



Universiteit
Leiden

The Netherlands

Het smalle pad. Beperkingen van individuen en de evolutie van levensgemeenschappen

Alphen, J.J.M. van

Citation

Alphen, J. J. M. van. (2000). *Het smalle pad. Beperkingen van individuen en de evolutie van levensgemeenschappen*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/5379>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Leiden University Non-exclusive license](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/5379>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Het smalle pad.

Beperkingen van individuen en de evolutie van levensgemeenschappen

Rede uitgesproken door

Jacques J.M. van Alphen

bij de aanvaarding van het ambt van gewoon hoogleraar in de Dierenecologie,
aan de Universiteit Leiden op vrijdag 27 oktober 2000.

Mijnheer de Rector magnificus, zeer gewaardeerde toehoorders,

Direct nadat Charles Darwin in “On the origin of species by natural selection” verklaart dat “soorten niet onafhankelijk geschapen zijn, maar dat ze afstammen van andere soorten”, vervolgt hij met de uitspraak “Desalniettemin is die conclusie niet bevredigend, voordat aangetoond kan worden hoe de talloze soorten die de aarde bevolken veranderd zijn op zo’n manier dat ze die perfectie van structuur en coadaptatie hebben verkregen die zo terecht onze bewondering afdwingt.....⁽¹⁾” Voor Darwin is het onderzoek naar het proces van natuurlijke selectie hét sluitstuk in de bewijsvoering in de evolutiebiologie. De vraag òf en hoe goed dieren zijn aangepast aan hun omgeving is het domein van de evolutionaire ecologie. Adaptaties aan abiotische (dus de niet-levende) omgevingsfactoren zijn meestal niet zo moeilijk aan te tonen. Organismen moeten zich daarnaast ook steeds aanpassen aan andere, zelf ook veranderende organismen om te kunnen voortbestaan. Ze zijn in een continue wapenwedloop met elkaar verwickeld. De interacties met soortgenoten, concurrenten, roofvijanden, parasieten en ziekteverwekkers vormen een belangrijke motor achter evolutionaire veranderingen.

De studie van die interacties heeft daarom een hoge prioriteit. Als modelsysteem om interacties te bestuderen hebben we de relatie tussen sluipwespen en hun gastheren gekozen.

Interacties tussen organismen

Een jaar na het verschijnen van “On the origin of species” schrijft Charles Darwin aan de Amerikaanse plantkundige Asa Gray.

„Ik kan mijzelf er niet van overtuigen dat een weldoende en almachtige god sluipwespen zou hebben geschapen met de opzettelijke intentie om deze levende rupsen van binnenuit op te laten eten.“⁽²⁾ Iedereen die wel eens gezien heeft hoe de volgroeide larven van de sluipwesp *Cotesia glomeratus* door de huid van een nog levende rups van het koolwitje naar buiten kruipen, zal het met Darwin eens zijn, dat niet alle aspecten van de levensloop van sluipwespen een esthetisch genoegen zijn om waar te nemen. Wat brengt een onderzoeker ertoe om zulke organismen te bestuderen? Darwin’s esthetische argument tegen de schepping als oorsprong van het leven speelt daarin geen rol. Sluipwespen en hun gastheren vormen een ideaal object om te onderzoeken hoe de bovengenoemde wapenwedloop geleid heeft tot aanpassingen en hoe het proces van evolutie door natuurlijke selectie werkt. Dat is zo, omdat alles in het larvale leven van een sluipwesp te maken heeft met interacties met andere organismen en alles in het volwassen leven direct te maken heeft met reproductief succes: een pas uit de pop gekomen sluipwesp staat voor een immense taak. Ze moet gedurende haar korte leven zorgen voor zoveel mogelijk kinderen en dat betekent dat ze op straffe van een lagere fitness zo efficiënt mogelijk moet zoeken naar plekken waar ze gastheren kan vinden, de gevonden plekken zo snel mogelijk doorzoeken en gevonden gastheren

beoordelen op geschiktheid voor haar kinderen. Iedere vergissing wordt gestraft met minder nakomelingen.

De meeste soorten zijn erg klein, een reden om ze makkelijk over het hoofd te zien, maar geen reden om het anoniem-gebleven 19de-eeuwse lid van de Royal Society gelijk te geven die weigerde een tentoongestelde sluipwesp te bekijken met als reden dat deze "te klein [was] om belangrijk te zijn". Ze zijn wel klein, maar er zijn er erg veel van en ze zijn dan ook van groot belang voor de meeste ecosystemen op aarde. De meest recente schattingen van het aantal soorten op aarde noemen 2 miljoen. Daarmee zijn sluipwespen waarschijnlijk nog soortenrijker dan de kevers, waarvan Haldane wegens hun soortenrijkdom veronderstelde dat God er een buitengewone liefde voor had.

Sluipwespen zijn ook van direct economisch belang in agro-ecosystemen en in de bosbouw. Veel soorten zijn in staat om de populatiegroei van hun gastheren te beperken. Zonder sluipwespen zouden planten vaker worden kaalgegeten en zou de diversiteit van plantenetende insecten kleiner zijn, want sluipwespen verminderen de concurrentie om voedsel tussen verschillende soorten herbivoren, waardoor er meer herbivoren kunnen samenleven. Er zijn veel voorbeelden van herbivore insecten die aan de aantalsbeperking door sluipwespen ontsnapten, wanneer ze per ongeluk naar een ander continent werden verscheept. De insectenplagen die daarvan het gevolg waren, hebben immense economische schade veroorzaakt. Meestal kon door het importeren van sluipwespen en andere natuurlijke vijanden uit het land van oorsprong de plaag weer worden bedwongen. Het bestrijden van plagen met natuurlijke vijanden staat bekend als biologische bestrijding. Een deel van het onderzoek in de sectie heeft betrekking op de bestrijding van insectenplagen,

Ik wil u in het volgende deel van mijn betoog deelgenoot maken van het spannende proces dat onderzoek doen is. Dat doe ik door resultaten te bespreken van eerder onderzoek aan sluipwespen. Daarna wil u laten zien wat we in de toekomst voor onderzoek willen doen.

