



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

Darwin en de Citroenvlinders

J. HEIMANS.

In november 1959 zal men in alle landen herdenken, dat voor 100 jaar, op 24 november 1859, Charles Darwin's boek "The Origin of Species" verscheen, dat zulk een revolutionaire omkeer in heel het natuurwetenschappelijk denken heeft te weeg gebracht.

De Evolutieleer, die voordien als een speculatieve, zeer aanvechtbare theorie op zwakke argumentatie berustend, weinig indruk had gemaakt, werd na het verschijnen van dit boek in korte tijd tot de hoofdrichtlijn voor alle natuurbeschouwing, en dat volstrekt niet alleen in kringen van officiële wetenschap.

Darwin heeft een overstelpende macht van feiten en gegevens bijeengebracht, waaruit onweerlegbaar wordt aangetoond, dat

soorten geleidelijk kunnen ontstaan uit anders gevormde vroegere verwanten. Maar ook werd hier nu duidelijk aangewezen op welke wijze men zich moet voorstellen, dat de soortvorming in de natuur verloopt, en hoe de zo wonderbaarlijk gespecialiseerde aanpassingen van dieren en planten aan hun levensomstandigheden tot stand gekomen zijn. Daartoe stelde hij de beroemde hypothese op van de „Natuurlijke Teeltkeus”, uitgedrukt in de ondertitel van het boek:

THE ORIGIN OF SPECIES
By Means of Natural Selection
or the
Preservation of Favoured Races
in the
Struggle for Life.

De soorten in de natuur moeten op dezelfde wijze ontstaan als kweekrassen in de cultuur. Zoals de kwekers en fokkers veredelde rassen van huisdieren en cultuurgewassen verkrijgen door telkens herhaald zorgvuldig uitzoeken van de gunstigste individuen voor verdere teelt, zo zal in de natuur de strijd om het bestaan de best geschikte individuen van een soort uitschiften en alleen die doen voortbestaan. Er worden overal meer kiemen geboren dan er kunnen blijven leven en zich ontwikkelen. Daarom moet er steeds een concurrentiestrijd gestreden worden om ruimte, licht en voedsel en om te ontkomen aan roofvijanden en parasitaire ziekten.

Al de exemplaren van eenzelfde broed of zaaisel zijn onderling enigszins verschillend in al hun eigenschappen. Alleen de toevallig in de gegeven omstandigheden best passende individuen zal het gelukken zich te handhaven en tot voortplanting te komen.

Nu dachten de kwekers in Darwin's tijd door hun selectie jaar op jaar voort te zetten in iedere volgende generatie geleidelijk steeds verder te kunnen komen in de gewenste richting van veredeling. Daarom meende Darwin dat dit ook in de natuur zo zou gaan. Doordat de strijd om het bestaan in iedere generatie opnieuw de best geschikte individuen uitschift en de nakomelingen van die uitgeselecteerde exemplaren ook deze gunstiger dispositie reeds mee ter wereld zouden brengen, kan de soortvorming in iedere generatie een stap voortschrijden in de richting van gespecialiseerde aanpassing aan het milieu. Hij moest daarom wel aannemen, dat de steeds bij alle soortskenmerken optredende graduele variaties; iets naar boven of iets naar beneden ten opzichte van het gemiddelde van iedere eigenschap, ook erfelijk waren.

Pas na Darwin's dood hebben Weismann en Hugo de Vries definitief aangetoond, dat deze „fluctuaties”, zover als ze berusten op het door toevallige omstandigheden iets meer of iets minder goed tot uitdrukking komen van een overigens constante eigenschap, niet erfelijk kunnen zijn. Selectie hierop moet in iedere generatie opnieuw op hetzelfde gemiddelde niveau beginnen, en zou dus nooit kunnen voeren tot een geleidelijk stijgend cumulatief effect. Zal de strijd om het bestaan, of de menselijke selecteur enig blijvend effect bereiken, dan moet die kunnen aangrijpen op een ander type van variaties, nl. zulke, die reeds van te voren erfelijk vastgelegd aanwezig waren.

Dit soort van variaties werd later samengevat onder de titel mutaties.

Reeds in een geschrift van 1889 en weer in z'n grote boek „die Mutationstheorie” van 1901 heeft Hugo de Vries de inzichten omtrent deze twee typen van variabiliteit uitgewerkt tot algemeen geldende theoretische deducties betreffende erfelijkheids- en evolutieleer.

