

Van duinwandelen naar kijken en vragen stellen over wat groeit en bloeit

Geboren te Den Haag heb ik mijn leven lang al veel in het duin gewandeld. Nu, tijdens mijn pensioen, merk ik dat ik dit nog steeds graag doe, maar mijzelf steeds meer vragen stel over wat ik op die wandelingen eigenlijk zie.

TEKST: BAS KOOIJMAN. FOTO'S: JAN VAN IJKEN, BAS KOOIJMAN EN NIELS KIMPEL



Trefwoorden

Oppervlak/volume, maximale massa, haasten/wachten, relatieve eigrootte, aanbod/vraag, temperatuur.

Nou bedoel ik niet in de eerste plaats de soortnaam. Niet dat deze kennis niet nuttig zou zijn, want een naam is een toegangkaartje tot de literatuur, dus tot kennis over die soort. Ook leert het nauwkeuriger kijken. Nee, ik bedoel vooral wat doet dit individu hier? Niet alleen voor planten en dieren, maar ook micro-organismen, dus (erg) kleine organismen, omdat dit een zeer diverse en erg grote groep is, en de kennis hierover loopt ver achter, vergeleken bij die over planten en

dieren. Micro-organismen bepalen de stof-kringloop en dus de ontwikkeling van een ecosysteem, (zie mijn 2016 artikel in Holland's Duinen 68: 3-10).

Voor mij hebben die vragen vaak te maken met de Dynamische Energie Budget (DEB) theorie. Niet verwonderlijk, omdat ik nu zo'n 45 jaar werk aan die theorie (en ik bleef niet alleen; er zijn nu meer dan 1100 wetenschappelijke publikaties over deze theorie), die gaat over voedsel/sub-

straat/nutriënten/licht opname door organismen tijdens hun hele levenscyclus, in een veranderend milieu. Hoe komt de dieet-keuze tot stand en wat ze doen ze daarmee in termen van groei, ontwikkeling, reproductie, verspreiding, etc. Zaken als veroudering en tumorgroei zijn onlosmakelijk hiermee verbonden.

In dit artikel probeer ik mijn enthousiasme over deze manier van kijken over te brengen in de hoop dat meer mensen zich zulke vragen gaan stellen tijdens hun wandelingen.

DEB theorie

Eerst even kort, waarom ik de theorie heb opgesteld (zie opmerking volgende bladzijde). Het is begon-

nen bij TNO in Delft, waar men mij in 1979 de volgende vraag stelde: Als we een routine toxiciteits-proef met watervlooiën doen, waarbij we met pasgeborenen beginnen, dan krijgen na 3 weken zo'n 600 jongen per vrouwtje (watervlooiën hebben geen mannetjes nodig) als er geen toxische stof wordt toegevoegd. Als we dit wel doen, in lage concentratie, dan krijgt zo'n vrouwtje, zeg, 580 jongen. De vraag is nu: Is dat erg? Met andere woorden, moeten de milieunormen voor die stof zo streng worden dat dit kleine effect voorkomen wordt? Ik besefte dat hier in feite gevraagd wordt naar hoe een (klein) effect op een individu zich vertaalt naar mogelijke effecten op een populatie of ecosysteem, omdat daar de maatschappelijke betekenis van zo'n effect gezocht moet worden.

In 1979 was hier nog niets over bekend, maar ik zag dat dit niet alleen van belang is voor de ecotoxicologie, maar ook voor de evolutietheorie als geheel, waarbij selectie plaats vindt van individuen met bepaalde eigenschappen en zo leidt tot veranderingen van eigenschappen over voldoende veel generaties. Selectieprocessen lopen via het populatie en ecosysteem niveau. Ook in de context van bio-productie (landbouw, aquacultuur, biotechnologie) en klimaatverandering is dit een sleutel-onderwerp.

Het eerlijke antwoord is echter niet eenvoudig. Bij zo'n toxiciteitsproef, bijvoorbeeld, worden de dieren goed gevoerd en onder die omstandigheden zijn de (energetische) onderhoudskosten voor de watervlo zeer gering. Als een chemische stof het effect heeft de onderhoudskosten te verdubbelen, merk je daar maar weinig van, twee maal weinig is nog steeds weinig. De relevantie voor reproductie is de energie-behoudswet: wat je aan onderhoud uitgeeft kan je niet aan reproductie besteden.

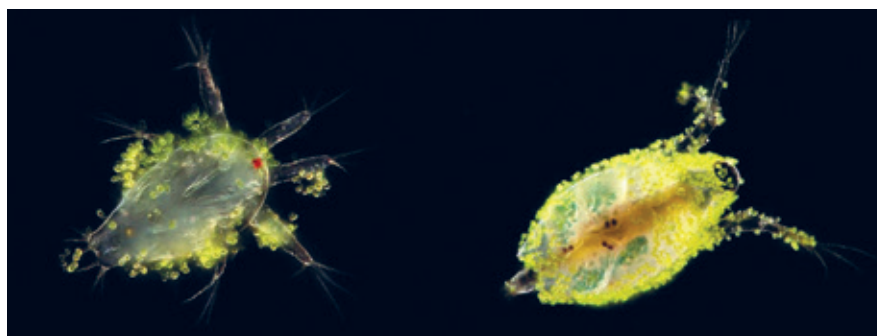
In het veld ligt dit echter geheel anders, omdat voedselbeschikbaarheid doorgaans de limiterende factor is die het aantal dieren in de populatie bepaalt. Onder die omstandigheden domineren de onderhoudskosten het energie budget, en een verhoging met een factor twee zal dramatische gevolgen hebben. Voor de vertaling van wat we in het lab zien naar het veld, is het dus niet alleen van belang te weten dat er een effect is op reproductie, maar ook hoe dit effect tot stand komt. Met andere woorden, het hele metabolisme (= stofwisseling) komt in beeld. Er spelen overigens nog tal van andere factoren mee met zo'n vertaling.

