

NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE
OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS Jr EN JAC. P. THIJSSSE

EVOLUTIE *een ooggetuigeverslag*

N. TINBERGEN

Veel van de onenigheid over het vragen-complex of, hoe, en waardoor de evolutie van planten, dieren en mensen zich afgespeeld heeft, hangt samen met het feit dat evolutie zich zó langzaam voltrekt, dat men er gedurende een mensenleeftijd niets van bespeurt. Daardoor is de evidentie betreffende deze vragen indirect. Er is echter één, tegenwoordig beroemd geval, waarin zich een verandering in een soort voor onze ogen voltrekt. Het geval is beroemd omdat het grondig biologisch onderzocht is. Ik heb de laatste, en men kan wel zeggen beslissende, fasen van dit onderzoek in Oxford van nabij kunnen meemaken, en het lijkt me aardig om de hoofdlijnen er van voor de lezers van De Levende Natuur weer te geven.

Velen kennen natuurlijk de Metertorenkop, *Biston* (= *Amphidasis*) *betularia*, een grote spanner, waarvan de rups sterk op een takje lijkt en de vlinder zo'n prachtige zwart-wit tekening heeft, die hem op met korstmos begroeide bomen voor ons vrijwel onvindbaar maakt. Overdag zit de vlinder altijd roerloos op boomstammen, slechts in de schemering gaat hij vliegen. Figuur 1 laat zien, hoe perfect zijn schutkleur is.

Ongeveer honderd jaar geleden werd in de buurt van Manchester een vlinder van *Biston* gevonden, die sterk van de normale vorm afweek: inplaats van de mooie zwart-wit tekening droeg hij een vrijwel zwart kleed (fig. 6 en 7). De afwijkende vorm werd *carbonaria* gedoopt. Hij was een mu-



Fig. 1. *Biston betularia* in natuurlijke omgeving.

Foto N. Tinbergen.

tant, d.w.z. het verschil tussen hem en de typische vorm („*typica*”) was erfelijk vastgelegd. De mutatie is enkelvoudig, of „unifactorieel”, en de erfactor „zwart” is dominant. Dat wil zeggen een vlinder is uiterlijk of *carbonaria*, of *typica*, en tussenvormen die half *carbonaria*, half *typica* zijn, zien er toch zwart uit. Als zulke tussenvormen (heterozygoten) met elkaar paren, is hun nakomelingschap echter voor een bepaald gedeelte wit.

In de loop der laatste honderd jaren is nu die zwarte vorm steeds algemener geworden en in sommige gebieden heeft hij de typische vorm vrijwel helemaal verdrongen. In andere gebieden is hij echter nog steeds zeldzaam of zelfs geheel onbekend. De gebieden waar *carbonaria* het algemeenst is, zijn allemaal zwaar geïndustrialiseerde gebieden, resp. gebieden die ten oosten er van liggen. Er is zelfs een numerieke correlatie tussen de mate van industrialisatie van een gebied en het percentage *carbonaria* in de populatie. Dit is door geduldig verzamelen in vele gebieden van het Verenigd Koninkrijk vastgesteld; een heel leger van entomologen heeft aan het verzamelen van deze gegevens meegewerkt. Een van de zuiverste *carbonaria*-arealen is de landstreek om Coventry en Birmingham, de West Midlands. Vrijwel zuivere *typica*-populaties vindt men nog in Zuid- en West-Engeland — in Wiltshire, Dorset, Devon en Cornwall — en ook in Schotland.

In de Midlands en in sommige andere gebieden heeft men dus in historische tijd een soort zien veranderen van wit met zwarte vlekjes tot vrijwel zuiver zwart. Wat is hier eigenlijk gebeurd? Laat ik beginnen met te zeggen dat het evolutieproces nog lang niet afgelopen is, en ook dat ik de zaak hier eenvoudig voorgesteld heb. De *carbonaria* van tegenwoordig is namelijk stellig niet meer precies gelijk aan die van

honderd jaar geleden, en het onderzoek naar de details van deze stap in de evolutie van *Biston* is nog in volle gang. De hoofdzak is echter al duidelijk.

