, 23
- tuliposiden 30
- tulp 30
- Tunicata 52
- Tympanuchus cupido* 167
- typologische definitie genus 3
- Uloa* 75, 78, 82
- Ulva* 93
- Umbelliferae* 17, 26-28
- undecanortriterpeen 12
- Urostigma* 201
- Vaccinium*
 - *myrtilloides* 78
 - *myrtillus* 78
- valepotriaat 15
- Valeriana* 15
- variabiliteit
 - , chemische 22
- veldkers
 - , Kleine 108
- verbascose 23
- vergelijkende embryologie 40
- Vermes 52
- vernolepine 25, 27
- Vernonieae* 27, 28
- Veronica officinalis* 87
- Vertebrata 52
- verwantschap
 - , definitie 37, 38
- verwantschaps-
 - onderzoek bij dieren 37
 - systemen 51
- Vespidae 153
- vicariërende soortenparen 78

- vicariisme
- , oecologisch 78, 79
- Viduiinae 171
- Vink 158, 169
- Viola*
 - *aurea* 122
 - *calaminaria* 108
 - *lutea* 108
 - *purpurea* 122
 - *quercetorum* 122
 - *reichenbachiana* 108
 - *riviniana* 108, 110
 - *tricolor* 108
- vleugelformule 7
- vleugelpigment 19
- vluchtige oliën 13
- vogelzang 7, 158
- Volvox* 41
- voortplantingsgedrag 121
- vijgewespen
 - , classificatie 200
 - , mannetjes 198
 - , zuster groepen bij 204
- walstro
 - , Geel- 131
 - , Moeras- 131
- Waterbies 114
- waterkers
 - , Slanke witte 131
 - , Witte 131
- Waterstoniella* 201
- wespen
 - , dolk- 178
 - , graaf- 178
 - , sluip- 178
 - , zaag- 178
- weervogels 171
- wida's 171
- Withania somnifera*
 - , rassen van 24
- Xanthomonas* 135, 137, 140, 141
 - *campestris* var. 143
 - *juglandis* 143
 - *tamarindi* 143
- Xanthorrhiza* 111
- xylaan 22
- Xyris* 125
- yohimbine 12-14, 20
- Yucca* 180
- zaadeters 177
- zakwormen 52
- zandhoenders 163
- zangpatroon 159
- zangvogels 169
- Zeekraal 131
- zetmeel 21
- Zinkvioletje 108
- Zonotrichia leucophrys* 158
- Zoöphyta 52
- zwem-theorie 49
- zwermvorming 99 e.v.