Voor mij, als theoretisch bioloog, betekent dit een lijstje van plausible aannamen opstellen over het metabolisme, daaruit een wiskundig model afleiden en dat vervolgens toetsen tegen metingen. Mogelijk gevolgd door bijstellen van de aannamen en de cyclus herhalen tot we tevreden zijn. Het gaat daarbij om metingen aan voedselopname, groei, reproductie, zuurstofverbruik en dergelijke, onder gecontroleerde omstandigheden, en data die de levensloop bepa-

len, zoals ei- of zaadgrootte, leeftijd en grootte bij geboorte (= beginnen met eten), puberteit (= beginnen met reproductie), dood door veroudering. Dit liefst bij verschillende temperaturen en niveaus van voedselbeschikbaarheid.

De methode is om met hulp van de metingen parameters (= constanten) in het model in te schatten en dan te kijken of de best-passende overeenkomst goed of belabberd is. De hele procedure valt en staat met hoe de aannamen tot stand zijn gekomen; niet op grond van voorkennis over hoe metingen uitvallen, maar op grond van ideeën hoe metabole mechanismen werken. Even voor alle duidelijkheid: het lijstje aannamen is de theorie. Het doel was/is: één metabole theorie voor al het leven op aarde. Zie kader 1 aan het eind van dit artikel. Onzin, zullen velen zeggen, inclusief ikzelf in het begin, maar als je het niet probeert zul je het nooit weten.

De aanpak hierbij is om verschillende levensstadia te onderscheiden, het embryo, dat niet eet, het juveniel dat niet werkt aan reproductie, en de adult, die niet verder ontwikkelt/



Figuur 1. Deze foto's illustreren dat er geen fundamenteel verschil is tussen "algen" en andere organismen. Colacium, die hier op een roeipootkreeftje (Macrocyclops, links) of een watervlo (Scapholeberis, rechts) zit is groen, maar een flink aantal andere oogdiertjes (Euglenophyten, ook wel Euglenozoa genoemd), zijn dat niet. Het is niet zeker dat Colacium alleen maar meereist, of ook nog wat onttrekt aan hun gastheer; dit epibiontisch gedrag is wel hun specialiteit. "Alg" is een verzamelterm die gebruikt wordt voor iets dat doorgaans klein en groen is, maar algen zijn niet noodzakelijkerwijs verwant en soms ook niet groen of klein. (Foto's: Jan van IJken).

differentieert. Verder hebben deze stadia veel met elkaar gemeen. Groene planten en algen zijn niet fundamenteel anders dan de rest (Fig. 1) en behalve fotosynthese, nemen ze vrijwel allemaal ook organische stoffen op, net als dieren, in samenwerking met micro-organismen. Dieren zetten voedsel om in reserve dat de darmwand passeert; deze stroom wordt assimilatie genoemd (de darminhoud is nog steeds buitenwereld). Reserve wordt vervolgens (parallel) gebruikt voor ontwikkeling plus reproductie en soma (structuur) plus onderhoud. De theorie maakt gebruik van de energiebehoudswet en doet geen aannamen over zuurstofverbruik. Dit kan toch voorspeld worden, door gebruik te maken van de behoudswet voor koolstof, waterstof en zuurstof. Zo'n zestal metabole processen dragen bij aan het zuurstofverbruik, dat vaak gezien wordt als een graadmeter voor metabole snelheid.

We hebben in de loop van de jaren aan planten gewerkt, maar meer aan bacteriën, schimmels en algen, en het meest aan dieren. Dit heeft niet met belangstelling te maken, maar met het feit dat dieren andere organismen eten, die alle voedingsstoffen (eiwitten, koolhydraten, vetten) bevatten die nodig zijn. Het maakt voor een kat niet veel uit of hij een vogeltje of een muis eet, die lijken biochemisch erg op elkaar; het is de hoeveelheid die telt. Dit ligt voor andere organismen veel ingewikkelder. Voor bacteriën is de koolstofbron vaak verschillend van de energiebron, en de vele noodzakelijke nutriënten worden onafhankelijk van elkaar opgenomen en opgeslagen. De theorie kan dit aan, geen probleem, maar als een wetenschappelijk artikel de effecten van stikstoflimitatie op bacterie- of plantengroei beschrijft, ontbreken vaak details over alle andere factoren die de groei beïnvloeden. Verreweg de meeste bacteriën laten zich niet eens kweken onder gecontroleerde omstandig-

heden (en groeien zeer traag). Voor planten is het nodig onderscheid te maken tussen spruit en wortel, met complexe uitwisseling van stoffen. Dit brengt heel wat parameters met zich mee en bemoeilijkt de toepassing van het model in de praktijk.

Voor dieren zijn we in 2009 begonnen een collectie systematisch aan te leggen (AmP: de Add_my_Pet collectie, iedereen kan bijdragen) en hebben we inmiddels meer dan 4.000 soorten waarvoor metingen uit de literatuur zijn verzameld en parameters werden ingeschat. De overeenkomst is ronduit uitstekend; met gemiddeld zo'n 15 data sets per soort, dus zo'n 60.000 data sets in totaal, is de gemiddelde relatieve fout van de voorspellingen zo'n 4 procent. Hoewel de data-beschikbaarheid tussen de soorten sterk verschilt, konden alle sleutelparameters worden ingeschat voor alle soorten en kunnen we nu soorten met elkaar vergelijken op basis van deze parameters en de lange rij van eigenschappen die door deze parameters bepaald worden. Er blijken tal van patronen in deze parameters en

