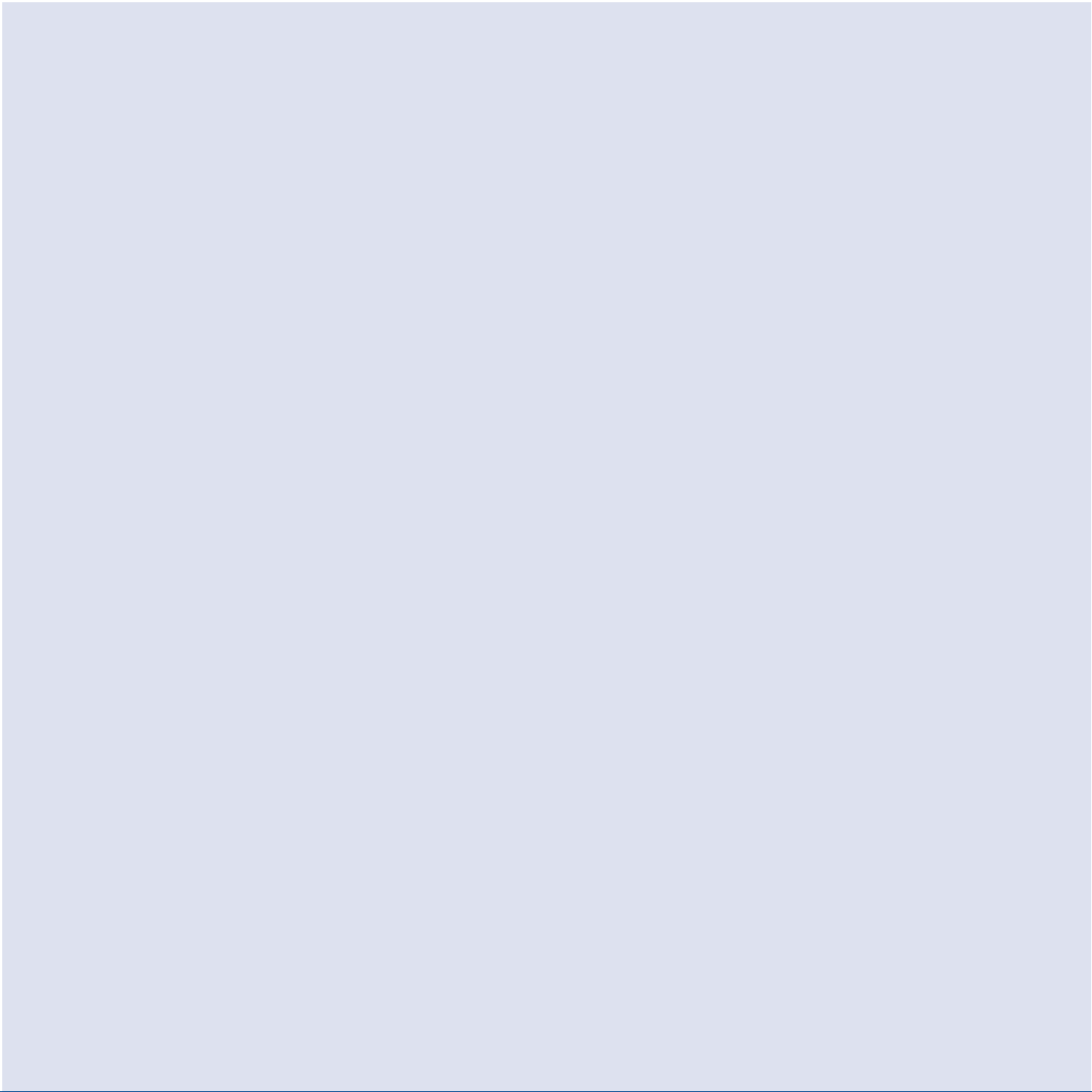


Peter C. van Welzen

# Voorkomen is beter dan verdwijnen



Universiteit Leiden



# Voorkomen is beter dan verdwijnen

Oratie uitgesproken door

Prof.dr. Peter C. van Welzen

bij de aanvaarding van het ambt van bijzonder hoogleraar in de  
Tropische Planten Biogeografie  
aan de Universiteit Leiden  
vanwege de Treub-maatschappij  
op maandag 19 januari 2009



Universiteit Leiden

*Mijnheer de Rector Magnificus, leden van het bestuur van de Treub-maatschappij, familie Ornstein, leden van het Curatorium van deze bijzondere leerstoel Tropische Plantenbiogeografie, zeer gewaardeerde toehoorders,*