Zoekgedrag

Natuurlijke selectie bevoordeelt dié sluipwespen die het zoeken naar gastheren en het parasiteren ervan met de grootste efficiëntie uitvoeren, want die produceren de meeste nakomelingen. Deze deductie leidt tot twee verschillende vragen: hoe vinden en beoordelen sluipwespen hun gastheren? En: leidt dat inderdaad tot de grootste mogelijke efficiëntie? De eerste vraagstelling is een causale en vraagt naar het mechanisme waarmee een sluipwesp haar gastheren opspoorde, de tweede een functionele. Ze zijn beide van belang. Met deze vragen kan de ecologische detective aan het werk.

Omdat de waardplant van een gastheer vaak niet van een afstand kan worden gezien is het waarschijnlijk dat sluipwespen die planten vinden op de geur.

In een windtunnel, of een olfactometer (een "geurmeter") kan de reactie van een sluipwesp op geuren worden onderzocht. Zo hebben we kunnen aantonen dat de sluipwesp *Apoanagyrus lopezi*, zo effectief is in de biologische bestrijding van de cas-

savewolluis door het vermogen van deze wesp om gedurende het regenseizoen, als gastheren heel zeldzaam zijn, in een cassaveveld de enkele met wolluizen besmette planten te vinden³⁾. De sluipwespen doen dit door te reageren op een geurstof die alleen door besmette planten wordt afgegeven, maar niet door onbesmette planten. Een ander voorbeeld: de sluipwespen die hun eieren leggen in de larfjes van fruitvliegen worden aangetrokken door de geur van gistend fruit. Ze blijken daarnaast ook te reageren op een lokstof waarmee de fruitvliegjes onderling communiceren en kunnen ook ruiken of er larfjes aanwezig zijn.

Als sluipwespen eenmaal zijn aangekomen in de gastheerhabitat spelen nieuwe chemische prikkels een rol. Ze reageren op stoffen die afgescheiden worden door de gastheren om het gebied waarbinnen ze zoeken te beperken. Deze stoffen zijn of afvalproducten of signaalstoffen die een functie hebben in de communicatie tussen de gastheren onderling. De fruitvliegparasieten blijken bovendien in staat te zijn de concentratie van zulke stoffen te meten en daarmee het aantal verwachte gastheren te schatten. Omdat de afgescheiden stoffen soortspecifiek zijn, krijgen ze ook nog informatie over welke soort fruitvliegjes aanwezig zijn. Dat laatste is belangrijk omdat niet iedere gastheersoort dezelfde kans op sluipwespnaakomelingen blijkt te geven. Op de tip van de legbuis van een sluipwesp zitten smaakorgaantjes. Als ze de legbuis in een gastheer steken, kunnen ze hiermee het bloed van de gastheer proeven. Ook dit verschaft informatie over om welke soort gastheer het gaat. Als de sluipwesp een ei legt, voegt ze meestal ook een merkstof toe, die haar in staat stelt om, met hulp van de eerder genoemde orgaantjes op de legbuis de gastheer te herkennen als al geparasiteerd. Hierdoor kan ze concurrentie tussen haar kinderen voorkomen en krijgt ze informatie over de verhouding tussen al en nog niet geparasiteerde gastheren. Vaak is de merkstof die ze gebruikt individuspecifiek. Hierdoor kan ze onderscheid maken tussen gastheren waarin ze zelf een ei heeft gelegd en gastheren die door concurrenten zijn belegd. Sluipwespen blijken ook in staat te zijn de grootte van hun gastheren te bepalen. Dat laatste is belangrijk als die gastheren na parasitering niet meer groeien. Sluipwespvrouwen zijn “baas in eigen buik”. Ze kunnen zelf bepalen of ze een gastheer gebruiken voor een zoon, dan wel een dochter. Omdat groot zijn vooral voor dochters van belang is, gebruiken ze bij voorkeur de grotere gastheren voor dochters, en de kleinere voor zonen.

Terwijl sluipwespen naar gastheren zoeken blijken ze zelf een geurstof te produceren. Hierdoor kunnen potentiële concurrenten al van een afstand ruiken dat de plek wordt geëxploiteerd. Minder goede concurrenten reageren erop door de plek te vermijden en elders te gaan zoeken.

Het causale gedragsonderzoek leert ons dus dat sluipwespen, ondanks hun korte levensduur snel gedetailleerde informatie kunnen vergaren over waar ze gastheren kunnen vinden, wat de kwaliteit van die gastheren is, en hoe het staat met de activiteit van concurrenten. Toch geeft dit causale onderzoek geen volledig antwoord op de vraag naar hoe goed ze zijn aangepast. Daarvoor is een combinatie nodig van onderzoek naar causale en functionele vragen.

Vergelijkend onderzoek

In het onderzoek met een functionele vraagstelling zijn er in principe twee methoden van onderzoek: de eerste is de vergelijkende methode, waarin op basis van een reconstructie van de evolutionaire stamboom van verwante soorten en kennis van de omgeving waarin soorten leven vastgesteld kan worden of een bepaalde eigenschap een aanpassing is aan een nieuwe leefomgeving. Ik wil hier vooral spreken over de tweede onderzoeksmethode.

Optimaliteitsbenadering

De tweede methode is die waarin je gebruik maakt van een voorspellend evolutionair model. Zo'n model kan een optimalisatiemodel zijn, al of niet gebaseerd op speltheorie, maar het kan ook een model zijn dat is gebaseerd op genetische algoritmen, een populatiegenetisch model, of een neuraal-netwerkmodel. De modellen dienen om uit te rekenen welke eigenschappen in een bepaalde situatie de hoogste fitness opleveren en om vast te stellen of een nieuwe eigenschap kan binnendringen in een populatie.

Op basis van zulke modellen kunnen de beste aanpassingen worden voorspeld. Daarmee hebben we een maatlat die we naast de uitkomsten van experimenten of naast in het veld verzamelde data kunnen leggen.