Dit alles moet wel leiden tot de conclusie, dat Darwin's Selectiehypothese als verklaring voor de wijze van ontstaan der soorten moet worden opgegeven en vervangen door de Mutatietheorie van Hugo de Vries. Echter heeft men dit destijds wegens de grote en gerechtvaardigde verering voor Darwin's persoon en werk, liever aldus uitgedrukt: de inzichten en theoretische conclusies van Darwin kunnen gehandhaafd blijven, als enkele restricties en correcties worden aangebracht in terminologie en definities van de groundbegrippen.

Ook in de laatste decennien neigt men weer sterk hiertoe, vooral in Engeland. Hiertegen is geen bezwaar, mits niet wordt verdoezeld of uit het oog verloren, dat aan

dit Neodarwinisme toch belangrijke verschilpunten van principiële aard tegenover de oorspronkelijke opvattingen van Darwin ten grondslag liggen.

Behalve deze wetenschappelijke kritiek op fundamentele punten is er ook van begin af sterke tegenstand geweest van andere aard.

De reeds vóór, maar vooral in de eerste tijd na het verschijnen van Darwin's boek van kerkelijke zijde gevoerde strijd was vooreerst gericht tegen de Evolutieleer in

het algemeen, en dan wel speciaal tegen de impliciet geachte afstamming van de mens. De heftigste tegenstand van deze zijde heeft betrekkelijk kort geduurd en is bij de verschillende kerkelijke gezindten geleidelijk geluwd.

De beroemde mierenkenner, de Jezuïtenpater Erich Wasmann heeft in de jaren omstreeks 1905 in een indrukwekkende voordrachtencyclus de afstammingsleer met groot gezag verdedigd.

De Pauselijke Encycliek „*Humani generis*”

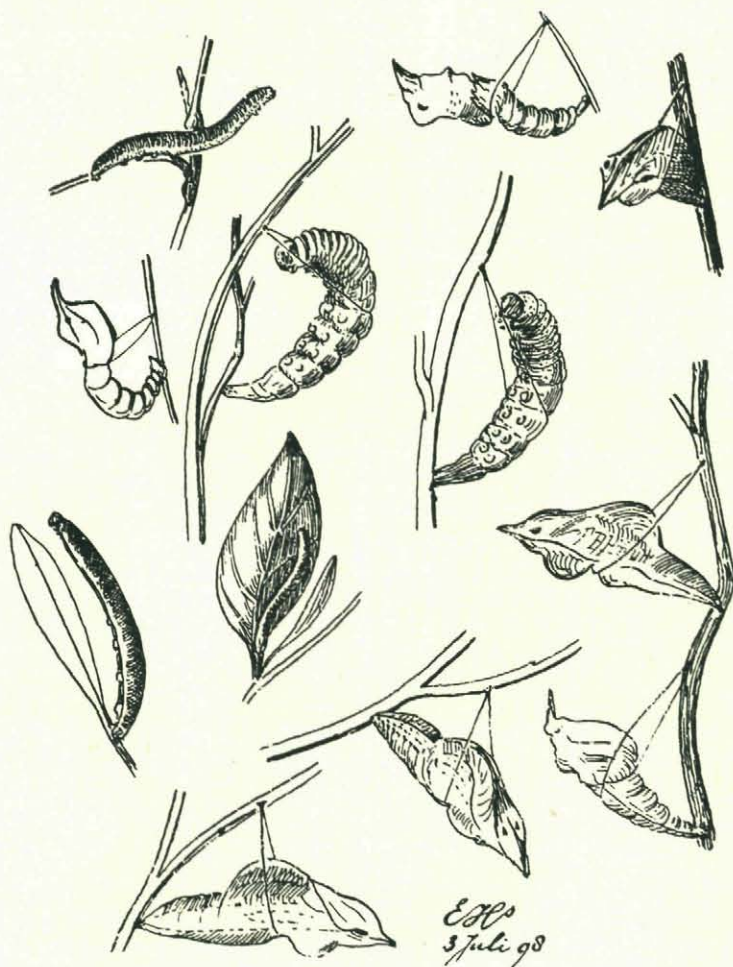


Fig. 1. De verpopping van de Citroenvlinder. Blad uit een schetsboek van E. Heimans.

van 1951 aanvaardt de Evolutieleer als object van studie, voor zover het planten en dieren betreft, maar ook voor het menselijk lichaam.