## Inleiding

De oratie van vandaag is getiteld 'Voorkomen is beter dan verdwijnen'. Afhankelijk van de klemtoon op het woord voorkomen heeft de titel twee betekenissen, die allebei aan de beurt zullen komen. De oratie zal in eerste instantie gaan over het voorkomen van plantensoorten, ook wel aangeduid als hun verspreiding of hun areaal, of anders gezegd het gebied waarin een soort aanwezig is. Gezien de titel van de leerstoel zal ik grotendeels spreken over de verspreidingen van tropische planten. Ik zal het hebben over onderzoekthema's, methoden, ontwikkelingen, problemen, verklaringen en verwachtingen. Het is in de biologie gebruikelijk een model-organisme te kiezen waaraan allerlei facetten onderzocht worden. In deze oratie zal ik daar gebruik van maken om begrippen in het algemeen uit te leggen. Maar, u zult al snel merken dat ik mij er amper aan zal houden, want binnen de vergelijkende biologie, waartoe de biogeografie behoort, wordt naar algemene patronen gezocht, men beperkt zich dus niet tot een enkel model-organisme. Het model-organisme van deze middag is niet de zandraket, *Arabidopsis*, maar een plant die algemener is, *Bellis perennis*, de meeste van u kennen het als het Madeliefje. Niet tropisch, maar hopelijk bekend. Degene die in zijn jeugd nooit slingers of kettingen van het Madeliefje heeft gemaakt, is flink tekort gekomen. Ik zou zeggen probeert u het nog eens, binnen een paar maanden kan het weer, want het plantje bloeit van de vroege lente tot de late herfst. Het Madeliefje is een soort waarvan iedereen denkt dat hij overal voorkomt. Het maakt

niet uit of je hier in Leiden zit, Duitsland of Denemarken. Dat is niet zo, het Madeliefje is beperkt tot vrijwel geheel Europa, al is het nu ook geïntroduceerd in Noord Amerika. Het Madeliefje wordt bestoven door veel verschillende soorten insecten. De plant vormt als vruchten kleine nootjes. Bij de vergelijkbare Paardenbloem zitten daar mooie parapluutjes aan, waarmee het vruchtje door de wind verspreid kan worden, dit is niet het geval bij het Madeliefje. Zaadeters, kleine vogels vooral, zullen de zaden moeten opeten om ze te verspreiden. Gelukkig helpt u de verspreiding door gras te maaien en graszoden te verhandelen.

## Verspreidingen

Hoe komen we aan kennis over die verspreidingen? In Nederland kennen we de soorten goed en is er een netwerk van professionals en amateurs, voornamelijk ondergebracht in of geregisseerd door de stichting Floron, die het voorkomen van planten inventariseert en monitort, zelfs vaak tot op de vierkante kilometer. Voor tropische planten bestaat zo'n netwerk niet. Er zijn, ten eerste, duizenden soorten meer. In Nederland hebben we een kleine 1500 soorten zaadplanten en varens. In het Indonesisch gebied praten we over een geschatte 40.000 zaadplanten en varens. Ten tweede, zijn vele tropische soorten nog nooit goed beschreven of in kaart gebracht. En, ten derde, ontbreekt het de landen veelal aan infrastructuur om ook maar iets van een netwerk op te zetten. Daarom vormen voor tropische planten de exemplaren in de herbaria de belangrijkste bron om een zeer beperkt beeld van hun verspreiding te krijgen. Ik benadruk beperkt, want van veel soorten is soms maar een enkel exemplaar aanwezig. Hier geldt en dit tot schrik van colleges van bestuur, want ruimte is kostbaar, hoe meer exemplaren per soort je hebt, hoe duidelijker het beeld van de verspreidingen wordt.

Wat bepaalt de verspreiding van een plant? De plant bepaalt voor een deel zelf zijn verspreiding, bijvoorbeeld, hoe gemakkelijk kan het zaad verspreid worden, of hoe aangepast is de plant aan allerlei wisselende landschappen en omgevingen. Algemeen kan men stellen dat kenmerken van de plant voor een deel bepalend zijn voor het verspreidingsgebied. Daarnaast spelen een rol de interactie tussen individuen onderling, interactie met de omgeving, dat zijn de biotische factoren, de andere planten en dieren, en de abiotische factoren, zoals weer, bodem, zeehoogte. Op grotere en langduriger schaal zijn klimaat en plaattektoniek van belang. Dit resulteert in een aantal processen die van invloed zijn op de verspreiding van een soort, dat zijn dispersie, het uitbreiden van het areaal, extinctie of uitsterven, vicariantie (het opdelen van het areaal wat resulteert in de evolutionaire ontwikkeling van nieuwe soorten in de deelgebieden) of juist het niet reageren op een vicariantie moment. De afgelopen eeuw is het ook duidelijk geworden dat de diersoort mens toch wel een aparte plaats inneemt als het om invloed op verspreidingen gaat. Helaas, is die invloed meestal negatief.

## Onderzoeksthema's

Als zoveel factoren van invloed zijn op verspreidingen van planten, en planten op verschillende manieren kunnen reageren, dan zou men eigenlijk verwachten dat verspreidingen typisch voor elke soort zijn, dat elke verspreiding individueel en uniek is. Dus wat valt daaraan te onderzoeken?