Als voorbeeld bespreek ik hier het probleem uit de gedragsecologie: hoe lang een dier op een plekje moet blijven zoeken. Ik beperk me gemakshalve tot sluipwespen. Een sluipwesp die zoekt op een plekje met gastheren krijgt te maken met de wet van de verminderde mééropbrengsten. Hoe langer het dier blijft zoeken, hoe minder nog ongeparasiteerde gastheren overblijven, en hoe langer het zal duren tot de volgende ongeparasiteerde gastheer is gevonden. Een klassiek wiskundig model van Rick Charnov⁽⁴⁾ voorspelt dat de wesp moet vertrekken als de opbrengst in het plekje, gemeten in de snelheid waarmee deze nakomelingen produceert, is gedaald tot een waarde gelijk aan de gemiddelde snelheid waarmee de wesp elders in de habitat nakomelingen kan krijgen. Het model voorspelt onder meer, dat sluipwespen kort moeten blijven op plekken met weinig gastheren, en lang op plekken met veel gastheren, iets dat u waarschijnlijk intuïtief al vermoedde. Een aanname in het model is dat de sluipwesp precies weet wat die gemiddelde snelheid is. Die alwetendheid is natuurlijk geen realistische aanname, maar we zullen zien dat ze zich voor een deel aan de beperking van hun kennis kunnen onttrekken, zolang het gedragsmechanisme dat ze gebruiken maar leidt tot hetzelfde resultaat als voorspeld wordt door het functionele model. Waage⁽⁵⁾ onderzocht het gedragsmechanisme waarmee de sluipwesp *Venturia canescens* bepaalt hoe lang ze op een plekje moet zoeken. De concentratie van een door de gastheren achtergelaten stof bepaalt in eerste instantie hoe lang de wesp blijft zoeken. Hoe hoger de concentratie van die stof, hoe langer de wesp blijft. Hoe langer de wesp op een plekje gezocht heeft, hoe groter de kans dat ze zal vertrekken. Als ze een gastheer vindt en een ei legt, dan neemt de kans dat ze zal vertrekken plotseling af. Dit herhaalt zich met iedere gevonden gastheer. Het resultaat van zo'n mechanisme is dat ze op plekken zonder, of met

maar weinig gastheren kort zal blijven, en langer op plekken met veel gastheren. Samen met collega's van de sectie theoretische biologie⁽⁶⁾ hebben we kunnen aantonen dat bij de larvenparasieten van fruitvliegjes het mechanisme dat door Waage is beschreven inderdaad gebruikt wordt. Waage's model geeft resultaten die goed overeenkomen met die van het functionele model van Charnov. Natuurlijke selectie heeft bij deze sluipwespen kennelijk geleid tot responsen die resulteren in een zo'n efficiënt mogelijke verdeling van zoektijd over plekken. Daarmee is een belangrijk probleem opgelost: sluipwespen hoeven niet alwetend te zijn.

Het model van Charnov geldt voor een habitat dat is opgedeeld in plekkjes die onderling sterk variëren in het aantal gastheren dat ze herbergen, maar niet in andere situaties.

Een toevallige veldwaarneming van de sluipwesp waaraan Waage zijn model toetste leidde daarbij tot een verrassende ontdekking. Tijdens een vakantie in Griekenland zag ik een vrouwtje van *Venturia canescens* die probeerde om een de rups van een meelmot te parasiteren. Deze probeerde zich tevergeefs te verbergen onder haar voedsel, een op de grond gevallen, verdroogde vijg. De wesp vertrok onmiddellijk na erin geslaagd te zijn een ei in de rups te leggen. Waage's model voorspelt juist dat de wesp na een geslaagde parasitering zou moeten dóórzoeken. Om te onderzoeken of de fout bij de wesp, dan wel bij Waage's interpretatie van zijn experimentele data lag, besloot ik om te onderzoeken hoe de rupsen over de vijgen waren verdeeld. Het bleek dat er nooit meer dan één rups onder een vijg te vinden was, met een uitzondering van één vijg met twee rupsen.

De theoreticus Iwasa⁽⁷⁾ had al eerder laten zien dat bij een uniforme of lukrake verdeling van gastheren over plekkjes, de beste strategie is om te vertrekken zodra het verwachte aantal gastheren is gevonden, terwijl het eerder besproken mechanisme in het model van Waage alleen gunstig is als het aantal gastheren per plekje erg varieert en er plekkjes zijn met veel gastheren. Bij een verwachting van één gastheer per plek is het dus het beste om te vertrekken zodra deze gastheer is geparasiteerd. Om dat te concluderen hebben we trouwens geen wiskundige modellen nodig. Deze waarneming leidde tot uitvoerig experimenteel en theoretisch onderzoek, samen met collega's uit Lyon. Verder veldonderzoek in zuid Frankrijk liet zien dat het aantal rupsen per plekje kan variëren tussen 1 en 4, en dat de sluipwesp niet altijd na één parasitering vertrekt, maar dat de kans op vertrek met iedere parasitering toeneemt (en niet afneemt, zoals in het door Waage voorgestelde mechanisme). Deze sluipwespen bepalen de verwachting van het aantal te vinden gastheren op een plekje aan de concentratie van de door de gastheren afgescheiden stof, en stellen die verwachting naar omlaag bij na iedere gevonden gastheer: ze gebruiken een aftelmechanisme⁽⁸⁾. We hebben nu dus nog betere evidentie voor de adaptieve waarde van de mechanismen waarmee sluipwespen bepalen hoe lang ergens te zoeken. Afhankelijk van de ruimtelijke verdeling van hun gastheren gebruiken sluipwespen kennelijk verschillende mechanismen en de verblijfstijden op plekken komen overeen met kwantitatieve voorspellingen van functionele modellen.

Ruimtelijke verdeling

Een beperking van de zojuist besproken modellen is dat ze het gedrag voorstellen van een enkele sluipwesp, en geen rekening houden met de aanwezigheid van concurrenten, terwijl sluipwespen in de natuur vaak in aanwezigheid van concurrenten naar gastheren moeten zoeken. Het eerder besproken “aftelmechanisme” voor de tijdsverdeling werkt bijvoorbeeld slecht, als dezelfde plek tegelijkertijd door concurrenten wordt doorzocht. Een ander probleem ontstaat door de wijze waarop veel soorten sluipwespen met elkaar concurreren. Ze leggen dan wél eieren in gastheren die al door concurrenten zijn belegd, maar de larven die uit beide eieren komen bevechten elkaar op leven en dood. Alleen de winnaar kan zich tot een nieuwe sluipwesp ontwikkelen. In aanwezigheid van een concurrent vertrekken verschaft aan de concurrent de mogelijkheid om eieren te leggen in de gastheren die eerder belegd zijn door de vertrokken wesp. Dat verkleint de overlevingskans van de nakomelingen van de vertrokken wesp. De beste strategie voor die wesp kan dan ook zijn om langer te blijven en zelf ook extra eieren in gastheren te leggen en zo te compenseren voor het verlies van nakomelingen dat ze anders zou lijden. Dit gedrag, dat superparasitisme heet, is door ons ook op de adaptieve waarde onderzocht. Uit de analyses blijkt dat, als gastheren schaars zijn en sluipwespen er om moeten concurreren, langer blijven en die tijd gebruiken voor superparasiteren tot de hoogste fitness leidt als vrouwtjes zich samen met concurrenten op plekje bevinden. En dat is precies wat sluipwespen doen, zowel in natuurlijke situaties, als in onze experimenten.