In Nederland is van grote invloed geweest de oratie van Dr. Abr. Kuyper van 1899 getiteld „Evolutie“, waarvan de aanhef luidt: „Onze 19e eeuw sterft weg onder de hypnose van het evolutiedogma“.

De strekking van deze monumentale rectoraatsrede is niet het a priori afwijzen van de Descendentieleer als natuurwetenschappelijke theorie of als richtlijn voor biologisch onderzoek, maar wel een dringende waarschuwing tegen het verheffen van zulk een werkhypothese tot dogma, vergelijkbaar met — of zelfs in plaats van — het godsdienstige geloofsbeginzel. Ondanks al deze principiële moeilijkheden en weerstanden heeft de stimulerende overtuigingskracht van Darwin's levenswerk geleid tot een snelle en volledige triomf van de Evolutieleer in algemene zin. Daarentegen kwam spoedig belangrijke tegenstand naar voren tegen Darwin's Selectiehypothese als voorstelling van de reële gang van zaken in detail, en wel juist uit het natuuronderzoek te velde. Verschillende grote figuren, zowel plantengeografen als o.a. entomologen, meenden niet te kunnen volstaan met de Natuurlijke Teeltkeus als verklaring voor de enorme verscheidenheid en tegelijk zo verbijsterende scherpte van aanpassingen bij talloze plante- en diervormen, ieder aan hun speciale milieu.

Zo vindt men bij studie van de plantengroei dikwijls verwante soorten bijeengroeien met duidelijke onderlinge verschillenmerken, die generlei relatie met het milieu doen blijken.

Bij insecten waren het vooral zulke graf-fineerde en complexe aanpassingen als de prachtige schutkleur- en mimicryverschijn-

selen van sommige vlindersoorten, waarvoor een zuiver Darwinistische ontstaanswijze door selectie moeilijk aanvaardbaar leek.

De teeltkeus moet hier immers werken, doordat roofvijanden worden misleid, en kan dus pas functioneren, als de aanpassing in grote trekken tot stand gekomen is. Hoe moeten we ons dan denken, dat die ontwikkeling kan begonnen zijn, uitgaande van de normale alzijdige variabiliteit van de uitgangsoort?

Deze moeilijkheid wordt niet opgeheven, als men met Weismann en Hugo de Vries aanneemt, dat de selectie aangrijpt op reeds van te voren aanwezige erfelijke afwijkingen van het gemiddelde type, want die mutaties moeten worden gedacht als meestal kleine en slechts sporadisch optredende afwijkingen in willekeurige richtingen.

Door deze en andere zulke tegenstrijdigheden heeft na Darwin's dood zijn Selectiehypothese veel aan gezag verloren, terwijl de Afstammingstheorie als zodanig onaangetast bleef en algemeen werd aanvaard.

Sedert de laatste decennia is er een streven waar te nemen tot eerherstel van Darwin's Selectietheorie.

Voor al in Engeland en Amerika spreekt men tegenwoordig graag van Neodarwinisme en bedoelt dan met die term een vernieuwde versie van Darwin's Selectieleer, waardoor die tot hernieuwde geldigheid zou zijn gebracht.

De vernieuwing omvat enerzijds het er in verwerken van de Mutatieleer in de geconsolideerde vorm, die deze theorie heeft gekregen na de herontdekking van Mendel's wetten en de daarop gevolgde precisering van de inzichten op erfelijkheidsgebied; maar anderzijds heeft het Neodarwinisme de steun gekregen van uit-

gebreed laboratorium- en veldonderzoek van gevallen, waarbij de betekenis van selectie voor de soortvorming empirisch kon worden geanalyseerd.

Onder dit hoofd „experimenteel selectie-onderzoek” kunnen we desgewenst rekenen bepaalde kweekproeven met gemengde populaties van Bananevliegjes (*Drosophila*), zelfs de studies van Cleland en anderen over de oostwaartse uitbreiding in Noord-Amerika van *Oenothera*-soorten (Teunisbloemen) met bijzondere complexe constitutie van erfelijke eigenschappen.