We zijn momenteel in het Darwinjaar. Charles Darwin staat alom bekend als degene die de evolutietheorie ontwikkeld heeft. Evolutie is nog steeds, nu 150 jaar later en 200 jaar na Darwin's geboorte, één van de grote onderzoeksthema's binnen de biologie. Verspreidingen en soorten veranderen samen in de loop van de tijd, daarom is biogeografisch onderzoek goed te

combineren met de evolutie theorie. Dit staat voornamelijk bekend als historische biogeografie en deze tak van onderzoek laat zien hoe arealen zich in de loop van de tijd ontwikkeld kunnen hebben en welke soorten en vooroudersoorten daarin voorkwamen. Dit zal één van de grote onderzoeksthema's binnen mijn onderzoek zijn en zal dadelijk verder aan bod komen.

Darwin presenteerde zijn evolutietheorie niet alleen. Onafhankelijk had Alfred Russel Wallace dezelfde theorie ontwikkeld tijdens zijn verblijf in het Maleise gebied. In feite dwong Wallace Darwin naar buiten te treden met zijn theorie. Wallace wordt echter niet herinnerd als evolutiebioloog maar als biogeograaf. Hij was de eerste biogeograaf, die over duidelijke verspreidingspatronen in het Maleise gebied publiceerde, de zogenaamde Wallace lijn; waarover ik ook zo door zal gaan. Schijnbaar komen soorten toch niet lukraak voor, maar hebben vaak geheel of gedeeltelijk dezelfde verspreiding. Dit worden ook wel patronen genoemd. Het vinden van patronen en deze verklaren in termen van klimaat, bodem, maar ook kenmerken, is een belangrijk tweede onderzoeksthema, dat gemakkelijk met het eerste thema gecombineerd kan worden, zodat evolutionaire veranderingen in de loop van de tijd ook duidelijk worden.

Een derde thema heeft deels minder met onderzoek te maken en meer met politiek. Het projecteren van verspreidingen in de toekomst zal mogelijk een goede hulp zijn bij het motiveren van mensen om hun levensstijl te veranderen en meer te doen om de klimaatopwarming tegen te gaan en natuur te behouden.

We kunnen de drie onderzoeksthema's samenvatten als Historische Patronen, Hedendaagse Patronen en Toekomstige Patronen.

## Gebieden van Analyse

Voor ik verder in ga op de drie grote thema's, moet ik eerst bespreken welke eenheden gebruikt worden bij biogeografisch onderzoek. Dit lijken de verspreidingsgebieden van soorten te zijn. Daarmee komen we meteen een groot probleem tegen. Zoals al eerder vermeld, het lijkt alsof er geen twee verspreidingen gelijk zijn. Wat men dan ook ziet, is dat er allerlei verschillende eenheden gebruikt zijn binnen de biogeografie om patronen vast te stellen. Hierbij speelt subjectiviteit soms een grote rol. Croizat (1958) was de eerste die claimde onafhankelijke eenheden te gebruiken binnen zijn panbiogeografische methode, waarbij verspreidingen in termen van 'tracks' en 'oceanische baselines' uitgedrukt werden. Toch is deze methode nooit algemeen geworden, waarschijnlijk omdat de methode te abstract was en teveel zaken optelde, die onvergelijkbaar leken.

Andere eenheden zijn ook abstracties, zoals gebieden van endemisme en fyto geografische gebieden. Een endem wordt gewoonlijk gedefiniëerd als een soort, die maar in een zeer beperkt gebied voorkomt. Dat geldt voor onze Madeliefje als we Europa als gebied zien, dan is het Madeliefje endemisch in Europa. Gebieden van endemisme zijn in principe gebieden waarin een aantal soorten met een zeer kleine verspreiding voorkomen. Soms worden gemakshalve, zoals in het begin bij historische biogeografie, de kleinste verspreidingsgebieden als gebieden van endemisme aangewezen. De meest recente methode tot objectivering bij het vaststellen van gebieden van endemisme is door Szumik et al. (2002). Zij, en ook bij vele andere methoden, gebruiken gridcellen als basis. De endemen in de gridcellen worden geteld en die cellen worden tot gebied bij elkaar genomen, waarin de meeste endemen min of meer aaneengesloten en tegelijk voorkomen. Maar, zoals zij al toegeven, blijven er subjectieve elementen aanwezig, zoals

de schaal van het onderzoek, dat is de grootte van het totale gebied waar men naar kijkt, bijvoorbeeld het Madeliefje is niet endemisch als we alleen naar Nederland zouden kijken, wel als we naar Europa kijken. Verder is de grootte van de gridcellen van belang, te kleine cellen leveren geen gebieden van endemisme op, dan zijn er te veel disjuncties - gaten - in de verspreidingen, te grote cellen leveren nietszeggende patronen op.

Men heeft ook verschillende, veelal voor de ecologie ontwikkelde fenetische technieken gebruikt om gebieden te karakteriseren. Hierbij wordt de gelijkenis in voorkomen van soorten tussen gebieden bepaald. Is de gelijkenis groot, veel soorten hetzelfde, dan worden de gebieden bij elkaar genomen als één gebied, is de gelijkenis laag, dan worden ze als aparte gebieden behandeld. Deze technieken leveren minder subjectiviteit op, geven aaneensluitende en niet overlappende eenheden, maar er is ineens een hiërarchie, die niet vertaald kan worden in gebieden.