De grootste efficiëntie voor ieder individu en dus ook voor de hele parasietenpopulatie, zou worden bereikt als ze zich zo over de habitat zouden verdelen dat de verhouding tussen aanwezige sluipwespen en gastheren op ieder plekje gelijk was. In die situatie zou de concurrentie tussen de sluipwespen geminimaliseerd zijn. Superparasitisme is één van de redenen dat sluipwespen zich niet op zo'n ideale wijze over de habitat verdelen⁽⁹⁾. Andere redenen waarom dit in de natuur niet wordt gevonden zijn beperkingen in de kennis over de precieze verdeling van ongeparasiteerde gastheren en concurrenten over de habitat, over de verandering in de verdeling van ongeparasiteerde gastheren ten gevolge van de exploitatie van de habitat door andere sluipwespen en de tijd die verloren gaat met het zoeken van nieuwe plekjes. Deze beperkingen leiden ertoe dat ze niet in staat zijn om accurate kennis te vergaren over hun omgeving. Het gevolg is een geklonterde verdeling van sluipwespen over de habitat, met superparasitisme op plekken met veel sluipwespen, terwijl op plekken waar geen of weinig sluipwespen komen, gastheren kunnen ontsnappen aan parasitisme. Functionele modellen waarin rekening gehouden wordt met de beperkingen in de informatie die sluipwespen over hun omgeving hebben laten zien dat de in het veld meestal aangetroffen geklonterde verdeling over de habitat niet in strijd is met de hypothese dat natuurlijke selectie leidt tot zo efficiënt mogelijke reproductie. Gegeven die beperkingen doen ze het beste wat binnen hun mogelijkheden ligt.

Beperkingen

In de bespreking van de functionele modellen voor plektijdallocatie, ben ik er stilzwijgend vanuit gegaan dat tijd de beperkende factor is voor het aantal nakomelingen van een sluipwesp. In de hier besproken modellen is dat zelfs een expliciete aanname. Toch, zou het goed mogelijk zijn dat andere beperkingen een rol spelen. Waarom is bijvoorbeeld het aantal eieren dat een sluipwesp produceert niet beperkend voor het aantal nakomelingen? Of, waarom zou het een van de twee moeten zijn? Als natuurlijke selectie de eigenschappen van dieren werkelijk optimaliseert, waarom zou een sluipwesp dan niet precies zolang leven als nodig is voor het leggen van al haar eieren? Het is van belang om te weten welke beperking een rol speelt, omdat de voorspelling van het optimale gedrag ervan afhangt. Een sluipwesp die een gastheer vindt die maar een kleine kans op een nakomeling vertegenwoordigt, zou bij een beperkende eivoorraad de gastheer moeten afwijzen, maar bij tijdsbeperking de gastheer vaak wel moeten beleggen.

“*Reproductie is het begin van de dood*” zegt James Joyce in “A portrait of the artist as a young man”⁽¹⁰⁾ en de doodgraver in Bomans’ Erik of het klein Insectenboek zegt “*Ze denken wel dat ze leven, maar ze zijn alleen maar bezig dood te gaan*”⁽¹¹⁾. Er bestaat in de evolutionaire ecologie dan ook uitvoerige theorievorming over de effecten van de kosten van reproductie. De essentie daarvan is kort maar krachtig samengevat door Bill Hamilton met “*Leef nu, betaal later*”⁽¹²⁾. Een sluipwesp heeft een beperkte hoeveelheid voedsel om op te groeien: de gastheer waarin deze door haar moeder is geplaatst. De soorten die wij in het onderzoek gebruiken eten maar weinig als ze eenmaal volwassen zijn, en dat voedsel bestaat alleen uit koolhydraten. Daardoor bestaat er een lastig dilemma. De reservestoffen opgeslagen in het lichaam van de wesp kunnen worden gebruikt òf om eieren te maken òf om langer te leven. Meer eieren betekent korter leven, langer leven betekent minder eieren. Dit probleem werd met Franse elegantie door Geoffroy Saint Hilaire al in 1818 “*La loi de balancement*” genoemd, dus “*de wet van de evenwichtige verdeling*”⁽¹³⁾. Hoe lost de natuurlijke selectie dit dilemma op? We hebben eerst onderzocht of natuurlijke selectie effect heeft op die verdeling. Dat hebben we gedaan door de ei- en reservevoorraden van lipoproteïnen van Zuid Europese populaties van *Asobara tabida* te vergelijken met die uit noord Europa. In zuid Europa zijn gastheren talrijker en plekken met gastheren als regel veel makkelijker te vinden, omdat hun onderlinge afstand kleiner is in vergelijking met noord Europa. De voorspelling is dan dat natuurlijke selectie in zuid Europa leidt tot de evolutie van grotere eivoorraden en kleinere vetvoorraden dan in Noord Europa. De resultaten van het onderzoek kwamen overeen met de voorspellingen, en kunnen worden beschouwd als evidentie dat de ruimtelijke verdeling van gastheren een belangrijke selectiedruk uitoefent op de verdeling van reservestoffen tussen reproductie en levensduur⁽¹⁴⁾. Daarnaast bleek dat wespen uit beide populaties die een groot deel van hun eivoorraden hadden kunnen leggen, nieuwe eieren produceerden ten koste van hun voorraad aan lipoproteïnen. Bij deze soort kunnen

de vrouwtjes dus de verdeling van reservestoffen tussen reproductie en overleving nog aanpassen aan de omstandigheden die ze ervaren.