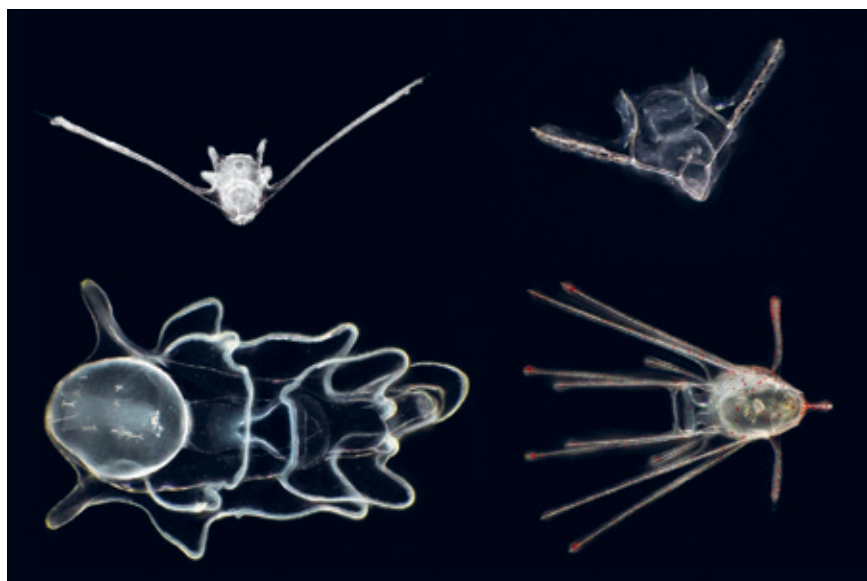
eigenschappen te zijn, die vaak een nauw verband hebben met evolutionaire verwantschap en ecologie.

Na deze lange inleiding kunnen we eindelijk terug naar het duin om met kennis van deze patronen opnieuw te kijken naar de organismen aldaar, vooral om te zien hoe eigenschappen samenhangen, maar doen dit in een ruim kader.

Patronen in eigenschappen

Oppervlakte/volume

Het eerste wat opvalt is dat organismen sterk verschillen in de uiteindelijke grootte die ze kunnen bereiken. Wat bepaalt eigenlijk dat er een uiteindelijke grootte is? DEB theorie verklaart dit doordat voedsel- (of nutriënten-)opname gekoppeld is aan een oppervlak, en onderhoudskosten aan een volume. Het volume groeit harder dan het oppervlak en groei kan alleen plaatsvinden van voedsel na aftrek van de onderhoudskosten. De grootte hangt dan ook sterk af van voedselbeschikbaarheid, zoals bonsai-kwekers weten.



Figuur 2. Larve van een brokkelster (links-boven), een slangster (rechts-boven), een zeester (links-onder) en een hartegel (rechts-onder) uit het zeeplankton. In deze fase groeien ze exponentieel, maar verhuizen na metamorfose naar de bodem, en veranderen dan niet veel meer van vorm. (Foto's: Jan van IJken).

Sommige soorten zien kans om hier (ten dele) onderuit te komen, door van vorm te veranderen tijdens hun groei. Denk aan lianen, zoals kamperfoelie, hop, klimop, haagwinde, bitterzoet of bosrank, die vooral in de lengte groeien en veel minder in de dikte. De dikte van korstmossen op een steen of boom, of korstvormende mosdiertjes, verandert doorgaans ook niet veel, en het oppervlak dat licht/nutriënten/voedsel invangt groeit mee met de totale massa. De oppervlakte/volume relaties werken hier zo uit, binnen DEB theorie, dat, in een constant milieu, de diameter van de kolonie lineair in de tijd groeit. Bij korstmossen op grafstenen of beton-paaltjes kan van hiervan gebruik gemaakt worden voor de datering van de start van de kolonies.

De 4-potigen (tetrapoden: amfibieën, reptielen, vogels, zoogdieren) veranderen nauwelijks van vorm gedurende hun leven. Kikkers doen dit wel, zou je zeggen, maar als je de staart van de kikkervis niet meeneemt is, onder goede voedsel omstandigheden, de metamorfose niet te zien in een tijd-lengte curve. Zoals de oude Grieken al wisten, is hun oppervlak evenredig met het volume tot de macht $\frac{2}{3}$ tijdens de groei. Dat geldt ook voor kraakbeenvissen (roggen en haaien), maar ongeveer tweederde van de beenvissen (= de gewone vissen) hebben vlak nadat ze uit het ei komen een korte periode waarin het oppervlak evenredig is met het volume. Dit is een aanpassing aan het leven in het plankton als visbroed. Ze hebben deze eigenschap gemeen met vele soorten die een larvaal stadium kennen, zoals zeesterren, schelpdieren en inktvissen; insecten zijn hierin ware grootmeesters. Ze groeien in die periode exponentieel (Fig. 2), een verschijnsel wat in DEB theorie als metabole versnelling bekend staat.

Maximale massa

De lichaamsgrootte bepaalt in belangrijke mate wat een soort wel of niet

kan, fysiologisch of ecologisch bezien. Eten gekoppeld aan oppervlakte en onderhoud aan volume impliceert dat konijnen met een bepaalde massa per hectare, veel meer eten dan damherten met dezelfde massa per hectare, vanwege het simpele feit dat konijnen kleiner zijn dan damherten. Om dezelfde reden eten damherten meer per kilo dan runderen of paarden. De tijdsperiode die zonder voedsel overbrugd kan worden is evenredig met de lengte, dus de derde-machts-wortel van het gewicht. Een zwangere bultrug, die van krill aan de Zuidpool leeft, kan zonder voedsel naar de tropen zwemmen, 6.000 km verderop, daar een kalf van ruim een halve ton krijgen, die dagelijks 600 liter melk geven, en enkele maanden later weer samen terugzwemmen. De moeder heeft dan driekwart jaar geen eten gehad en heel wat arbeid geleverd. Dat gaat een ratje niet lukken, hoe goed hij ook kan zwemmen.

DEB theorie verklaart de relatie tussen maximale grootte en andere eigenschappen tussen soorten in een paar stappen. De eerste is vaststellen dat parameters wel of niet van de grootte afhangen op grond van hun fysische interpretatie, en dat geschikt gekozen breuken van alle parameters die wel afhangen van de grootte, er niet van afhangen (de hoeveelheid water in een zwembad hangt wel van de grootte af, de zoutconcentratie niet). Dan komt een boude bewering: alle parameters die niet van de grootte afhangen hebben dezelfde waarde voor alle soorten. Ecologische en evolutionaire aanpassingen maken natuurlijk dat dit niet in detail opgaat, maar toch verklaart dit al hoe een lange lijst van eigenschappen die functies zijn van parameterwaarden, inclusief het zuurstofverbruik, mee-variëren met de maximale grootte; deze grootte kan op zichzelf ook geschreven worden als functie van (metabole) parameters. De logica komt neer op het feit dat DEB theorie biomassa opsplijst in reserve

en structuur, terwijl alleen structuur onderhoud behoeft, en grote diersoorten relatief meer reserve hebben, waardoor ze langer zonder voedsel kunnen, relatief trager groeien, minder jongen krijgen en minder zuurstof gebruiken. Het zuurstofverbruik schaalt ruwweg met gewicht tot de macht $\frac{3}{4}$, wat al bekend is sinds Kleiber in 1932, maar de vakliteratuur steggelt nog steeds over de verklaring.