Verspreidingen van soorten kunnen elkaar gedeeltelijk overlappen, zodat je ze eigenlijk niet kunt gebruiken bij het vaststellen van een onderzoeksgebied. Echter als deze soorten een verspreidingsgrens delen, dan kun je beide gebruiken als je in plaats van gebieden, grenzen tussen verspreidingen analyseert. Dit is onder andere de methode Hovenkamp (2001), die momenteel geprogrammeerd wordt door Goloboff ten behoeve van historische biogeografie.

Men kan stellen dat onderzoek naar de te gebruiken eenheden een vierde onderzoekthema kan zijn.

## Fenetiek en Fyto geografische gebieden

Ik wil nu uitgebreider terug keren naar onderzoeksthema 2, de Hedendaagse Patronen. Hierbij worden vooral fenetische

technieken - gelijkenis technieken - gebruikt en de gevonden gebieden worden fito- (bij planten) of zoo- (bij dieren) geografische gebieden genoemd. De gevonden gebieden kunnen ook als eenheden bij historische biogeografie gebruikt worden, dus bij onderzoekthema 1.

Met behulp van fenetische methoden kun je uit drie verschillende groepen technieken kiezen, zoals b.v. het gebruik van indicatorsoorten. Ons Madeliefje is bijvoorbeeld typisch voor, indicator voor het bebouwde en gecultiveerde gebied. De opdeling van de aarde in rijken is gebeurd met behulp van indicatorsoorten, evenzo ook de plantendistricten van Nederland. Indicatorsoorten zijn soorten die typisch voor een fytogeografisch gebied zijn, daar meestal endemisch zijn. Het is dus meestal een kleine subset van alle aanwezige soorten in een gebied.

Behalve indicatorsoorten, kun je samenvallende grenzen in verspreidingen gebruiken om gebieden te definiëren, zoals gedaan is bij de definitie van het Maleise gebied, in gebruik bij het Flora Malesiana Project. Hierbij konden we redelijk recent nog laten zien dat de oostgrens van het Maleis gebied niet bij Nieuw Guinea ligt. Die grens was door Van Steenis (1950) hier noodgedwongen getrokken door gebrek aan Pacifisch materiaal. De oostgrens ligt niettemin voorbij de eilanden in het westelijk deel van de Grote Oceaan, voorbij Tonga en Samoa (Van Balgooy et al., 1996). Gemakshalve blijven we de grens houden bij Nieuw Guinea.

Een derde mogelijkheid bij het definiëren van gebieden is complete flora's of fauna's gebruiken. Dat laatste heeft mijn voorkeur, dat geeft de minste subjectiviteit. Een voorbeeld is de Wallace lijn, die Maleisië in een oostelijk en een westelijk

deel zou moeten delen. Die lijn, gedefinieerd met behulp van verspreidingen van dieren, bleek voor plantensoorten nooit goed onderzocht geweest te zijn. Van Steenis (1950) had er op geslachtsniveau naar gekeken, maar dat leverde geen duidelijk beeld op. De lijn is er in principe voor plantensoorten ook en er is niet alleen de Wallace lijn zelf, maar ook elke variant op de Wallace lijn is een sterke grens. Nochtans blijkt het statistisch beter te zijn niet de lijnen te gebruiken om de flora van het Maleis gebied in twee te hakken, maar de twee uiterste varianten op de Wallace lijn te gebruiken om het Maleis gebied in drie gebieden te delen, met een altijd nat Sunda Plateau in het westen en een altijd nat Sahul Plateau in het oosten, met daartussen Wallacea, waar gedurende een deel van het jaar een droge moesson is. Recentelijk hebben Niels Raes en Hans ter Steege (Raes, 2009) een nieuwe combinatie van methodieken gecreëerd in het ontdekken van, in dit geval, fytogeografische gebieden in Borneo.

Ernst Mayr noemde het zoeken naar biogeografische gebieden een saaie zaak, eigenlijk het onderzoeken niet waard. Het is volgens hem veel interessanter om juist de oorzaken te achterhalen, waardoor we die biogeografische gebieden kunnen definiëren. Bij deze kritiek kunnen een paar kanttekeningen geplaatst worden. Ten eerste moet je wel eerst de patronen, de gebieden, kennen voor je ze kunt verklaren en ten tweede, is het volgens mij eerder grotendeels andersom. De redenen waarom een biogeografisch gebied herkenbaar is, zijn vaak simpel, althans bij planten is er meestal een sterke correlatie met abiotische factoren. Of klimaat of bodem of hoogte of een combinatie bepalen welke soorten waar voorkomen. Voor Borneo lijkt vooral de correlatie met het bodemtype het hoogst. Op een grotere schaal, zoals het Maleise gebied, correleert niet de bodem maar vooral het klimaat met de

driedeling in Sunda, Sahul en Wallacea. Hetzelfde geldt bijvoorbeeld voor de grens van het Maleise gebied in Zuid-Thailand, ten noorden ervan begint geleidelijk een jaarlijks droge moesson, ten zuiden is het altijd nat. Ik gebruik expres de term correlatie, want het is moeilijk te bewijzen dat klimaat en bodem ook inderdaad een belangrijke invloed hebben op verspreidingen. Zo is er bij de driedeling van het Maleis gebied ook een correlatie met de geologische historie van het gebied. Het middelste deel, de eilanden die Wallacea vormen, zijn grotendeels het laatst op hun huidige positie gekomen.