Industrialisatie brengt fabrieksrook en -dampen met zich mee. Deze hebben een grote invloed op planten. Een van de meest opvallende gevolgen van industrialisatie, ja zelfs van de zwakke verontreiniging die al betrekkelijk „schone” grote steden besmet, is het afsterven van korstmossen. In stadsparken vindt men in de regel geen korstmossen op de bomen. In al de bossen van de Midlands zoekt men ze tevergeefs. Dit maakt de stammen van de bomen al veel donkerder dan die van bekorstmoste bomen. Bovendien zet de rook zich direct op de planten af. Wrijft men een schone zakdoek over eikeblad bij Birmingham in de buurt, dan blijft er een vieze zwarte veeg op achter. Je zakdoek blijft echter in Dorset prachtig schoon. Bladeren worden vernieuwd, maar de schors van de meeste bomen niet of nauwelijks. Wrijft men dan ook met een zakdoek over een eikestam bij Birmingham, dan wordt hij pikzwart. In overigens fris aandoende bossen in de Midlands zien de berkestammen goor grijs.

Nu ontdekten de entomologen al gauw dat, hoewel de rupsen van de Metertorenkop de beroete bladeren eten, ze daarvan toch niet zwart worden, noch zwarte vlinders leveren. Op grond van wat sinds Darwin over evolutie bekend was geworden, leek de meest aannemelijke veronderstelling, dat de zwarte mutanten in de geïndustrialiseerde gebieden tegenover de witte oorspronkelijke vorm op een of andere manier in het voordeel waren, en dat door selectie de witte langzamerhand uit de populatie verwijderd werden. Maar dit was lange tijd niet meer dan een veronderstelling. Dr. B. Kettlewell, van de Genetische Afdeling van het Zoölogisch Laboratorium in Oxford,

heeft in de afgelopen vijf jaren een grondig onderzoek naar deze hele kwestie ingesteld. Hij heeft aan dit onderzoek dáárom zoveel moeite, tijd en geld besteed, omdat hier een unieke kans geboden werd, om evolutie inderdaad „op heterdaad te betrappen”; om werkelijk rechtstreeks waar te nemen, wat er eigenlijk aan het gebeuren is.

Het bleek inderdaad een zaak van natuurlijke selectie te zijn, en wel een van een hoogst interessant soort: in niet berookte



Fig. 2. *Ons hoofdkwartier in Dean End Wood.*
Foto N. Tinbergen.

gebieden zijn de typica's prachtig gecamoufleerd, en vallen de zwarten op. In berookte gebieden daarentegen zijn de zwarte vlinders onopvallend, en vallen de witte op. Dr Kettlewell kon overtuigend aantonen, dat insectenetende vogels voor deze selectie verantwoordelijk zijn, doordat ze in de Midlands naar verhouding meer witte vlinders vangen dan zwarte, in Dorset naar verhouding meer zwarte dan witte, wanneer ze in beide gebieden de keuze krijgen tussen de twee vormen. Toen zijn resultaten voor het eerst publiek gemaakt werden (in E. B. Ford's nieuwe boek „Moths”), weigerden sommige vakgenoten, en wel ornithologen zowel als entomologen,

ze te geloven. En het moet erkend worden, dat directe waarnemingen van vogels, die stilzittende nachtvlinders van boomstammen oppikken, uiterst zelden gepubliceerd zijn. Kettlewell heeft nu echter zijn volledige resultaten in druk doen verschijnen, en zijn statistieken zijn volledig bewijzend. Om zijn collega's in deze belangrijke kwestie nog steviger te overtuigen, heeft hij mij gevraagd, om de vogels bij hun werk te filmen, en dat hebben we de afgelopen zomer gedaan.

Het eerste deel van het veldwerk bestond dit jaar daaruit, dat we elke dag grote aantallen vlinders, die van tevoren gekweekt waren (fig. 2 en 3), in het bos uitzetten, en wel zwarte en witte in ongeveer gelijke aantallen. Daarvoor gebruikten we uitsluitend mannetjes — waarom, zal straks blijken. Van de duizenden poppen van Biston, die we bij ons hadden, kwamen er elke dag een aantal uit. Elk ging in een klein kartonnen doosje, en voordat we de dieren uitzetten, kreeg ieder op de ondervleugel een klein kleurstipje. De ronde door een stuk van het proefbos doende, lieten we telkens één vlinder op een boomstam kruipen (fig. 4). Daar bleef hij al spoedig stil zitten. Nooit kreeg één boom meer dan één vlinder. We lieten de dieren de hele



Fig. 3. *Tienduizenden dieren werden gekweekt.*
Foto N. Tinbergen.