Haasten en wachten

Bij het vergelijken van parameter waarden van soorten bleek dat het volume-specifieke somatisch onderhoud een enorme spreiding heeft. Toen ik dit in 2013 ontdekte verbaasde het mij zeer, omdat ik dacht dat eiwitrecycling een belangrijke component uit maakte van dit onderhoud (eiwitten kunnen makkelijk zo veranderen dat ze niet meer hun enzymatische functies kunnen vervullen), terwijl alle dieren min of meer dezelfde cel-samenstelling hebben. Verder wroeten leverde op dat soorten met een heel hoog somatisch onderhoud leven van voedselbronnen die tijdelijk zeer uitbundig zijn, en oplossingen hebben gevonden voor de periode van voedselschaarste tussen deze pieken. Sommige watervlooien leven van algenbloei en efficiëntie van de omvorming van voedsel naar biomassa is op dat moment minder belangrijk. Erg verschillend van vissen, die doorgaans van veel constantere voedselbronnen leven en efficiëntie wel degelijk een issue is. Hierbij is het goed om te weten dat het einde van een algenbloei zelden wordt veroorzaakt door begrazing, maar door nutriëntentekort. Virussen en bacteriën houden dan huis onder algen in slechte conditie, en zoöplankton verzorgt de laatste opruimstap.

Deze combinatie van haasten en wachten komt bij veel kleine organismen voor. Een bacterie op een dode muis, of een aaltje op afgefallen fruit, hebben voor een korte tijd zeer veel



Figuur 3. Strooisel bewoners van Meijndel (van links-boven naar rechts-onder): De schimmels kaneelkleurig breeksteeltje (*Conocybe*) en witte koraalzwam (*Clavulina*), de bastaardschorpioen (*Neobisium*), de duizendpoot gele aardkruiper (*Geophilus*), de miljoenpoot Haagse kronkel (*Cylindroiulus*), springstaarten (*Dicyrtomina* en *Orchesella*), de zwarte wegmier (*Lasius*) en de stofluis (*Ectopsocus*). Foto's: Bas Kooijman (schimmels) en Niels Kimpel (de rest).

voedsel tot hun beschikking, maar dat duurt niet lang.

De afwisseling van de seizoenen zet veel soorten in de haast-stand. Vlak voordat bomen hun bladeren laten vallen proberen ze eerst zelf zoveel mogelijk voedingsstoffen eruit te laten, wat mooie kleuren oplevert; het restje verdwijnt snel op de bodem door de strooiselbewoners (Fig. 3). Voor hen betekent dit een kortstondig ruim voedselaanbod, gevolgd door een jaar wachten. Winter-annualen, zoals kandelaartje, vroegeling, zanddoddegras, klein tasjeskruid en

ruw vergeet-mij-nietje (Fig. 4) hebben slechts een paar weken om van zaad naar zaad hun cyclus rond te krijgen; het zaad brengt daarna vrijwel een jaar in slaaptoestand door.

Als over vele generaties heen het aantal individuen van een soort niet veel verandert, betekent dit dat elk individu zichzelf heeft moeten vervangen gedurende zijn hele leven en al het andere nageslacht moet verdwijnen. De haast/wacht strategie, die vooral door soorten van kleine grootte wordt toegepast, gaat gepaard met een groot aantal nakomelingen, met bijbeho-

rende grote uitdunning, wat ze de mogelijkheid geeft zich relatief snel aan te passen aan veranderende milieuomstandigheden, via het principe van variatie en selectie.

DEB theorie heeft een rechtstreekse verklaring voor de koppeling van onderhoud en groeisnelheid. Het blijkt dat de verandering van lengte evenredig is met het volume-specifiek somatisch onderhoud. Dit kan tegenstrijdig klinken, snel groeien in combinatie met hoog onderhoud, maar het helpt te bedenken dat onderhoud "betaald" wordt van assimilatie, dus van voed-



Figuur 4. Winterannuellen (van links-boven naar rechtsonder): vroegeling, ruw vergeet-mij-nietje, zanddoddegras, kandelaartje, klein tasjeskruid. (Foto's: Bas Kooijman).

selopname. Hoog onderhoud gaat dus samen met een hoge assimilatie en maakt dat je bij hoge assimilatie toch klein kunt blijven.

In de biochemische literatuur is sinds Steinberg (1963) bekend dat alle organismen in het bezit zijn van zogenaamde "futile cycles", een bepaald setje enzymen dat geen ander doel lijkt te hebben dan energie door te draaien. Het waarom was een groot raadsel, omdat het een onzinnige actie leek in het menselijk economisch denken. Het heeft een halve eeuw moeten duren voordat DEB theorie een functie vond: haast maken en klein blijven.