Een leuke testcase om te kijken of vooral klimaat of geologie de verspreidingspatronen bepalen zijn de Molukken. De Noord-Molukken kunnen floristisch anders zijn dan de Zuid-Molukken, omdat beide delen een andere geologische oorsprong hebben. De Zuid-Molukken zijn ontstaan als deel van de Banda boog, dat is continentaal puin wat omhoog kwam bij het onderschuiven van de Indische Oceaanplaat, terwijl de Noord-Molukken westwaarts zijn komen aandrijven ten noorden langs Nieuw-Guinea. De Noord-Molukken zijn één van de laatste gebieden die uiteindelijk in de nu bekende eilandconfiguratie terecht kwamen. Mocht er floristisch geen verschil gevonden worden tussen beide gebieden, dan laat dit zien hoe snel het klimaat de verspreidingen bepaalt.

Fytogeografische gebieden vormen een belangrijke bron als eenheden bij evolutionair biogeografisch onderzoek. Maar, voor ik de ontwikkelingen daarbij bespreek nog even aandacht voor een nieuwe manier bij het vaststellen van verspreidingsgebieden.

### Soort-distributie-modellen

De Molukken zijn slecht bemonsterd, er zijn weinig

exemplaren per soort en het is dus moeilijk een accuraat beeld van de verspreidingen te krijgen. Een nieuwe ontwikkeling die hierbij helpt, is het maken van soort-distributie-modellen, de zogenaamde SDM's, in het Engels ook wel 'ecological niche modelling' genoemd of ook aangeduid als het bepalen van de ecologische envelop van soorten. Het probleem is, dat bij gebruik van herbariummateriaal als indicator van de verspreiding van een soort, je altijd een incompleet beeld krijgt van waar een soort echt voorkomt. Je vindt hooguit de plaatsen waar verzamelaars geweest zijn. Als je die plaatsen projecteert op een kaart, dan krijg je een aantal ver uit elkaar liggende stippen en wat daartussen in zit is een vraagteken. Terug naar ons Madeliefje. Als je in het herbarium naar het verzamelde materiaal van het Madeliefje kijkt, dan zul je bemerken dat er weinig materiaal is. Dat geldt trouwens voor alle algemene soorten, die verzameld men zelden, gewoonlijk denkt men dat dat al gebeurd is, en dat is een misvatting. Dus op basis van het gedroogde materiaal krijg je maar een paar stippen voor het Madeliefje in Nederland, terwijl de plant vrijwel overal te vinden is.

Bij het gebruik van modellen worden abiotische factoren, zoals temperatuur, neerslag, grondsoort, zeehoogte, maar ook factoren zoals de droogste maand, de natste periode, etc. verzameld, die aanwezig zijn op de vindplaatsen van het Madeliefje. De correlerende temperaturen, neerslagen, etc. vormen dan de ecologische envelop van de soort. Voor het Madeliefje is dat vochtige voedselrijke grond op lage hoogte. Je kunt dan vervolgens kijken waar die omstandigheden elders in Nederland, Europa of zelfs in de wereld voorkomen en je kunt dan, via kansberekening, aangeven hoe groot de kans is dat het Madeliefje ook elders voorkomt. Uiteraard worden alleen de niet of nauwelijks correlerende abiotische factoren



gebruikt. Hier komt het gebruik van grote databestanden, specifieke software en forse rekencapaciteit om de hoek kijken. De abiotische factoren kan men voor gebieden van c. 10 bij 10 km (5 boogminuten) van internet halen. Voor de verspreidingsgegevens leggen wij momenteel zelf een groot bestand aan, door alle etiketgegevens die bij gedroogde planten zitten te digitaliseren. Hier heeft de Nederlandse Organisatie voor Wetenschappelijk Onderzoek, NWO, een aantal maal een forse subsidie voor gegeven. Recentelijk zijn Raes en ik begonnen de verzamelde gegevens voor Thailand te gebruiken. Wat hierbij extra interessant is, is dat men voor de toekomst ook al allerlei klimaatmodellen heeft berekend, daarbij rekening houdend met de opwarming van de aarde. Deze klimaatmodellen kun je gebruiken om de verspreidingen van soorten in de toekomst te modelleren. Dit hebben we voor drie plantenfamilies in Thailand gedaan, de Dipterocarpaceae, de tropische hardhoutfamilie in Azië, de Euphorbiaceae of Wolfmelkachtigen, mijn verdere specialiteit en de Sapindaceae, de Lychee familie, indertijd mijn promotie onderwerp. Voor Thailand is de verwachting dat het klimaat droger en warmer gaat worden in de toekomst, een trend die je nu inderdaad al merkt. De modellen laten dan ook een hele grote achteruitgang zien in verspreidingen voor het jaar 2050. Nu komen de meeste soorten voor in drie gebieden, in het noorden rond Chiang Mai en Chiang Rai, in een noord-zuid strook in het midden van Thailand, oostelijk van Bangkok, en in het zuidelijk schiereiland. In de toekomst zie je de soorten vooral in het noorden en het centrale deel vrijwel geheel verdwijnen en gedecimeerd worden in het zuiden. Kortom, een schrikbeeld, dat men wil voorkomen, dit is dan ook het derde onderzoeksthema. Ik ben geen Al Gore, daar heb ik te weinig haar voor, maar ik wil wel in de toekomst samen met Thaise autoriteiten gaan bepalen hoe we de flora zoveel