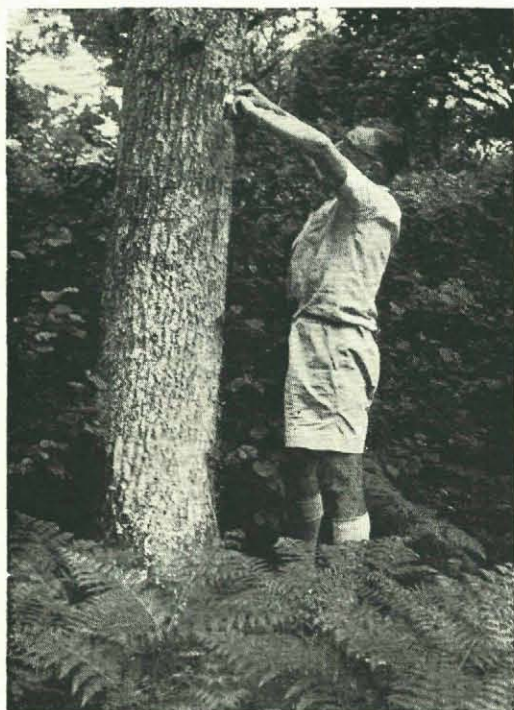


Fig. 4. *Het uitzetten der vlinders in Dean End Wood.* Foto N. Tinbergen.

dag met rust. 's Avonds begonnen we dan met verschillende methoden onze proefdieren terug te vangen. Overal in het bos hingen we maagdelijke *Biston*-wijfjes uit onze culturen in gazen kooitjes op. Bij deze soort worden de mannetjes door de geur van de wijfjes aangetrokken, en in de schemering deden we gedurende een uur geregeld de ronde langs de kooien en vingende er omheen fladderende mannetjes weg. Daaronder waren natuurlijk zowel door ons gemerkte en uitgezette mannetjes als ook wilde. De proporties *carbonaria*-typica onder de gemerkte konden we vergelijken met de verhouding in aantallen van de uitgezette dieren, en zo konden we zien, van welke vorm de meeste overdag gesneuveld waren. (Bij deze methode ondervonden we ongewenste concurrentie van vleermuizen,

die dikwijls de rondfladderende mannetjes voor onze neus weggristen).

Behalve de vangkooien hadden we ook een kwikdamplamp opgesteld, die de hele nacht bleef branden, en waarin we 's morgens de vangst van de nacht aantreffen. Ook in die val bleken dikwijls gemerkte mannetjes te zitten, die we om de een of andere reden de voorgaande avond gemist hadden.

We deden dit wekenlang in twee gebieden. Op de grens van Dorset werkten we in een prachtig onbedorven bos, Dean End Wood, waar de stammen dik onder de korstmossen zaten en waar in de natuur-

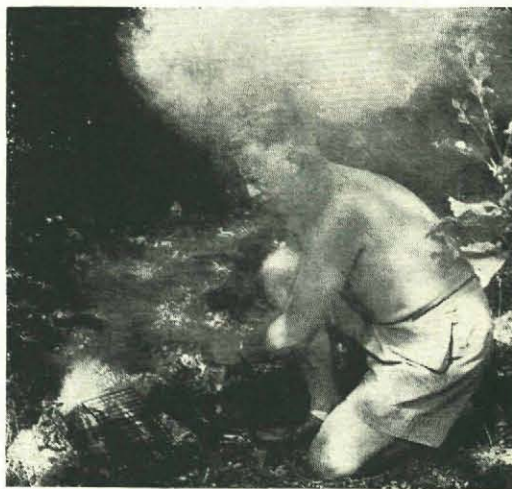


Fig. 5. *Geneugten van het veldwerk.* Foto N. Tinbergen.

lijke populatie maar hoogst enkele zwarte *Bistons* voorkwamen. Als „vuil” bos kozen we een overigens heel aantrekkelijk terrein in de buurt van Birmingham, Beacon Wood genaamd. Hier komen in het wild praktisch geen typica's voor. In Dean End waren, zoals fig. 6 laat zien, de typica's prachtig gecamoufleerd, in Beacon Wood daarentegen blonken de typica's ons van verre tegen, en verdwenen de car-



Fig. 6. *Carbonaria* (rechts) en *typica* op een stam in Dean End Wood.

