

JULI 1959

JAARGANG 62, AFL. 7



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

Een slakkenraadsel

N. TINBERGEN.

De bijgaande foto beeldt een zogenaamd „aambeeld” af, in dit geval een ijzeren drijver van het soort dat op het strand zo dikwijls aanspoelt, en die op zijn oude dag blijkbaar door een of ander dier gebruikt is, om er de huisjes van de gestreepte Tuinslak, *Cepaea nemoralis*, op stuk te slaan. Die gewoonte is van Zanglijsters goed bekend, en hoewel weinig mensen hem werkelijk bij het stukhameren aan het werk gezien hebben, kent toch iedereen deze aambeelden wel; ik heb ze tenminste in de duinen dikwijls gevonden. Mijn student Gilbert Manley, die op het ogenblik in de duinen van Ravenglass in Cumberland kampeert, was dan ook aanvankelijk niet verbaasd toen hij in een duinvaleitje in eind maart van dit jaar een dozijn van

deze aambeelden tegen het lijf liep. Zijn belangstelling ontwaakte echter toen hij zich realiseerde dat hij op deze plek (die hij dagelijks verscheidene malen passeerde) nooit een Zanglijster was tegengekomen. Ook elders in dit ongeveer 4 bij 1 km metende duinterrein had hij sinds zijn aankomst in eind februari geen Zanglijster gezien. En toch lagen hier vele honderden verse slakkehuizen, sommige nog met vleesresten er aan klevend. Wie was hier zo geregeld aan het hameren geweest? Het moest een dier zijn, dat in staat was, de slakken onder de oppervlakte op te sporen, want tot 10 april, de dag waarop ik de foto nam, hadden we nog geen slak boven de grond gezien. Toen we hierover nadachten, realiseerden we ons, dat het best



mogelijk was, dat de vele aambeelden die we gewoonlijk vinden slechts voor een deel door Zanglijsters gebruikt werden, en dat er dus misschien niet alleen hier, maar ook op allerlei plaatsen een andere roofvijand op *Cepaea* aast. Manley zal proberen, dit geval uit te zoeken. In het duinterrein van Ravenglass komen maar weinig dieren als de daders in aanmerking: Kokmeeuwen, Kraaien, Leeuweriken; of onder de zoogdieren Konijnen of Bosmuizen. Manley heeft goede redenen om aan te nemen, dat de Bosmuizen de daders zijn.

Nu is dit niet zomaar een klein onopgelost raadseltje, maar er zit een heel interessant biologisch probleem aan vast. Diegenen van ons die op school iets van erfelijkheidsleer hebben geleerd, herinneren zich misschien nog wel, dat de kleurtekening van deze slakkesoort dikwijls wordt aangehaald als een voorbeeld van wijde erfelijke variatie binnen één soort: de grondkleur van de schelp kan lichtgeel, of meer rose, of vrij donker bruin zijn, en het aantal strepen kan van nul tot vijf variëren. Ook varieert de huidkleur van het dier zelf. Deze veelvormigheid biedt op zichzelf een interessant evolutie-probleem; men neemt op goede gronden aan, dat in zulke gevallen van „gebalanceerd polymorfisme” iedere vorm in bepaalde opzichten in zijn voordeel van de andere vormen afwijkt, en dat natuurlijke selectie op sommige plaatsen en/of in sommige tijden van het jaar nu eens de ene vorm, dan weer de andere vorm begunstigt, en daardoor de populatie niet uniform kan maken. Maar tot voor kort meende men, dat de variabiliteit van *Cepaea* geheel „toevallig” was, en dat de kleurtekening van deze slakken „selectief neutraal” was, in het geheel niet