mogelijk kunnen gaan beschermen. Ik denk dat hier ook een belangrijke taak ligt als je over verspreidingen praat, en dat is aangeven hoe en waar planten en/of dieren in de toekomst beschermd moeten gaan worden. Dit is eigenlijk de tweede betekenis van de titel van deze oratie, nu met de klemtoon anders, 'Voorkomen is beter dan verdwijnen'. Nu hebben we een toekomstbeeld voor drie plantenfamilies geschetst, in de toekomst is het beter om dit voor alle soorten of zoveel mogelijk soorten in nationale parken te maken. Er kan dan beter ingeschat worden welke maatregelen het grootste natuurbehoud geven. Waarom nationale parken?

Wel, helaas is in de meeste landen de situatie voor de natuur vergelijkbaar met die in Nederland. De (meer) natuurlijke gebieden zijn eigenlijk alleen nog als beschermde gebieden te vinden, dat is zeker ook het geval in Thailand. Dit betekent dat de meeste landen vergelijkbare oplossingen zullen gebruiken voor hun natuurbehoud. Het is hierbij natuurlijk niet handig als men daarbij het wiel steeds opnieuw uitvindt. Het is zaak om naar een wereldwijde en ook wereldomvattende strategie voor natuurbehoud te streven; een mondiale ecologische hoofdstructuur op te zetten. Hier wordt aan gewerkt en met de ons beschikbare gegevens moeten we als biodiversiteitinstituut hier aan meewerken.

Geologen zien trouwens geen problemen bij de huidige biodiversiteitscrisis. Het zou de zesde massa extinctie zijn en bij vorige extincties waren de omstandigheden veel slechter. Dus leven krijgt wat hun betreft weer een kans om drastisch te veranderen. Alleen denk ik dat wij er niet op zitten te wachten om veel soorten uit te zien sterven, inclusief mogelijk onszelf. Iets wat misschien voor de natuur het beste is.

## Modelproblemen

De verspreidingsmodellen die nu gehanteerd worden, hebben nog allerlei tekortkomingen, ze geven nu alleen een potentieel verspreidingsgebied op basis van abiotische factoren. Om een meer realistisch beeld van werkelijke arealen te gaan zien, zijn aanpassingen in de modellen noodzakelijk. Raes wil bijvoorbeeld gaan uitbreiden door biotische factoren in de modellen te integreren, zoals competitie tussen verwante soorten en kenmerken die gerelateerd zijn aan verspreidingen.

Een ander biotisch probleem waar rekening mee gehouden moet worden, is dat er binnen een soort genetische variabiliteit is. De genetische samenstelling, zeker bij wijdverbreide soorten, wisselt per gebied en daarmee ook de mogelijkheden voor aanpassingen aan de omgeving. Nu even een theoretisch voorbeeld. Bij het Madeliefje zullen exemplaren in Frankrijk genetisch deels anders zijn dan de Nederlandse exemplaren. Zo zullen de exemplaren in Frankrijk waarschijnlijk beter tegen droogte en warmte kunnen dan de Nederlandse exemplaren, die voornamelijk in natte omstandigheden groeien. Als je toekomstige klimaatmodellen gebruikt, dan zul je zien dat het Madeliefje mogelijk uit Nederland verdwijnt, het wordt er te warm. Wat evenwel in werkelijkheid kan gebeuren is, dat Franse populaties naar het noorden bewegen en de Nederlandse populaties verdwijnen. Op het oog lijkt het dan dat het Madeliefje gewoon aanwezig blijft in Nederland, genetisch heeft er echter een verschuiving plaats gevonden. Hoe dit per soort uitpakt, hangt mede af van bestuivers en zaadverspreiders. Mocht ons Madeliefje wel tegen meer warmte kunnen, maar de bestuivers bijvoorbeeld niet, dan verdwijnt het Madeliefje alsnog. De toekomst van de Thaise flora heeft het probleem dat de soorten die verdwijnen veelal van soorten afstammen die uit het tropisch regenwoud komen. Er zijn dus

niet, zoals bij het Madeliefje, populaties voorhanden die al beter aangepast zijn aan grotere warmte en droogte. Daarom is de verwachting voor de Thaise flora toch slechter dan voor de Nederlandse.