Een volgende stap in het onderzoek richtte zich op de vraag of levensduur (dus: tijd) of eivoorraad bij deze sluipwespen de beperkende factor is. Dit deden we door in het laboratorium te meten hoeveel lipoproteïnen en hoeveel eieren vrouwtjes van *Asobara tabida* ter beschikking hebben aan het begin van hun leven. Vervolgens lieten we een groot aantal met een verfstripje gemerkte wespen los in een natuurlijke omgeving. Door een aantal van deze wespen na een of twee dagen terug te vangen en hun voorraad aan lipoproteïnen te meten konden we uitrekenen hoeveel reservestoffen een wesp per dag in de natuur verbrandt. Tenslotte vingen we een groot aantal wespen uit een natuurlijke populatie, bepaalden hoeveel eieren zij al hadden gelegd, en hoeveel reservestoffen ze hadden verbrand. We konden door extrapolatie bepalen hoeveel eieren de wespen nog zouden hebben kunnen leggen voordat hun vetvoorraad zou zijn uitgeput, als we ze niet hadden gevangen. Het bleek dat de meeste wespen maar weinig eieren kunnen leggen tijdens hun leven. 85% zou gestorven zijn voordat ze al hun eieren hadden kunnen leggen, 15 % slechts zou de volledige eivoorraad hebben afgelegd⁽¹⁵⁾. Deze schattingen gaan ervan uit dat wespen alleen sterven door uitputting van hun vetvoorraden, en niet door roofdieren of slecht weer. In werkelijkheid zal dus het percentage wespen dat sterft zonder alle eieren te hebben gelegd nog groter zijn. De aanname dat sluipwespen tijdgelimiteerd zijn is dus voor deze soort zo gek nog niet, maar de resultaten roepen een nieuwe vraag op: Als meer dan 85% sterft voordat de eieren gelegd zijn, waarom leidt selectie dan niet tot een verschuiving in de verdeling, zodat de wespen minder eieren maken en langer leven?

Het antwoord op die vraag komt uit een modelstudie gedaan door sectiegenoten Jacintha Eilers, Jan Sevenster en Gerard Driessen⁽¹⁶⁾. Deze studie laat ook zien dat de tijdlimitatie niet een soortspecifieke eigenschap is van *Asobara tabida*, maar een algemeen verschijnsel bij veel sluipwespen en andere insecten. Het bleek dat vooral het feit dat gastheren in plekjes bij elkaar zitten belangrijk is. Dit leidt tot een grote variatie in het aantal gastheren dat individuele wespen vinden. Als het vinden van een gastheer meer reservestoffen kost dan het maken van een ei, leidt deze variatie tot de evolutie van tijdlimitatie. De reden daarvoor is dat de weinige wespen die er in zo'n omgeving in slagen al hun eieren te leggen een relatief grote bijdrage hebben aan de samenstelling van de populatie in de volgende generatie. Hoe meer eieren deze wespen hebben, hoe meer nakomelingen ze krijgen. Daardoor bevoordeelt de selectie het maken van meer eieren dan er gemiddeld in de populatie per wesp gelegd kunnen worden. De variatie in de ruimtelijke verdeling van gastheren is dus een belangrijke selectiedruk voor de evolutie van belangrijke levensloopkenmerken zoals vruchtbaarheid en levensduur. Ze leidt bovendien meestal tot tijdlimitatie bij de sluipwespen. Natuurlijke selectie leidt in dit geval dus niet tot de door Geoffroy Saint Hilaire gepostuleerde evenwichtige verdeling.

Gevolgen voor de populatiedynamica

Nu terug naar de ruimtelijke verdeling van sluipwespen. Een interessante consequentie van de geklonterde verdeling van de sluipwespen over de habitat is dat het risico voor een gastheer om door een sluipwesp gedood te worden niet op iedere plekje gelijk is. Populatiedynamische modellen met een ruimtelijke structuur laten zien dat variatie in de ruimtelijke verdeling van sluipwespen over de habitat leidt tot stabiele populatie-interacties. Doordat er altijd gastheren ontsnappen aan parasitering, kan de gastheerpopulatie niet uitsterven. Natuurlijke selectie op individuen beïnvloedt dus indirect de populatiedynamica. Het omgekeerde geldt ook, de populatiedynamica van een parasiet-gastheersysteem oefent weer selectie uit op gedrag en levensloop van sluipwesp en gastheer.

Levensgemeenschappen

Moeilijker is het om te voorspellen hoe levensgemeenschappen evolueren. Toch hebben we ook dat probleem met succes kunnen aanpakken. We doen dat onderzoek aan twee zeer verschillende systemen. Het ene betreft de gemeenschap van fruitvliegsoorten in het tropisch regenwoud in Panama het andere rotsbewonende vissen in het Afrikaanse Victoriameer.

Als voorbeeld bespreek ik hier het modelsysteem van de levensgemeenschap van Panamese fruitvliegjes: Meer dan 40 soorten leven op gistende vruchten op de bosbodem. Hoe is het mogelijk dat zoveel soorten, die allemaal aangewezen zijn op een beperkte hoeveelheid van hetzelfde voedsel, kunnen voortbestaan zonder dat de meer concurrentiekrachtige soorten de andere elimineren? Een belangrijk deel van de verklaring wordt gegeven door de ruimtelijke verdeling van de vliegen over vruchten, over vruchtdragende bomen en groepjes van zulke bomen in het bos. Bomen van een bepaalde soort zijn niet uniform over het bos verdeeld, de verspreiding ervan is enigszins geklonterd. Door toevalsverschillen in de aantallen per soort zullen op de ene plaats meer vliegen van een bepaalde soort zijn en op de andere plaats minder. Dat leidt tot een vermindering van de overlap in het voedselgebruik door de vliegen. Niet alle soorten fruitvliegjes leggen eieren in alle vruchten. Zulke verschillen in de verdeling van vliegsoorten herhalen zich op het niveau van groepjes bomen, dat van individuele bomen en individuele vruchten. Ze worden versterkt doordat vrouwtjes van dezelfde soort een geurstof afgeven waarmee ze elkaar aantrekken. Jan Sevenster kon op basis van de gemeten verdeling uitrekenen, dat de werkelijke overlap tussen soorten minder dan twee procent is. Gegeven die overlap kunnen zo 30 soorten coëxisteren zonder dat interspecifieke concurrentie leidt tot lokaal uitsterven van soorten. Dit is niet de volledige verklaring voor de grote soortenrijkdom. Een ander deel van de verklaring is dat er grote variatie is in de hoeveelheid vruchten in de loop van de seizoenen. Vooral in het droge seizoen zijn vruchten schaars, in de regentijd zijn er meestal veel. Grofweg kunnen soorten fruitvliegjes worden ingedeeld in twee typen. Soorten met een korte generatieduur en soorten met een lange generatieduur. Larven van soorten met een korte generatieduur zijn goede voedselconcur-