door selectie beïnvloed. Men kwam hier toe, doordat men op verschillende plaatsen sterk verschillende samenstellingen van de locale populaties vond: sommige populaties hebben veel bruine, andere veel gele slakken; sommige hebben veel ongestreepte, andere veel sterk gestreepte slakken; men was geneigd te zeggen dat geen twee populaties helemaal dezelfde samenstelling hadden. Nu is zo'n conclusie, dat de variatie door „toeval” beheerst wordt, altijd gevaarlijk. En wel omdat hier in positief klinkende bewoordingen in de grond niets meer gezegd wordt dan dat de onderzoeker geen enkele regelmaat ziet, dat hij er „geen touw aan vast kan knopen”. In wezen is de conclusie niets anders dan een bekentenis van onwetendheid. Zoals mijn collega Dr. Arthur Cain het eens heeft uitgedrukt: „De onderzoekers hebben niet *bewezen* dat de variatie random was, maar ze hebben gefaald in hun pogingen om regelmaat aan te tonen. Een verklaring die berust op het falen van de onderzoeker kan niet bevredigend genoemd worden.” (Vrije vertaling van mijzelf, N. T.).

Cain had goede gronden om zulke sterke woorden te gebruiken, want hij had juist in het geval van *Cepaea*, samen met zijn medewerker Dr. Philip Sheppard, aangetoond, dat er in de variatie wel degelijk lijn zat. Cain en Sheppard verzamelden slakken van een groot aantal verschillende plaatsen, en vonden dat weliswaar elke populatie een heterogeen mengsel was, maar dat de samenstelling van alle populaties een samenhang met de biotopen toonde waarin zij woonden. Bijvoorbeeld in beukenbossen, met hun donkere, weinig begroeide ondergrond, vonden zij altijd een

Fig. 1. Een van de „aambeelden”, waarop een onbekende dader een groot aantal slakkehuizen heeft stukgeslagen. Ravenglass, 10 april 1959. Foto N. Tinbergen.

groot aantal donkere en weinig lichte slakken. Ook was daar het aantal ongestreepte of zwak gestreepte slakken relatief groot. In lichte, betrekkelijk homogene vegetaties zoals grasvelden vonden zij steeds veel lichtgele en tevens weinig sterk gestreepte slakken. In sterk „gebroken” vegetaties met hoog gras, onder heggen e.d. vonden zij niet alleen veel lichte slakken, maar een groot gedeelte was daar sterk gestreept. En het viel hun op, dat die slakketypen, die in een bepaald milieu het meest voorkwamen, ook voor het menselijk oog in dat milieu de minst opvallende waren. De enige aannemelijke verklaring voor deze stand van zaken is die, dat er in elk biotoop selectie wordt uitgeoefend door een of andere roofvijand, die van de opvallende slakken een hogere tol heft dan van de meer gecamoufleerde. Sheppard slaagde er inderdaad in, aan te tonen dat de Zanglijster een dergelijke selectiedruk uitoefent. Hij zette in een bos, bewoond door Zanglijsters en slakken, een gevarieerde „kunstpopulatie” van meer dan duizend slakken uit. Elke slak was aan de onderkant, bij de „navel”, met een kleurstip gemerkt. Zo’n kleurstip is onzichtbaar wanneer de slak in zijn gewone houding zit. Hij ging nu op gezette tijden de aambeelden af waarop de Zanglijsters hun slakken stukhamerden, en verzamelde alle gemerkte slakkehuisjes die hij daar, stukgeslagen, vond. Het bleek toen, dat hij niet al zijn slakketypen in dezelfde proporties terugvond waarin hij ze uitgezet had. De typen die hij in dit milieu van tevoren als opvallend had gekarakteriseerd waren op de aambeelden veel sterker vertegenwoordigd dan degenen, die hij als gecamoufleerd had beschouwd. Met andere woorden, de lijsters doodden relatief meer opvallende dan gecamoufleerde slakken. Bovendien vond hij dat de „keus” van de

lijsters in de loop van het voorjaar veranderde: in het vroege voorjaar werden de bruine slakken weinig buitgemaakt, later, toen het terrein groen werd, waren de gele beter beschermd. Dit maakt het erg waarschijnlijk, dat Zanglijsters inderdaad verantwoordelijk zijn voor een zekere mate van selectie, en dat er dus nu een selector gevonden is die juist datgene doet dat van hem verlangd zou moeten worden om de correlaties tussen kleurpatroon en vegetatie te verklaren. Hiermee is dus in ieder geval aan de „toevals-conclusie” de bodem ingeslagen. Toch is natuurlijk de zaak nog lang niet helemaal verklaard. Niet alle populaties beantwoorden precies aan de verwachtingen. Ook schommelt de samenstelling van elke populatie met de seizoenen. Verder weet of vermoedt men, dat ook andere dieren op de slakken azen: ratten, eekhoorns, konijnen, muizen en misschien woelmuizen. Tenslotte is het best mogelijk, dat de verschillende kleurtypen in verschillende mate resistent zijn tegen allerlei andere doodsoorzaken. *Capaea* is zodoende tot een van de toetsstenen van de moderne evolutieleer geworden, en het is dan ook niet te verwonderen dat over verscheidene van deze aspecten op het ogenblik in Oxford en elders met hernieuwde ijver onderzoekingen gedaan worden.