Meer rechtstreeks vergelijkbaar met Darwin's eigen werk is de studie van het interessante verschijnsel van „industrie-melanism” bij diverse vlindersoorten.

Het eerst en het best bestudeerd is dit in Engeland bij de Peper-en-zoutvlinder, *Biston (Amphidasis) betularia*, zo genoemd wegens de witte kleur besprenkeld met zwarte vlekjes. Van deze soort is ca. 1860 een bijna effen zwarte variatie opgetreden in de industriegebieden van Engeland. Die was eerst heel zeldzaam, maar sedertdien is deze melanistische vorm in de buurt van de grote industriesteden steeds algemener geworden.

Alleen in die streken van Engeland en elders, waar de boomstammen nog met korstmossen begroeid zijn en niet door fabrieksrook en roet kaal en zwart geworden, is de oorspronkelijke lichtgekleurde vorm nog algemeen.

Grootscheeps onderzoek vooral van de zoölogen uit Oxford heeft duidelijk aangetoond, dat deze verschuiving, waarbij de zwarte vorm intussen ook nog aanmerkelijk donkerder is geworden, zich voltrekt onder invloed van selectie door insektenetende vogels, die de lichte vorm in de streek met zwarte stammen grondig decimeren, terwijl in de kortmosrijke schone bossen de witte

vlinders door hun schutkleur effectief beschermd bleken te zijn.



Fig. 2. Twee Citroenvlinders op een takje van Sporkehout. Tekening van E. Heimans

Prof. Tinbergen, die zelf actief meewerkt aan dit onderzoek, heeft ons er een actueel ooggetuigeverslag van gegeven in De Levende Natuur van april 1956.

Bij talloze insekesoorten komen dergelijke kleurpatronen voor, of ook gedaanten, zoals die van spanrupsen, welke steeds worden geïnterpreteerd als beschermende aanpassingen, zonder dat door onderzoek is komen vast te staan, dat ze werkelijk als bescherming functioneren, nog minder dat ze door selectie zouden zijn tot stand gekomen.

Een bijzonder mooi voorbeeld, bij onze Nederlandse natuurliefhebbers niet eens algemeen bekend, is dat van de gewone Citroenvlinder.

Al in de eerste jaargang van De Levende Natuur, nu reeds 63 jaar geleden, en nadien nog weer in het boekje In het Bos,

heeft mijn vader verteld en getekend hoe prachtig rups en vlinder zich verstoppen op hun voederplant *Rhamnus frangula* (*Frangula alnus*), het Sporkehout (of Vuilboom).

De jonge rupsjes zijn op de vuilboombladen werkelijk onvindbaar, behalve voor degene, die weet, hoe hij ze zoeken moet: op de middennerf van de jongste pas ontplooid blaadjes aan takjes, waarvan een volgend blaadje vraat vertoont.

Deze zomer heb ik nog eens zo'n rupsje mee naar huis genomen van een excursie naar Groesbeek, en daaraan merkwaardige dingen beleefd, waard hier te worden meegedeeld.

Na thuiskomst bleken er twee rupsjes te zijn meegekomen op het takje; geen van de excursionisten, die de mimicry van nabij bewonderden, had het tweede opgemerkt. Ze groeiden beide voorspoedig op, maar toen het ene aan verpoppen toe was, bleef het andere achter, en deed door z'n trage onregelmatige bewegingen vermoeden, dat het door een sluipwesp geïnfecteerd zou zijn. Het fraaie, zo bizar gevormde popje doet, zoals het daar in z'n spinselgordel achterover hangt, denken aan een vogelkopje met spitse snavel en zwarte oogvlek, en wekt daardoor ook het idee van een beschermende gelijkenis. Maar in z'n natuurlijke omgeving moet zich dat heel anders voordoen. Door kleur, plaats en houding schijnt het volkomen overeen te stemmen met een grillig aangevreten en verschrompeld *Frangula*-blad.