Weinig grote of veel kleine eieren

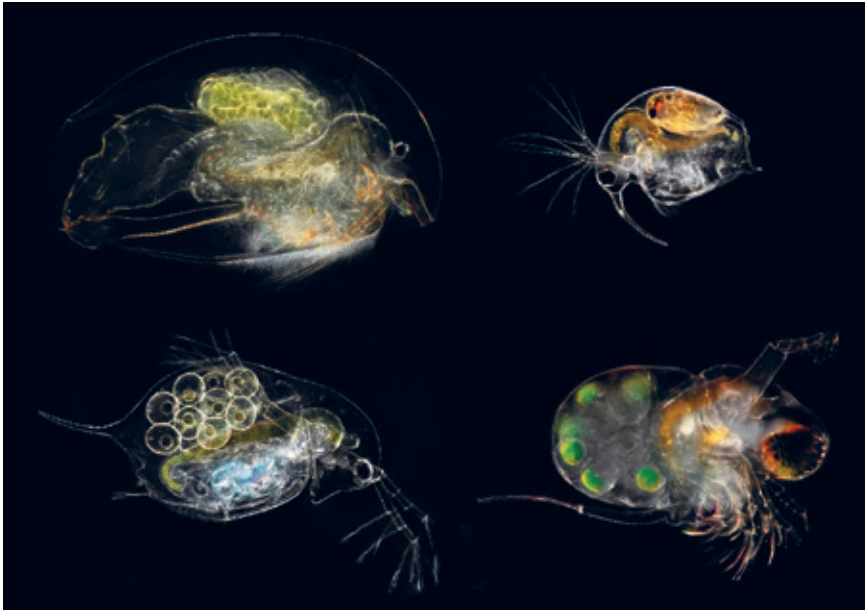
De AmP collectie laat voor veel soortgroepen zien dat het gezamenlijk gewicht van alle pasgeborenen die

een moeder krijgt tijdens haar hele leven gelijk is aan haar eigen eindgewicht, aannemende dat veroudering de doodsoorzaak is. Een opvallend resultaat. Dit geldt zowel voor beenvissen, die vele duizenden piepkleine eitjes maken als voor zoogdieren, die veel minder maar grote jongen krijgen. Over het waarom wordt nog gepuzzeld. Het ziet er dus naar uit dat investering in reproductie gedicteerd wordt door het energiebudget en dat de grootte van pasgeborenen door andere selectieve krachten wordt beheerst. Het blijkt ook zo te zijn dat de levenslengte door veroudering omgekeerd evenredig is met het (uiteindelijk) zuurstofverbruik voor veel soortgroepen, wat reproductie aan zuurstofverbruik koppelt.

De watervlo waarmee ik veel gewerkt heb, *Daphnia magna*, maakt elke

2 dagen bij 20 °C, rond de 60 kleine jongen per worp. Echter, andere watervlo-soorten, zoals *Chydorus sphaericus*, maken maar 1 of 2 veel grotere eieren (Fig. 5). De eerste watervlo filtert algen in eutrofe wateren met flinke algenbloeien, de tweede graast het sediment af; een meer constante voedselbron. De eigrootte heeft bijzondere consequenties voor watervlooiën, want die hebben een broedbuidel, die alleen gevuld kan worden vlak na een vervelling, als het nieuwe vel nog week is. Het vervellingsinterval moet dus afgestemd zijn op de incubatietijd van de eieren.

Roofdieren (orde van de *Carnivora*) krijgen onder de zoogdieren relatief kleine jongen, wat overigens niet voor de zeehonden en verwanten geldt. Het lijkt erop dat ze op het moment van bevruchting moeite hebben



Figuur 5. De watervlooien Camptocercus (links-boven) en Bosmina (rechts-boven) maken maar 1 groot ei per worp, Daphnia (links-onder) en Polyphemus (rechts-onder) maken meer, maar kleinere, eieren. (Foto's: Jan van IJken).

te voorspellen wat de voedselbeschikbaarheid zal zijn op het moment dat de jongen zelfstandig worden, vaak twee jaar in de toekomst, terwijl de prooidichtheid grillig verloopt. Door kleine jongen te maken reduceren ze het risico op grote verliezen. Daar hebben zeehonden veel minder last van omdat de zee een veel constanter, en dus voorspelbaarder, milieu vormt.

Loopvogels (struis, kasuaris, emoe, nandoe, kiwi), hoenders en eenden maken relatief grote eieren en de kuikens gaan na het uitkomen meteen aan de slag. Zangvogels, die later ontstaan zijn in de evolutie, nestelen vaak in bomen en krijgen relatief kleinere eieren en blinde kuikens zonder veren, die eerst nog heel wat ouderzorg nodig hebben. Je kan als (ex-)dinosauriër niet zomaar in bomen of struiken gaan wonen. Daar is geen water voor de kuikens (het watergehalte in weefsels van zangvogeljongen is extra hoog); de jongen hebben mondhoek-markeringen die helpen bij het voeren en poepen in zakjes die de ouders wegbrengen om

parasieten te ontlopen. Je wilt niet de hele dag met spieren je tenen moeten samenknijpen om niet uit de boom te vallen; pezen achter de enkel zorgen ervoor dat dit automatisch gebeurt zonder krachtsinspanning. Je hebt een ontwikkelde zang nodig (ze hebben daar een speciaal orgaan voor) om je territorium af te bakenen en een partner te vinden, want al die bladeren belemmeren het zicht. Klein blijven helpt en korte ronde vleugels en een krachtige staart voor het manoeuvreren tussen de takken, en zo verder.