renten; ze eten sneller en krijgen daardoor meer van het voedsel in een concurrentiesituatie. Volwassen vliegen van de langzaam ontwikkelende soorten leven aanzienlijk langer en kunnen verder vliegen dan de soorten met een korte generatieduur. De goed concurrerende vliegen met een korte generatieduur hebben dus een voordeel in het regenseizoen als er veel gistende vruchten zijn, de soorten met een lange generatieduur een voordeel in het droge seizoen, als gistende vruchten schaars zijn. De variatie in het vruchtenaanbod in de tijd draagt derhalve bij aan de coëxistentie van soorten met verschillende generatieduur. De conclusie uit dit onderzoek is dat ruimtelijke én temporele heterogeniteit van de habitat een belangrijke rol speelt in het handhaven van de biodiversiteit. Coenraad Krijger heeft dit recentelijk verder onderzocht door zowel de diversiteit als de heterogeniteit te meten in primaire bossen, secundaire bossen en op plaatsen waar het bos was omgezet in landbouwgrond met aangeplante fruitbomen. Zowel de ruimtelijke heterogeniteit als de temporele heterogeniteit nemen af na menselijk ingrijpen in het tropisch bos. De diversiteit bleek af te nemen zoals voorspeld, en ook de verhouding tussen soorten met een korte en een lange ontwikkelingsduur.

Wij hebben nog niet volledig onderzocht wat er gebeurt met de diversiteit van sluipwespen van de Panamese fruitvliegjes. Wel weten we dat de grote verschillen in vruchtenaanbod tussen de regentijd en de droge tijd een belemmering vormen voor de groei van de sluipwesppopulaties. De fruitvliegjes hebben gemiddeld een vijf keer zo grote vruchtbaarheid en een tweemaal zo korte generatieduur als de sluipwespen. In tegenstelling tot de vliegenpopulaties die snel kunnen groeien als de hoeveelheid vruchten in het bos toeneemt, kunnen de sluipwespen de groei van de vliegenpopulaties niet bijhouden, en als het droge seizoen aanbreekt en de vruchten schaars worden hebben ze nog steeds bescheiden populaties die tijdens het droge seizoen sterk zullen afnemen. We verwachten, dat in gedegradeerde bossen en op landbouwgronden de kleinere variatie in de tijd zou kunnen resulteren in grotere populaties van enkele soorten sluipwespen, met name de generalistische soorten. We verwachten ook dat de afname van de ruimtelijke diversiteit zal leiden tot het verdwijnen van veel andere soorten sluipwespen, met name de meer gespecialiseerde soorten. Deze sluipwespen zijn als regel tijdsgelimiteerd zoals ik u eerder heb laten zien. Het valt te verwachten dat sommige soorten in een verarmde omgeving uit de boot zullen vallen, omdat hun beperkte leven gemiddeld genomen te kort is om in de verarmde omgeving genoeg gastheren te vinden voor de instandhouding van hun populaties. Het smalle pad van het voortbestaan loopt dan dood.

Ik heb u kennis laten maken met het ecologisch onderzoek door resultaten te bespreken van onderzoek aan één bepaald proefdiersysteem. De resultaten van dit onderzoek toetsen echter algemene theorieën in de dierenecologie.

De betekenis van ruimtelijke en temporele heterogeniteit voor de biodiversiteit is niet beperkt tot de tropen alleen en niet beperkt tot fruitvliegjes en sluipwespen. Vrijwel alle dieren ervaren ruimtelijke en temporele heterogeniteit in de verdeling

van hun voedsel en in de kans op predatie en parasitisme. Ik heb u enerzijds laten zien hoe de ruimtelijke en temporele structuur van de omgeving de evolutie van gedrag en levensloopeigenschappen bepaalt, anderzijds hoe beperkingen in fysiologie en gedrag van organismen hun ruimtelijke verdeling bepalen. Vervolgens heb ik u laten zien hoe de ruimtelijke en temporele verdeling van verschillende soorten de diversiteit van levensgemeenschappen bevordert. Een beter inzicht in de beperkingen die gedrag en fysiologie stellen aan de mogelijkheden van organismen om zich aan te passen aan veranderingen in temporele en spatiële verdeling van hun levensbehoefte is derhalve essentieel voor goed natuurbeheer en voor een verantwoorde ruimtelijke ordening. Veel landbouwplagen zijn een direct gevolg van de ruimtelijke en temporele veranderingen die de mens veroorzaakt door schaalvergroting en efficiëntieverhoging in de agro-ecosystemen.

De toekomst

Onze missie voor de komende jaren in het evolutionair-ecologisch onderzoek is om het inzicht in de rol van spatiële en temporele heterogeniteit als selectiedruk te vergroten en die kennis ten dienste te stellen van natuur- en faunabeheer en de plaagbestrijding in land- en tuinbouw. Als zodanig willen wij graag een bijdrage blijven leveren aan de oplossing van de grote ecologische crisis waarin onze wereld zich bevindt. Het is te verwachten dat de helft van het aantal bestaande soorten op aarde over enkele honderden jaren zal zijn uitgestorven ten gevolge van menselijke activiteit. Het is nog niet te laat om bij te sturen en de schade zoveel mogelijk te beperken.

Moleculaire genetica en ecologie

Het onderzoek aan sluipwespen heeft in de laatste decennia een belangrijke bijdrage geleverd aan de ontwikkelingen in de evolutionaire ecologie. In de jonge jaren van de evolutionaire ecologie was genetische informatie over de eigenschappen die werden onderzocht vaak niet beschikbaar, vooral als het kwantitatieve eigenschappen betrof. De nu beschikbare moleculaire technieken maken het beter mogelijk om de evolutie van ecologisch belangrijke eigenschappen ook met behulp van populatiegenetische modellen te onderzoeken. Daardoor krijgen we nu snel beter inzicht in genetische beperkingen. Als voorbeeld noem ik de genetische basis van geslachtsdeterminatie. Het illustreert opnieuw hoe belangrijk de ruimtelijke verdeling van gastheren is voor de evolutie van levensloopeigenschappen. Het best bekende systeem bij sluipwespen is dat waarbij verschillende varianten van een enkel gen betrokken zijn. Onbevuchte eieren, die maar één set chromosomen hebben, en dus maar één variant van het gen, worden mannetjes. Bevruchte eieren worden vrouwtjes als ze twee verschillende varianten van het gen hebben, maar mannetjes als ze indentieke kopieën van het gen dragen. Door inteelt wordt de kans op indentieke kopieën van het gen groter, en daardoor op de productie van steriele diploide mannetjes. Daardoor functioneert het

één -gen systeem voor geslachtsbepaling alleen goed in grote populaties waarbinnen de kans op homozygotie van het gen verwaarloosbaar klein is. De ruimtelijke verdeling van sluipwespen, in lokale kleine populaties voldoet vaak niet aan die eis. In die situaties hebben sluipwespen een ander, nog onbekende erfelijke basis voor de geslachtsbepaling. In de sectie wordt aan dat probleem gewerkt door Leo Beukeboom.