Foto N. Tinbergen.

bonaria's volkomen op de donkere stammen (fig. 7).

In de loop van de tijd verkreeg Dr Kettlewell prachtige statistieken. In Beacon Wood zette hij 630 mannetjes uit. Hiervan waren 137 *typica*'s, 447 *carbonaria*'s, en 46 *insularia*'s (een andere mutant, die hier echter buiten beschouwing blijft). In totaal werden 770 dieren gevangen, waarvan 149 gemerkte mannetjes waren. Hiervan waren 18 *typica*'s, 123 *carbonaria*'s en 8 *insularia*'s. Van 447 *carbonaria*'s kwamen er dus 123 terug, of 27½ %, van 137 *typica*'s 18, of 13 %. Van de witte verdwenen er dus meer dan van de zwarte. In Dean End

Wood, waar vergelijkbare aantallen dieren uitgezet werden, verdwenen er ongeveer driemaal zoveel zwarte als witte dieren. Deze cijfers geven dus de verhouding van de mortaliteit der twee vormen weer in het seizoen en in het terrein waar de soort thuishoorde, en na uitschakeling van allerlei mogelijke foutenbronnen (zoals de mogelijkheid dat de terugvangmethoden niet betrouwbaar waren) bleef als alleen mogelijke conclusie over, dat in „schone” bossen meer zwarte dieren omkwamen dan witte, in „vuile” bossen daarentegen de zwarte er beter aan toe waren.

Nu restte ons nog, na te gaan, hoe deze

dieren verdwenen. Met een beetje geduld was het niet moeilijk, dat te zien. We stelden ons verborgen op in de buurt van uitgezette Bistons, witte en zwarte in gelijk aantal. Wat we zagen, verbaasde ons sterk. In een dag of tien zagen we in Dean End niet minder dan vijf vogelsoorten onze vlinders van de bomen plukken. Dat de Boomklever een van de vijf was, zal niemand verwonderen. Maar dat we massa's vlinders zagen belanden in de snavels van Grauwe vliegenvangers, Roodborsten, Geelgorzen en Zanglijsters, dat hadden we zelf niet verwacht. En het interessante was, dat al deze vogels in Dean End vrijwel uitsluitend carbonaria's namen. Af en toe moest ook een typica er aan geloven, maar statistisch hadden de zwarte veel meer te lijden. De witte die ontdekt werden, hadden dat er aan te wijten dat ze bewogen, of dat ze op een niet erg passende achtergrond zaten, of dat ze dicht bij een zwarte zaten. Van alle vogels vonden de Boomklevers de meeste witte. Toen we zelf de schors gingen afzoeken op de manier van de Boomklevers ontdekten we hoe dat kwam. De ogen van de Klever zitten vlak bij de stam, en al voedselzoekend kijkt hij vlak langs de stam heen. Als je zelf ook zo kijkt, zie je zelfs de best gecamoufleerde Biston als een knobbeltje buiten de „horizon" uitsteken. De andere vogels keken zoals wij tegen de stam aan, en daardoor werden ze door de schutkleur precies zo beïnvloed als wij. Toch namen zelfs de Boomklevers veel meer zwarte dan witte. In Beacon Wood kwamen twee andere soorten voor de camera: Roodstaart en Winterkoning, en zij namen vooral de witte en lieten de meeste zwarte met rust. Kettlewell zelf heeft dit soort waarnemingen gedurende verscheidene jaren in verschillende gebieden verricht, en heeft gezien dat één en dezelfde vogelsoort in

„schone" en „vuile" bossen inderdaad een verschillende keuze maakt. Ook deze directe waarnemingen hebben goede statistieken opgeleverd, en het staat nu als een paal boven water dat vele vogelsoorten de niet-gecamoufleerde vlinders voortdurend kort houden, dat daardoor de zwarte mutanten in niet-geïndustrialiseerde gebieden geen kans hebben, en dat de witte in de industriegebieden door hen progressief uit de populatie verwijderd worden.