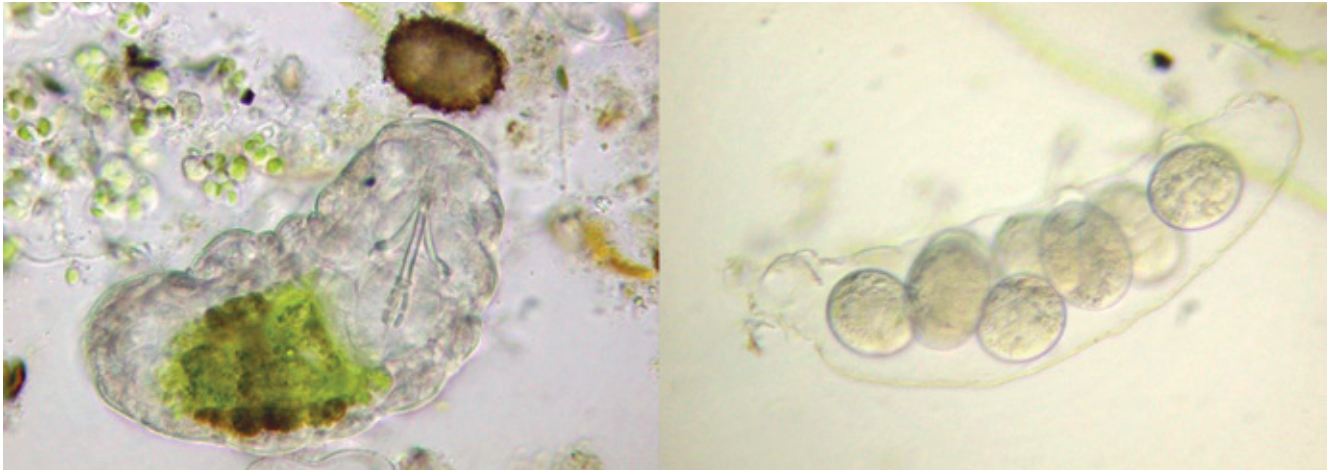
Zoogdieren, daarentegen, hebben de omgekeerde weg afgelegd, evolutionair gezien. De vroeg-ontstane groepen, ei-leggende zoogdieren (vogelbekdier, mierenegel) en buideldieren, hebben erg kleine pasgeborenen, terwijl de later ontstane zoogdieren, zoals de apen, veel grotere jongen maken; bij het spookdiertje is dat een vijfde van het moedergewicht.

Waarom dit verschil tussen vogels en zoogdieren, vroeg ik me af. Dit heeft, volgens mij, alles te maken met evolutionaire aanpassingen aan

het landleven, komend uit het water, 250 miljoen jaar geleden, toen zowel zoogdieren als dinosauriërs ontstonden. Als je eieren op het land legt, hopen stikstofafvalproducten zich op in het ei; alle zoogdieren hebben tot zo'n 80 tot 30 miljoen jaar geleden (kleine) eieren gelegd. Het meest voorkomende en goedkope afvalproduct van de eiwitrecycling is ammonia, maar dat is in lage concentraties al snel giftig. Zoogdieren hebben hiervoor een relatief goedkope oplossing gevonden, ammonia vervangen door ureum, maar dat vormt al snel kristallen en als die gaan groeien scheuren ze alle weefsels open (jicht, nierstenen). Daarom moesten hun eieren klein blijven, om de incubatie tijd kort te houden. Ze hebben het stikstof-probleem pas goed kunnen oplossen door naar foetale ontwikkeling over te stappen, en de nieren van de moeder via de placenta, in te zetten voor de verwijdering van het stikstofafval. Net als veel haaien hebben gedaan.

Dinosauriërs hebben het stikstof probleem grondiger aangepakt door met energetisch dure onoplosbare slurry-vormende stikstofafvalverbindingen te werken. Hun eieren konden dus veel groter worden (met lange incubatietijden). Dit succes is mogelijk de oorzaak dat ze niet zijn overgestapt naar een foetale ontwikkeling. Vleermuizen laten zien, dat vliegen met een ontwikkelende foetus niet onoverkomelijk hoeft te zijn, maar mogelijk wel om dit met vier of meer tegelijk te doen. De beperkte seizoenlengte kan hier dus mede debet aan zijn.

Dit dinosauriër-zoogdier contrast in ontwikkeling van relatieve grootte van pasgeborenen laat zien dat we oog moeten houden voor de evolutionaire context, waar de echo's uit een ver verleden tot de dag van vandaag nog steeds doorklinken. De roofdier- en watervlovoorbeelden wijzen naar de voorspelbaarheid van voedsel-



Figuur 6. Het beerdertje Hysibius, het dier links laat duidelijk zijn kauwapparaat zien (v-vormig), één van zijn twee ogen (klein zwart stipje); rechts de huid gevuld met eieren, waarbij de bijzondere klauwtjes te zien zijn. (Foto's: Bas Kooijman).

beschikbaarheid voor de relatieve grootte van het nageslacht, wat aansluit bij de haast/wacht strategie van de vorige sectie, waar de voorspelling is dat weelde niet lang duurt.

Van aanbod naar vraag

Soorten als de zeeanemoon zijn zeer flexibel in termen van groei en reproductie; we noemen ze om deze reden aanbod-soorten. Als je ze in een aquarium lang niet voert krimpen ze tot heel klein. Voer je ze daarna regelmatig, dan groeien ze weer snel, zonder dat ze daar veel last van lijken te hebben. Dat ligt anders voor vraag-soorten als kat of hond: hun groei patroon ligt veel meer vast en ze (moeten) eten wat nodig is (de kat dan, want de hond weet van geen ophouden; meer zoogdieren hebben hier last van). Veel eigenschappen zijn hiermee gekoppeld. Vraag-soorten hebben, bijvoorbeeld, haarvaten, dus een gesloten bloedvatstelsel, en een groot verschil tussen het standaard en het piek-metabolisme (gemeten aan het zuurstofverbruik). Als het hart te keer gaat worden alle uithoeken in het lichaam bediend van zuurstof en vrijgemaakte suikers. Aanbod-soorten hebben een open bloedvatstelsel. Het hart heeft korte aanvoer- en afvoerbuizen, die eindigen in een open poel van lichaamsvloeistof. Die kun-

nen dus minder makkelijk sprintjes trekken. Zelfs de embryo's verschillen. Het embryo van een kip (een vraag-soort) ontwikkelt zich aan de buitenkant van het ei (maar onder de schaal en het buitenmembraan, natuurlijk), krijgt zo makkelijk zuurstof (de kalkschaal heeft poriën hiervoor) en zendt haarvaten de dooier in om die te mobiliseren. Hierdoor kan het ei zich snel ontwikkelen en ook groot zijn. Bij weekdieren (aanbod-soorten) klieft de eicel keer op keer tot een bol van cellen en moet zuurstof van buitenaf naar binnen diffunderen. Dat beperkt de maximale ontwikkelings-snelheid en de maximale grootte van het ei.