Van de Staf van het Entomologisch Museum in Amsterdam loopt het verhaal, dat deze mimicry zelfs hen nog wel fopt. Als men Citroenvlinders in groot aantal in het Insectarium kweekt en de popjes van de takken knipt, om ze goed uiteen te hangen, gebeurt het nogal eens, dat bij losknippen van één popje een ander er vlak naast

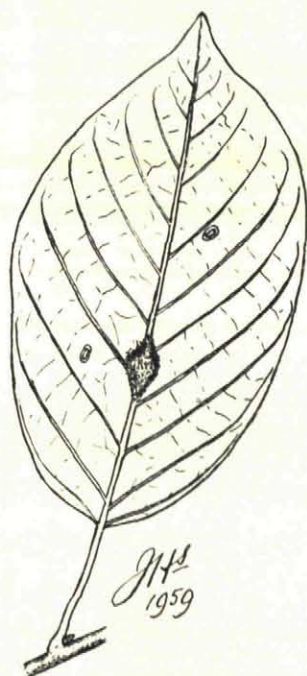


Fig. 3. Blad van Sporkehout met sluipwespcocon in gedaante van de roestzwam *Puccinia coronata*.

wordt aangezien voor een verschrompeld blad en mee stukgeknipt.

Als de vlinders zijn uitgekomen, vertonen die meteen hun verstoppingskunsten. In de rusthouding op het vuilboomtakje zijn ze in gedaante en houding — ook in de nervatuur van de vleugels — werkelijk aan een blad gelijk, waarbij ze, door de beide sprieten samen tegen de tak te steunen, precies de bladsteel nabootsen. Het oranje vlekje midden op iedere vleugel wordt gezegd een op deze bladen voorkomende roestzwam te imiteren; maar in de rusthouding lijkt het veel meer op een klein rond gaatje met een bruine rand, zoals de omgevende oud geworden bladen die ook vaak vertonen.

Dit is alles wel bekend, maar geeft ons bij het waarnemen toch iedere keer opnieuw de sensatie een natuurwonder te beleven. Een grotere verrassing bracht de geïnfecteerde rups. Terwijl de andere zich verpopte, werd deze steeds trager in z'n bewegingen, tot we hem aantreffen nog langzaam bewegend met een groot wijd open maar vrij ondiep gat in de rugkant. Daaruit moest een sluipwesp- of sluipvliegjarve gekomen zijn. Die vonden we niet, maar wel een grote oranje roestzwamvlek op de middennerf van het blad er naast. Pas bij nauwkeurig toezien met een loep blijkt, dat dit niet is een aecidiosporenlichaam van de Sporkehout-roestzwam *Puccinia coronata*,

maar de spinselcocon van een sluipwesp. De gelijkenis met deze in sommige streken op *Frangula* veel voorkomende roestzwam is zo volkomen, in kleur, in vorm, in consistentie en in de plaats midden op de hoofd-nerf, dat zelfs een mycoloog er in zou kunnen lopen.

Of dit verrassende geval niet allang eerder is opgemerkt en beschreven, weet ik niet. Geïnfecteerde citroenvlinderrupsen schijnen, althans in Nederland, weinig voor te komen. Toch zijn er een tiental sluipwespen van bekend. De onze zal vermoedelijk *Apanteles gonepterygis* zijn, een verwant dus van de bekendste van alle sluipwespen nl. die welke de koolwitjesrupsen decimeert; maar deze maakt anders gevormde, kleinere, bleker geel gekleurde coconnetjes, die in groot aantal bijeen zitten op de afgestorven rups.

We mogen natuurlijk niet zonder meer aannemen, dat zo'n gelijkenis op vogels of andere vijanden net zo werkt als op ons menselijk oog; maar uit analogie met andere voorbeelden lijkt het niet al te gewaagd zo iets te veronderstellen.

In elk geval leveren aldus onze Citroenvlinders niet alleen in al hun gedaanten van ei, rups, pop en vlinder, maar ook zelfs in hun sluipwesp-vijand een frappante bijdrage, die stimuleert tot natuurwetenschappelijk onderzoek en natuurbeschouwing in Darwin's geest.

Abnormaliteiten bij *Parnassia palustris*

CH. H. ANDREAS.

Het is niet altijd gemakkelijk, ook betreffende het plantenrijk niet, te zeggen wat normaal en wat abnormaal is. Gaan wij echter van de stelling uit dat de toestand, zoals die in een soort bij de overgrote meerderheid van exemplaren voorkomt, de

normale is, dan betekent dit voor *Parnassia*: een plant met een rozet van gesteelde bladen, 1 of meer 5-kantige bloemstelen, ieder met een zittend steelblad en 1 of meer grotendeels 5-tallige bloemen. Deze bloemen, die in de knoptoestand nog