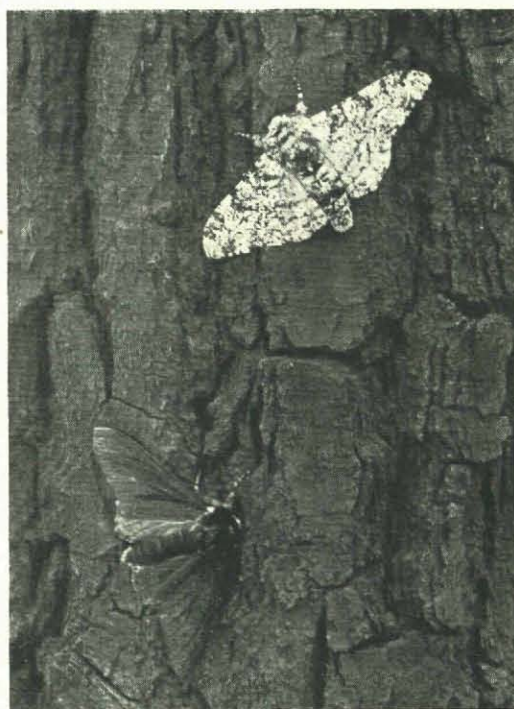


Fig. 7. *Carbonaria* (onder) en *typica* op een stam in de Midlands. Foto M. Lyster.

Bij het filmen maakten we allerlei amusante incidenten mee. Bij ons kamp in Dean End Wood bv. huisde een paar Grauwe vliegenvangers, en zij kwamen met tussenpozen van seconden de ene vlinder na de andere voor onze neus weghalen. Dat ging zó vlug, dat ik de zaak viermaal ver-

traagd moest opnemen, anders zou je op de film niets meer dan een veeg zien. Toen ook een prachtige man Geelgors onze uitgezette Bistons kwam weghalen, was het dikwijls een wedstrijd tussen hem en de Vliegenvangers wie er het eerst bij zou zijn. Op de (kleuren-)film slaat die Geelgors een bijzonder goed figuur. De Boomklevers kwamen soms „en famille”: vader, moeder en vier jongen. Amusant was ook de Zanglijster. Op een morgen had ik mijn hutje bij een dikke Beuk opgesteld, één uit een rij waarvan bij onze uitzetproeven in de voorgaande dagen telkens vlinders verdwenen waren. Ik verwachtte hier de Boomklevers voor de lens te krijgen. (Die kreeg ik ook wel, maar pas op de vijfde dag, zeven minuten voordat ik uit mijn tentje zou kruipen en de zaak verder zou opgeven). Op een meter of vijftig van me af stond de kwiklamp-val, die we zojuist geïnspecteerd hadden. Om die val heen zaten altijd allerlei nachtinsecten op de grond en op stammen, en het duurde dan ook niet lang, of verscheidene vogels kwamen zich daar te goed doen. Eerst kwam een Vliegenvanger, toen een Merel, toen een paartje Patrijzen, en tenslotte een Zanglijster, die gauw een snavelvol verzamelde (meest Wapendragers) en naar zijn jongen ergens in het hazelaarsbos bracht. Twee minuten later kwam hij terug, en toen er op de grond niets meer te halen was, keek hij rond, en vloog opeens twee meter de hoogte in, tegen een dikke beukestam op, waar hij een ander klein vlindertje opnam. En wat toen gebeurde, was verrassend. Regelrecht hopte hij naar de volgende Beuk in de rij, keek aandachtig omhoog, liep helemaal om hem heen — maar vond niets. Toen ging hij door naar de volgende Beuk, waar hetzelfde zich herhaalde. En zo ging hij van Beuk tot Beuk, totdat hij aan de mijne kwam,

waar ik op verschillende hoogte drie typica's en drie carbonaria's had uitgezet. Hij zag dadelijk een van de carbonaria's, sprong drie meter omhoog en pakte hem, streek onder de boom neer, waar hij weer opmerkzaam omhoog keek, met de carbonaria in zijn snavel (fig. 8), zag er weer een, maakte ook die buit, en pakte vervolgens de derde. Alle drie typica's ontsnapten aan zijn aandacht, en na een grondige maar vergeefse inspectie rondom de boom vloog hij naar zijn jongen.