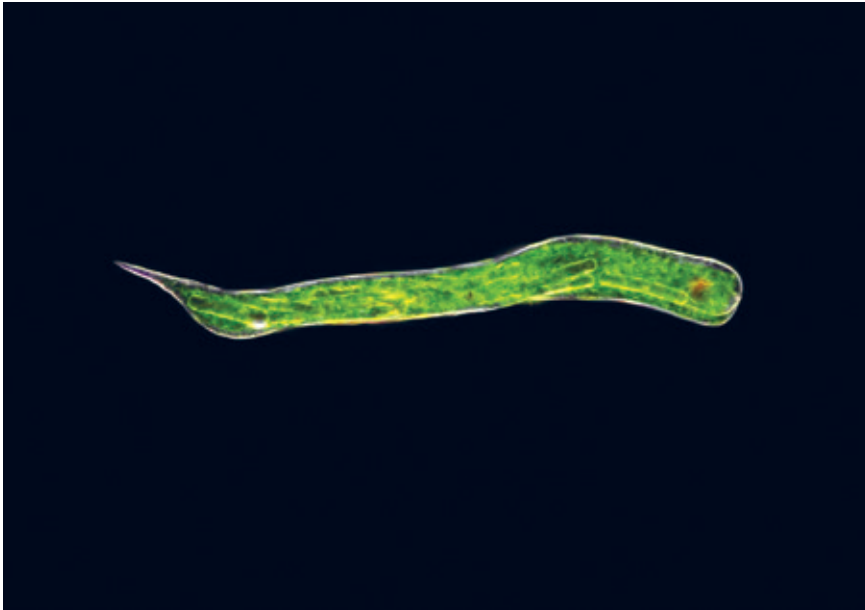
DEB theorie kan dit aanbod/vraag patroon pakken met een speciale functie van parameters: het ontwikkelings-onderhoud maal het somatisch-onderhoud in het kwadraat, gedeeld door de assimilatie tot de derde macht. Ik geef toe, dit is een mond vol, maar als we dit uitrekenen voor al de AmP soorten, dan komt het aardig overeen met wat de fysiologische literatuur zegt over aanbod en vraag: de ongewervelden en beenvissen scoren laag in de vraag (en zijn dus aanbod-soorten), de kraakbeen-vissen, amfibieën en reptielen hoger, en vogels en zoogdieren het hoogst.

De waarom-kwestie voor juist deze functie voert te ver voor dit artikel, maar het heeft te maken met randvoorwaarden om aan reproductie toe te komen.

Als theoreticus vind ik dit patroon zeer interessant omdat het past in een ruw plaatje over de evolutionaire ontwikkeling: organismen krijgen in de loop van de evolutie steeds meer controle over hun metabolisme, en kunnen het steeds onafhankelijker maken van het milieu. Het begint met de controle over hun chemische samenstelling, dan over hun vorm, dan hun voedsel, en uiteindelijk ook hun temperatuur; dit laatste geldt vooral voor vogels en zoogdieren, maar partieel ook voor reptielen, vissen en insecten. Dit alles natuurlijk in beperkte mate; als er echt geen voedsel is, kunnen ook vogels en zoogdieren het niet eten, maar ze zijn wel heel slim om bij schaars voedsel toch te kunnen overleven.

Temperatuur om de rusten

De twee belangrijkste factoren die de milieukwaliteit voor organismen bepalen zijn temperatuur en nutriënten-/voedselbeschikbaarheid. Water zou een goede derde (of misschien



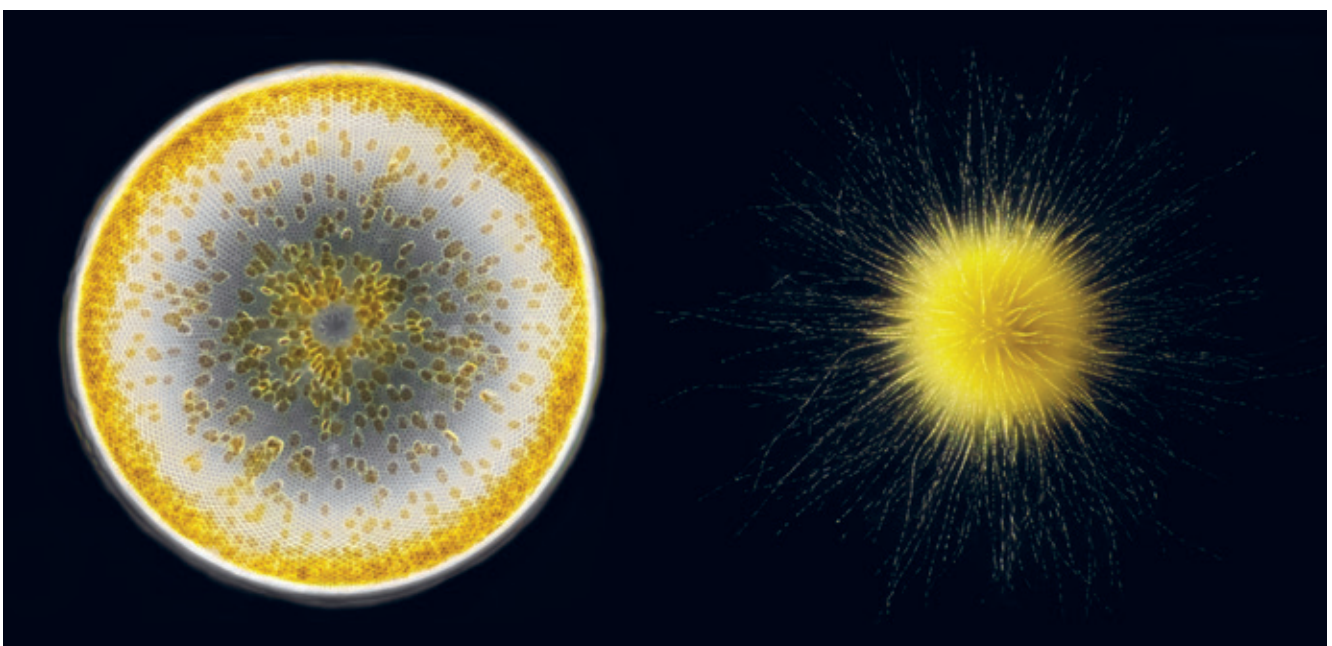
Figuur 7. Het oogdiertje Euglena heet naar de rode oogvlek, waarmee ook daadwerkelijk licht kan worden waargenomen. De staven zijn paramylon, een zetmeel-achtig polysuiker; het resultaat van de fotosynthese. De cel is zeer beweeglijk, de wand bestaat uit een eitwit, niet uit cellulose, en de cel deelt in de lengte. (Foto: Jan van IJken).