Bij de bespreking van het gedragsecologische onderzoek ben ik er vanuit gegaan dat natuurlijke selectie aangrijpt op individuen. Meestal is dat uitgangspunt gerechtvaardigd. Maar door het beschikbaar komen van moleculaire technieken is gebleken dat sommige levensloopeigenschappen van sluipwespen niet gecodeerd zijn in de genen van de sluipwesp zelf, maar in stukjes parasitair DNA, zogenaamde zelfzuchtige genen. Ook blijken sommige eigenschappen van sluipwespen gecodeerd te zijn in het genoom van parasitaire of symbiotische micro-organismen. Vaak bestaat er een genetisch conflict tussen de kerngenen en die van de binnengedrongen parasiet. Als dat conflict gewonnen is door de indringer, kunnen eigenschappen als het geslacht van de sluipwesp en de wijze van reproductie niet verklaard worden als aanpassingen van de sluipwesp. De evolutie van dit soort eigenschappen is een boeiend terrein, omdat de parasiet toch vaak afhankelijk is van de overleving en/of het reproductief succes van de drager. We doen in samenwerking met de sectie evolutiebiologie en de Landbouwuniversiteit onderzoek naar de ruimtelijke verspreiding van sluipwespen waarvan de levensloopeigenschappen door een micro-organisme worden gemanipuleerd. De vraagstelling daarbij is wat voor effect dit heeft op de genetische structuur van de sluipwesp populaties.

Een groot voordeel van fruitvliegjes en hun sluipwespen als modelsysteem is dat de volledige sequentie van het genoom van *Drosophila melanogaster* nu bekend is en dat er een DNA-chip voor dit genoom op de markt is. Daarmee is dit systeem een van de weinige waar aan de voorwaarden is voldaan om onderzoek te doen aan de hele keten, van de codering van de erfelijke eigenschappen op DNA-niveau tot aan de selectie op de fenotypische eigenschappen in natuurlijke levensgemeenschappen. In dit opzicht is het *Drosophila*-model superieur aan andere modelsystemen zoals bijvoorbeeld de rondworm *Caenorhabditis elegans*, of gisten en bacteriën waaraan ecologische studies zeer moeilijk zijn uit te voeren.

Ik kom nog even terug op het citaat van Darwin aan het begin van mijn betoog, waarin die stelt dat de diversiteit op aarde alleen bevredigend kan worden begrepen als “aangetoond kan worden hoe de talloze soorten de perfectie van structuur en co-adaptatie hebben verkregen”. Zijn uitspraak is nog steeds actueel, maar in tegenstelling tot in Darwin's tijd hebben we nu ook de mogelijkheid om ook de erfelijke basis van ecologisch belangrijke eigenschappen te bestuderen. Onderzoek naar de erfelijke code en de expressie ervan binnen een organisme kunnen nu gepaard worden aan onderzoek naar hoe eigenschappen onder selectie staan in verschillende omgevingen. Gedrags- en levensloopeigenschappen zijn dan voor de ecoloog de meest relevante eigenschappen om te bestuderen. Als ideaal onderzoeksprogramma zie ik daarom een combinatie van onderzoek naar de erfelijke basis van gedrags- en levensloopeigen-

schappen gecombineerd met ecologisch onderzoek naar hoe sterfterisico en voortplantingsmogelijkheden variëren in ruimte en tijd in verschillende omgevingen.

Door ook onderzoek aan vissen te doen hebben we de praktische mogelijkheid om direct samen te werken met de organismale secties binnen ons instituut. Ik verheug me op de verdere uitbouw van die samenwerking, met name die met de gedragsbiologie en de zojuist gestarte groep evolutionaire ontwikkelingsbiologie.

Het vissenonderzoek heeft mede geleid tot directe samenwerking met de Groningse gedragsbiologen. Daarnaast zullen we samen met de Groningse ecologen ook gaan samenwerken aan insecten.

Gegeven de immense ecologische problemen waarmee de mens zich geconfronteerd ziet, en de zekerheid dat deze problemen bij een verdere groei van het aantal mensen op aarde alleen maar groter zullen worden is een grotere investering in evolutionair ecologisch onderzoek geen overbodige luxe. Een reden waarom investeringen in ecologisch onderzoek achter blijven is dat ecologische kennis is vaak niet patenteerbaar is, omdat het om al bestaande organismen gaat.

Om met onze eredoctor Komrij te verzuchten: „*Alsof je bankpapier op brood kunt smeren*“⁽¹⁷⁾!

Dat wil niet zeggen dat zulk onderzoek weinig economische waarde heeft. Als voorbeeld noem ik het onderzoek naar de biologische bestrijding van de cassavewolluis waarin wij betrokken waren. Het totale project kostte meer dan 30 miljoen dollar. Toch was de beperking van de economische schade zodanig groot dat al na 6 jaar voor iedere geïnvesteerde dollar er 181 waren terugverdiend!

“*Bewondering voor de perfecte structuur en co-adaptatie aan de talloze soorten die de aarde bevolken*”⁽¹⁾ blijft voor mij een sterke drijfveer, zoals het ook voor Darwin was. Ik zou met Bill Hamilton kunnen zeggen: “*Ik ben een kind van het aflopende tijdperk van de Romantiek, en als zodanig hunker ik naar wonderen*”⁽¹²⁾, Het evolutionair ecologisch onderzoek biedt dagelijks de kans om wonderen te ontdekken, “*het onverwachte gebeurt altijd*”, om met een citaat van Haldane te eindigen⁽¹⁸⁾.