De Roodstaarten in Beacon Wood kreeg ik juist op het laatste nippertje voor de lens, een dag voordat de familie uiteenging. Kettlewell stuurde me op een goede dag in juli een telegram; „Kom zo gauw mogelijk, Roodstaartenfamilie eet Bistons.” Ik ging onmiddellijk, zat twee dagen tevergeefs in mijn schuilhutje, maar de derde dag kwam de hele familie toevallig in de buurt. En opeens zat daar een prachtige man Roodstaart vlakbij; ik zat met trillende handen paraat, en jawel daar kwam hij, en pikte rustig de ene typica na de andere op, terwijl hij de carbonaria's met rust liet. Een van zijn grote jongen (de familie was al tien dagen daarvoor uitgevlogen) kwam de tweede keer met hem mee, maar bleef geduldig aan de voet van de stam wachten totdat hij gevoerd werd. Later op diezelfde dag zag ik dat jong zelf tegen de stam opspringen, en zorgvuldig bladluizen van de schors aflezen. Daarbij trapte hij bijna op de Bistons, maar hij nam er maar één keer zelf één (een witte). Intussen kwam er opeens van onder de Adelaarsvarens heel heimelijk een Winterkoning aanzetten. Hij kroop als een Boomkruipertje om de stam, keek eerst aan één kant, dan aan de andere kant om de hoek, telkens even met zijn staartje wippend als hij naar mijn tentje keek, en schoof eindelijk, voetje voor voetje, langs een car-

bonaria naar een typica, totdat zijn snavelpunt er zowat een centimeter vandaan was. Intussen filmde ik er lustig op los, me ergerend aan zijn getreuzel, en met angst in het hart tellende: „één shilling-twee shilling-drie shilling...” terwijl de kostbare kleurenfilm voet na voet door de camera rolde. Tenslotte, *damn!* keerde hij zich af en schoot weg, terug naar zijn varenbossen.



Fig. 8. Zanglijster in Dean End Wood met carbonaria in de snavel opkijkend naar de beukestam. Foto N. Tinbergen.

Om terug te keren tot het onderzoek zelf: hier hebben we dus te doen met een geval van soortverandering die zich voor onze ogen afspeelt, en waarin mutatie gevolgd door selectie de voornaamste rol speelt. Er zitten aan deze kwestie nog tal van andere kanten, die ook door Dr Kettlewell in zijn onderzoek betrokken zijn. Zo moet men bv.. als gezegd, weten of zwarte en witte

mannetjes werkelijk in gelijke mate tot de vangkooien worden aangetrokken, men moet weten of zwarte en witte dieren zonder discriminatie met elkaar paren, hoe ver beide vormen gewoonlijk vliegen, men moet nagaan of de verontreiniging in de industriegebieden misschien toch ook een directe invloed op de dieren uitoefent, men moet de vruchtbaarheid en de levensduur van de twee vormen meten, enz. enz. Het staat nu bv. al vast dat het niet juist is dat (zoals men wel aangenomen heeft) carbonaria vruchtbaarder zou zijn dan typica, en ook is de levensduur der twee vormen niet verschillend. Het is verder ook interessant dat de tegenwoordige carbonaria's er anders uitzien dan die van honderd jaar geleden; door kruisingsproeven is men er achter gekomen dat zg. modifiers een rol hierbij gespeeld hebben. Verder is *Biston betularia* één van ongeveer zeventig soorten waar dit „industrie-melanisme” optreedt; het is best mogelijk, en zelfs vrijwel zeker, dat de evolutie bij die andere soorten anders verloopt dan bij *Biston*. Tenslotte is het interessant dat carbonaria ook talrijk voorkomt in gebieden die zelf vrijwel geen industrie hebben. Dat is vroeger wel als argument tegen het aannemen van enig verband tussen industrierook en toename van de zwarte vorm aangevoerd, maar Kettlewell heeft gevonden dat zulke carbonaria-gebieden wel degelijk beroekt zijn, en wel omdat ze onder de wind van industriegebieden liggen. Zo komen bv. hoge carbonaria-percentages voor in Norfolk. Norfolk echter wordt op dagen met westenwind door rook en walm van de Midlands geteisterd, en in allerlei bossen van Norfolk zijn de stammen donker. Wie zich voor het hele vragencomplex interesseert, kan ik Kettlewell's uitvoerige publicatie ter lezing aanbevelen; zij verscheen in „Heredity” 1955.