Manley’s ontdekking is nu om verschillende redenen interessant, ook al weet hij op het ogenblik nog niet wie deze aambeelden bewerkt. Ten eerste hebben we met een andere roofvijand te doen dan de Zanglijster, en het zal interessant zijn om te ontdekken, wie net als de Zanglijster aambeelden gebruikt. Ten tweede heeft deze waarneming ons doen realiseren, dat we van de vele aambeelden, die we buiten vinden, zelden met zekerheid weten dat ze door Zanglijsters gebruikt worden. Ten

derde werden hier slakken bij honderden gedood door een dier, dat ze blijkbaar van onder de grond weet op te graven, en dat dus bij het vinden niet kan reageren op het kleurpatroon van de schelpen. Vindt hij ze misschien op de geur? En zo ja, vindt hij elk slakketype even gemakkelijk? Of zijn er met de kleurverschillen (die op chemische verschillen berusten) misschien ook geurverschillen verbonden waarop deze roofvijand reageert? Door dit geval

zou men misschien een ander soort selectiedruk op het spoor kunnen komen dan die welke de Zanglijster uitoefent.

Mogelijk kan ik later nieuws over de kwestie brengen. Voor het ogenblik moet ik er mee volstaan, om de kwestie in de aandacht van veldwaarnemers aan te bevelen. Wie helpt mee, de onbekende dader (die waarschijnlijk op vele plaatsen aan het werk is) op heterdaad te betrappen?

Litteratuur:

Cain, A. J. and Sheppard, P. M. 1950, Selection in the polymorphic land snail *Capaea nemoralis*. *Heredity* 4, 275-94.

Cain, A. J. and Sheppard, P. M. 1952, The effects of natural selection on body colour in the land snail *Capaea nemoralis*. *Heredity* 6, 217-31.

Sheppard, P. M. 1951, Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Heredity* 5, 125-34.

Generatiewisseling en wisseling van waardplant bij vier Nederlandse galwespen

W. M. DOCTERS VAN LEEUWEN.

Inleiding.

Van generatiewisseling spreekt men, als de elkaar opvolgende generaties van een diersoort door vorm en levenswijze van elkaar verschillen en deze vormen regelmatig met elkaar afwisselen. Generatiewisseling is van vele dieren bekend, het beste misschien bij de galwespen.

Galwespen vormen gallen op vele planten, zowel bomen als kruiden, doch de meeste leven op eikesoorten. Op de Winter- en Zomereik komen in Nederland 66 galwespgallen voor. Naar de vorm en de bouw van de door hen bewoonde gallen zijn de namen van de galwespen meestal gemakkelijk te vinden. Onder deze 66 soorten zijn echter vele dubbel geteld, zoals wij hieronder zullen zien.

Honderd jaar geleden wist men van generatiewisseling bij deze dieren nog niets. De Amerikaan B. H. Walsh deelde echter in 1864 mede, dat twee generaties van een galwesp op een eikesoort ongelijksoortige gallen deden ontstaan, die in het voorjaar en in de zomer regelmatig met elkaar afwisselden. Deze publikatie trok weinig aandacht en raakte in het vergeetboek.

De Duitser H. Adler toonde in 1880 door kweekproeven aan, dat vele galwespsoorten van de eik op de door Walsh aangegeven wijze leefden. Maar ondanks het feit dat Adler bij een groot aantal soorten deze wisseling van generaties vond, bleef hij de twee generaties van de wespen elk met een eigen naam aanduiden, alsof het twee soorten waren. En ook volgende