Een ander probleem met de modellen is, dat er geen historische beperking is. Kijken we weer naar het Madeliefje, dan zullen de modellen ook laten zien dat grote stukken in Noord Amerika, Zuid Amerika en Zuid Afrika geschikt zijn voor het Madeliefje. Je zult de plant daar toch nooit vinden, tenzij geïntroduceerd, omdat de soort zelf en/of zijn voorouders daar nooit aanwezig zijn geweest. Zo zullen de modellen ook voorspellen dat er ijsberen op de Zuidpool zijn en pinguïns op de Noordpool, historisch komen ze daar echter niet voor. Er kan dus nog veel verbeterd worden aan het modelleren.

## Historische biogeografie

Dit brengt mij op een ander gebied van onderzoek binnen de biogeografie. De historische biogeografie, thema 1, de vroegere patronen. De evolutie van groepen wordt steeds gemodelleerd, vroeger alleen met morfologische en anatomische kenmerken, tegenwoordig veelal op basis van moleculair onderzoek. Don Rosen (1978), toentertijd werkend aan enkele groepen 'aquarium' vissen uit Midden-Amerika, de tandkarpertjes en de zwaarddragers, viel het op dat in de evolutionaire stambomen of cladogrammen van deze twee groepen vissen, de volgorde waarin de soorten afsplitsten bij beide cladogrammen vaak die soorten waren die vergelijkbare verspreidingen hadden. Het vervangen van soorten door hun verspreidingen in de cladogrammen bleek een gouden greep. Bij de tandkarpers en zwaarddragers gaf dat mooie patronen van verspreidingen zoals die zich in de loop van de evolutie van deze groepen ontwikkeld hebben.

Onder invloed van verschillende fylogenetische technieken zijn er diverse historisch biogeografische methoden ontstaan. Eén van de algemene vragen bij de methoden was steeds welk proces nu voornamelijk algemene patronen zou opleveren. Is dit dispersie of is dit vicariantie? Dispersie is het proces waarbij een areaal actief vergroot wordt. Bij vicariantie treffen we zustersoorten in aangrenzende gebieden. Het idee is dat het voorouderareaal opgedeeld geraakt is en dat daarna de gescheiden populaties zich tot nieuwe soorten ontwikkeld hebben. U kunt u voorstellen dat als dit gebeurt door b.v. gebergtevorming of plaattektoniek grote groepen organismen hetzelfde zullen reageren en dat vicariantie daarmee een algemeen patroon laat zien. In het begin werd vooral vicariantie gezien als het proces dat tot algemene patronen leidde, waarbij alleen bij tegenspraak in gegevens aan dispersie of uitsterven gedacht werd. Tegenwoordig, en ik sluit mij daar volledig bij aan, is toch het idee dat dispersie veel belangrijker is. Zo vond ik bij mijn analyses van verschillende genera voor de West Pacific (Van Welzen, 1990) dat er veelal vicariantie leek te zijn tussen de verschillende eilandgroepen, omdat de zustersoorten op aanpalende eilandengroepen zaten. Maar, enige kennis van de geologische historie van de eilandgroepen gaf al snel aan dat dispersie hier het algemene patroon veroorzaakt heeft, dispersie en daarna, door isolatie, ook meteen soortvorming. Deze combinatie bleek ook in allerlei andere analyses de boventoon te voeren.

Afhankelijk van de software die aanwezig was, werden in het begin vooral analyses gemaakt die stoelden op het parsimonie of zuinigheidsprincipe. Daarbij ontstaan dan gebiedsstambomen met de minst mogelijke veranderingen. Nu zien we het begin van methoden waarbij kansberekening gebruikt wordt. Een voordeel van deze probabilistische methoden is dat ze bij

tegenspraak in verspreidingen van voorouders kansen op verspreidingen laten zien, terwijl de parsimonie technieken dan geen keus maken en alles blanco laten.

Beide groepen methoden kunnen gebruikt worden om iets te zeggen over gebieden, bijvoorbeeld de geologische historie van de gebieden of juist de algemene dispersie naar die gebieden. Daarnaast kan men ook per plantengroep een overzicht van de veranderingen in arealen laten zien in samenhang met soortsvorming.