Tenslotte moet ik er echter nog aan herinneren, dat dit onderzoek, hoe prachtig het ook de rol van natuurlijke teeltkeus in de evolutie aangetoond heeft, toch betrekking heeft op een tamelijk uitzonderlijk geval, waar nl. één enkele mutatie al geleid heeft tot een tamelijk perfecte aanpassing. Uit vergelijkend-genetisch onderzoek weten we, dat dit een hoogst zeldzaam verschijnsel moet zijn. De meeste verschillen tussen soorten, ja zelfs tussen ondersoorten die slechts in geringe mate van elkaar verschillen, berusten op heel ingewikkelde

complexen van erfactoren. De ontwikkeling van een duidelijk adaptief orgaan zoals bv. een schaar van een kreeft, of, om dichter bij huis te blijven, van de prachtige, geraffineerde zwart-wit tekening van typica, heeft ongetwijfeld een enorme serie van mutaties gevegd, met voortdurend ingrijpen van selectie. En om de lange evolutie van zulke „perfecte” aanpassingen te ontrefelen, daartoe zal nog heel wat meer nodig zijn dan het hierboven gerefereerde onderzoek — hoe bewonderenswaardig Dr Kettlewell's werk ook is.

DE ARTEMISSEHELP

INGVAR KRISTENSEN

(Zoölogisch Station, Den Helder)

De mooie, Venus-achtige Artemisschelp (*Dosinia exoleta*) wordt langs de West-Europese kusten aangetroffen van Noorwegen tot NW-Afrika. Hij is algemeen in het diepere water van de noordelijke Noordzee, maar zoals met zoveel Atlantische dieren het geval is: de Artemisschelp

mijdt de relatief ondiepe, door de rivieren beïnvloede zuidelijke Noordzee. Langs onze kust behoorde het vinden van een Artemisschelp dan ook tot voor kort tot de bijzonderheden. Mevrouw van der Feen-van Benthem Jutting somt in het schelp-deel van de Fauna van Nederland een klein aantal vooroorlogse vondsten op, waarvan nog een deel vermoedelijk fossiel is, uitgespoeld uit pliocene aardlagen. Het Centraal Systeem van de Strandwerkgroep van N.J.N. en K.N.N.V. vermeldt 3 dubletten van het Scheveningse strand (Creutzberg, aug. 1940) en een exemplaar opgevist bij Texel (Jongens, 1943).

Levend zijn Artemisschelpen enkele malen vóór de oorlog aangetroffen in het gebied van de lichtschepen „Haaks” en „Terschellingbank”, goed 20 km W tot NW van onze Waddeneilanden, maar talrijk waren ze daar zeker niet, want het Zoölogisch Station in Den Helder, dat juist uit dat gebied nogal veel dieren kreeg, ontving in de jaren 1930-1940 nooit één exemplaar.

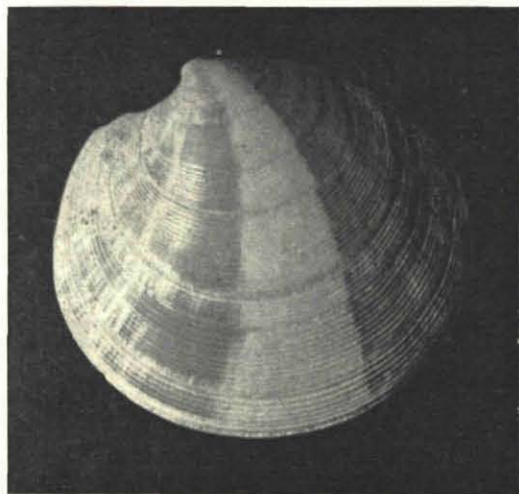


Fig. 1. De Artemisschelp. 48 mm.