wel eerste) kandidaat zijn, maar zit in feite al in de tweede factor besloten. Zonder water kunnen planten geen nutriënten naar zich toehalen. Zonder water staat trouwens al het leven stil, wat verklaart waarom drogen

zo'n goed conserveringsmiddel is en waarom beerdiertjes in de hoge atmosfeer niet doodgaan; ze kunnen daar niet eten, maar ze kunnen tegen uitdrogen en bovendien is het er knap koud (Fig. 6).

Alle metabole snelheden hangen van de temperatuur af, zo ook het onderhoud. Het is niet erg als er geen voedsel is, zolang je het ook maar niet nodig hebt. Hoe metabole snelheid precies van de temperatuur afhangt wordt meestal goed beschreven door de zogenaamde Arrhenius-relatie, die veel gebruikt wordt sinds 1889, maar alleen in een bepaalde soort-specifieke range van temperaturen. Daarbuiten gaat het metabolisme op slot. Bij 28 °C eet en groeit Daphnia erg snel, en bij 30 °C is zij hartstikke dood. Vaak gaat het wat geleidelijker. Tenreks van Madagaskar houden een zomerslaap (bij hoge temperaturen) omdat het dan zo droog is dat er geen insecten of wormen zijn om van te leven. Wij zijn in Nederland meer vertrouwd met de winterslaap, bij lage temperaturen. Warmbloedigen, zoals vogels, trekken 's winters vaak naar warme oorden, niet omdat het hier te koud zou zijn, maar omdat er geen eten is. Voedselbeschikbaarheid en temperatuur zijn nauw met elkaar verbonden.

Fotosynthese in algen hangt minder sterk van de temperatuur af dan



Figuur 8. Coscinodiscus sp. (links) en Cyanobacterie: Gloeotrichia sp (rechts). (Foto's: Jan van IJken).

nutriëntenopname, doordat het licht rechtstreeks het chlorofyl kan bereiken, zonder werk voor de alg, maar voor nutriëntenopname moet meer metabolisch werk gedaan worden. Dit maakt dat bij lage temperatuur

de alg relatief meer suikers maakt (of polysuikers zoals zetmeel); voor groei zijn suikers en nutriënten in vaste verhouding nodig en als groei wordt geremd door gebrek aan nutriënten hopen suikers dus op. Dieren die

algen eten ondervinden dus een hogere voedingswaarde. Temperatuur beïnvloedt dus ook voedselkwaliteit, wat de doorgaans lagere algendichtheden in het koude seizoen ten dele compenseert voor grazers.

De aannamen van het standaard DEB model

- 1 De toestandsvariabelen van het individu zijn de hoeveelheid reserve, structuur en rijpheid (maturity)
- 2 Voedselopname start bij geboorte en toewijzing naar rijpheid wordt herleid naar reproductie als de rijpheid zijn maximum waarde heeft behaald (puberteit)
- 3 Voedsel wordt omgezet naar reserve en reserve wordt gemobiliseerd voor gebruik in het metabolisme met een snelheid die alleen van de toestandsvariabelen afhangt
- 4 De embryo start zijn ontwikkeling met alleen reserve, en geen structuur of rijpheid, en eindigt (geboorte) als de rijpheid een waarde overschrijdt. De reserve per structuur bij geboorte is gelijk aan die van de moeder bij de vorming van het ei. Foetale ontwikkeling volgt dezelfde regels, maar wordt niet beperkt door de hoeveelheid reserve
- 5 De eetsnelheid is evenredig met het oppervlak en de verwerking van voedsel is onafhankelijk van de voedselbeschikbaarheid
- 6 De hoeveelheid reserve per structuur hangt niet af van de hoeveelheid structuur bij constante voedselbeschikbaarheid
- 7 De kosten voor somatisch onderhoud zijn evenredig met de hoeveelheid structuur, maar sommige componenten (osmose, verwarming) zijn evenredig met het oppervlak
- 8 De kosten voor rijpheidsonderhoud zijn evenredig met de graad van rijpheid
- 9 De vaste fractie van de gemobiliseerde reserve wordt besteed aan somatisch onderhoud plus groei, de rest gaat naar rijpheidsonderhoud plus rijping of reproductie
- 10 Het individu verandert niet van vorm gedurende groei in het standaard model, maar wel in andere modellen

Ten slotte

Veel moest onderbelicht blijven, zoals moleculaire aspecten, de verwevenheid van het leven in symbiotische interacties, en hoe predator-proof relaties veel meer inhouden dan dat de één de ander opeet en hoe populaties, ecosystemen en systeem aarde functioneren. Allemaal zaken die voor de theorie van belang zijn, maar minder makkelijk te combineren zijn met wandelen en kijken. Maar het was voor de lezer hopelijk genoeg om oog te krijgen voor de verbanden tussen eigenschappen van organismen tijdens wandelingen.

DEB theorie laat zien waarom en hoe verschillende eigenschappen van elkaar afhangen. Toen ik aan de theorie begon, had ik absoluut niet in de gaten dat embryogroei in een vogelei ook maar iets de maken had met nutriëntopnamen van algen in een chemostaat. De theorie heeft mij laten zien dat deze ogenschijnlijk zeer verschillende zaken in feite heel veel met elkaar gemeen hebben. Dit zie ik zelf als een enorme verrijking. In de wetenschap geldt dat een goede vraag stellen veel belangrijker voor de voortgang is dan hem beantwoorden, hoe vreemd dat ook mag klinken.

Bas Kooijman
bas.kooijman@vu.nl