Onderwijs

Tot slot enkele woorden over het onderwijs. Een goede ecooloog is een duizendpoot. Hij/zij heeft niet alleen een goede kennis van diversiteit in natuurlijke ecosystemen, maar heeft ook overzicht over de rijke en gevarieerde theorie. Hij/zij heeft een goede mathematische kennis en beheerst geavanceerde statistische technieken. In zijn/haar onderzoek gebruikt hij genetische, biochemische, fysiologische, functionele morfologische, ethologische, en fylogenetische data. De training van deze duizendpoten kan niet alleen plaats vinden binnen de onderzoeksgroepen in het vak, maar is vooral de taak van de onderzoekschool Functionele Ecologie. Deze vervult als zodanig een essentiële rol in de kwaliteitsbewaking van het evolutionair ecologisch onderzoek in Nederland. Als voorzitter van deze school wil ik me graag inzetten voor de verdere ontwikkeling van het aio-onderwijs in de ecologie.

Het nieuwe curriculum van de biologie verschaft niet alleen het broodnodige volume om biologiestudenten een bredere theoretische basis te geven. Het verschaft de studenten ook de vrijheid om een op de eigen maat gesneden specialisatie te volgen. Ik beschouw het verdwijnen van de kunstmatige grenzen in de opleiding tussen moleculaire, organismale en populatiebiologie als een groot winstpunt. Ik verheug me erop de evolutionaire ecologie te kunnen onderwijzen aan een meer gevarieerde groep van studenten.

Aan het eind van mijn betoog, wil ik volgaarne mijn dank uitspreken voor het besluit tot benoeming als hoogleraar jegens het college van bestuur en het bestuur van de faculteit Wiskunde en Natuurwetenschappen en aan alle anderen die aan de totstandkoming van de benoeming hebben bijgedragen. In het bijzonder wil ik die collega's binnen het EEW bedanken die zich hebben ingezet om de leerstoel dierenecologie weer terug te krijgen. Met name wil ik Johanniek van der Molen, Evert Meelis en Eddy van der Meijden noemen die als dagelijks bestuur daarbij een beslissende rol hebben gespeeld.

Hooggeleerde Bakker, jou wil ik bedanken voor je inspirerende colleges, die een beslissende rol hebben gespeeld in mijn keuze voor het vak. Ik dank je ook voor de vrijheid die je me hebt gegeven om vorm te geven aan het onderzoek van de sectie.

Beste leden van de sectie dierenecologie,
Ik vind het een voorrecht deel uit te maken van een team, dat zich zo eendrachtig en met zulke hoge kwaliteitsnormen inzet voor onderzoek en onderwijs. Enkele mensen wil ik met name noemen: zonder Gé Boskamp en Kees Hofker zou de sectie niet kunnen draaien. Ik heb grote waardering voor jullie inzet, die met de groeiende werkdruk is meegegroeid. Zonder Gerdi Dijkstra, zou ik de strijd tegen de entropie verliezen.

Leden van de wetenschappelijke staf van het EEW,
Nieuwe ideeën ontstaan vaak tijdens discussies met collega's die vanuit hun specialisme net een andere kijk hebben op een probleem. Dat maakt ons instituut tot een heel stimulerende werkomgeving. Ik heb veel geleerd van de discussies en de samenwerking met de theoretici, de ethologen, de morfologen, de plantencologen en de evolutiebiologen. Ik hoop er nog veel meer van te leren.

Dames en Heren studenten,
Het zijn jullie kritische vragen die mij een scherper inzicht in de problemen verschaften. Ik hoop dat ik mijn enthousiasme voor dit vak op jullie kan overdragen.

Lieve Frietson,

Mede dank zij jou sta ik hier nu. Jij bent voor mij in Leiden gebleven, en dat heeft je wetenschappelijke carrière niet makkelijker gemaakt. Ik hoop dat die carrière van nu af soepel zal verlopen. Daar heb je gezien je grote internationale bekendheid alle recht op.

Ik heb gezegd

Referenties

- (1) Darwin, C. 1859. On the origin of species by natural selection. Murray, London.
- (2) Darwin, C. 1860. Letter to Asa Gray, May 22, 1860.
- (3) Alphen, J.J.M. van, P. Neuenschwander, M.J. van Dijken, W.N.O. Hammond & H.R. Herren, 1989. Insect invasions. The case of the Cassava Mealybug and its natural enemies evaluated. *The Entomologist* 108: 38-55
- (4) Charnov. E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129 - 136.
- (5) Waage, J.K. 1979. Foraging for patchily distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology* 48: 353 - 371.
- (6) Haccou, P., Vlas, S.J. de, Alphen, J.J.M. van & Visser, M.E., 1991. Information processing by foragers: effects of intra-patch experience on the leaving tendency of *Leptopilina heterotoma*. *Journal of Animal Ecology* 60: 93- 106.
- (7) Iwasa, Y., Higashi, W. & Yamamura, N. 1981. Prey distribution as factor determining the choice of optimal foraging strategy. *American Naturalist*. 117: 710 - 723.
- (8) Driessen, G., C. Bernstein, J.J.M van Alphen and A. Kacelnik (1995)). A count down mechanism for host search in the parasitoid *Venturia canescens*. *Journal of Animal Ecology*. 64: 117 - 125.
- (9) Visser, M.E., J.J.M. van Alphen and L. Hemerik, 1992. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ESS model. *Journal of Animal Ecology* 61: 93-101.
- (10) Joyce, J. 1916. A portrait of the artist as a young man. Heusch New York.
- (11) Bomans G. 1940. Erik of het klein insectenboek. Het Spectrum, Utrecht.
- (12) Hamilton W.D. 1995. Narrow roads of gene land Vol. 1 Evolution of social behaviour. Freeman and Company, New York.
- (13) Geoffroy Saint Hilaire, E. 1818. Philosophie Anatomique: des organes respiratoires sous le rapport de détermination et de l'identité de leurs pièces osseuses. Mequignon-Marvis, Paris.

- (14) Ellers, J. and J.J.M. van Alphen. 1997. Life history evolution in *Asobara tabida*: plasticity in allocation of fat reserves to survival and reproduction. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 771-785
- (15) Ellers, J. and J.J.M. van Alphen. 1998. A field study of size-fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida*. *Journal of Animal Ecology* 67: 318 – 324.
- (16) JG Sevenster, J Ellers, G Driessen 1998. An evolutionary argument for time limitation. *Evolution* 52: 1241-1244.
- (17) Komrij, G.,2000. Achterop:“De schoolverlater“ Leidraad, oktober 2000. P.20
- (18) Haldane, J.B.S.1985 On being the right size. Oxford.