Een derde groep methoden in historische biogeografie vergelijkt evolutionaire stambomen met elkaar. Vooral Page is hier sterk in (e.g., Hughes et al., 2007) en past het vooral toe op parasieten en hun gastheren, waarbij de gastheren als verspreidingsgebied van de parasieten gezien kunnen worden. Het is aanmerkelijk moeilijker om stambomen te maken van gebieden, waarbij de plaattektoniek van die gebieden in een cladogram gevangen wordt, om die dan vervolgens te vergelijken met de stambomen van de soorten. Dit wordt nog veel lastiger in gebieden zoals bijvoorbeeld het Maleise gebied of Nieuw-Guinea, waarin gebieden juist ontstaan door het samenkomen van deelgebieden. De accretie van Nieuw Guinea gebeurde in fases, die men eigenlijk als takken op een stamboom kan projecteren. In dit geval zijn de knopen dan geen opsplitsing van gebieden, maar het samenkomen van gebieden. De zo ontstane boom klopte zeer goed met de algemene verspreidingshistorie van de familie Sapindaceae (Van Welzen et al., 2001). Overeenkomsten tussen beide cladogrammen geven dan evenwel geen vicariantie aan, maar altijd dispersie samen met soortsvorming. Het wordt een uitdaging een vergelijkbaar gebieds'cladogram' voor delen van of voor het gehele Maleise gebied te maken.

Eén probleem blijft niettemin levensgroot bestaan bij Historische Biogeografie, ongeacht de methodiek die gebruikt wordt. Men gebruikt altijd de verspreidingen van de nu levende soorten om die van de vroeger levende vooroudersoorten te bepalen. Dit betekent automatisch, dat we voor die vooroudersoorten nooit kunnen bepalen of ze mogelijk niet veel wijdere verspreidingen gehad hebben, of zelfs in geheel andere gebieden voorgekomen zijn dan waar de huidige soorten zitten. Ik denk dan ook dat in de toekomst twee zaken bij historische biogeografie belangrijk gaan worden:

1. geologische en paleontologische kennis moet gebruikt worden bij de reconstructie van vroegere verspreidingen. En
2. soort-distributie-modellen moeten niet alleen voor de tegenwoordig levende soorten gemaakt worden, ook voor vooroudersoorten.

Momenteel ziet men nog veelal dat biologen hun analyses onafhankelijk van geologische en paleontologische kennis willen doen. Er wordt dan veel bruikbare informatie niet benut en mogelijke discrepanties in tijd en voorkomen komen niet naar voren. Zonde dus. Dit wordt in de toekomst één van de sterke onderzoekskanten van het Nederlands Centrum voor Biodiversiteit in oprichting (ook wel NCB genoemd, en voor velen van u is vooral Naturalis hier het symbool voor). Binnen het NCB kunnen we heel sterk paleontologische, geologische en biologische kennis integreren. Bij verspreidingsreconstructies wordt nu al gebruik gemaakt van fossielen om de zg. moleculaire klok te ijken om minimumleeftijden van fossielen te gebruiken bij het dateren van knopen in de cladogrammen.

Fossielen kunnen ook gebruikt worden om een glimp op te vangen van voorouderverspreidingen. Eén van de zwaarte-

punten van ons onderzoek ligt bij de geslachten *Mallotus* en *Macaranga*, houtige groepen uit de wolfsmelkfamilie. Fossielen die hiertoe gerekend worden, laten een hele wijde verspreiding zien, veel verdergaand dan de huidige verspreiding over Afrika en Azië. Zo zijn er fossielen uit Oost Europa, Zuid Amerika en zelfs Alaska. Echter, de meeste vallen al snel af bij nadere bestudering. De moraal is, dat wat men ook doet, men altijd heel voorzichtig moet blijven met de conclusies. We hebben tenslotte met een historische wetenschap te maken, waarbij absoluut bewijs niet mogelijk is, we kunnen de evolutie niet even opnieuw doen, alleen falsificatie en corroboratie van onafhankelijke gegevens kan enigszins vertrouwen in de hypothesen geven.

Een andere mogelijkheid om inzicht te krijgen in mogelijke verspreidingen van vooroudersoorten is wederom via de soort-distributie-modellen, door nu abiotische factoren uit paleoklimatologische modellen te gebruiken. Yesson en Culham (2006a, b) hebben dit laten zien voor een groep van *Drosera*, Zonnedaauw, en voor *Cyclamen*. Als groepen conservatief zijn in hun voorkeur voor abiotische factoren, dus vooroudersoorten prefereerden het zelfde klimaat en dezelfde bodem als nu levende soorten, dan kan men met behulp van de paleoklimaatmodellen een model van de verspreidingen in vroegere tijden maken. Zo kan men ook een idee krijgen over de verspreidingen van vooroudersoorten en over de verspreiding tijdens het ontstaan van een groep.

Waar gaat de historische biogeografie naar toe in de toekomst:

- a. soort-distributie-modellen voor het modelleren van hedendaagse, maar ook historische en toekomstige verspreidingen zullen algemeen goed gaan worden.

- b. de modellen met toekomstige verspreidingen zullen ingezet

- gaan worden bij natuurbescherming en -behoud.
- c. methodologisch zullen vooral probabilistische methoden zoals Maximum Likelihood en Mr. Bayes in algemeen gebruik komen, waarbij toepassingen binnen de fylogeografie waarschijnlijk bestaande historisch biogeografische methoden zullen gaan verdringen.
  - d. er zal een grotere integratie komen tussen biogeografische gegevens en geologische, paleontologische en paleoklimatologische gegevens. Dit lijkt een open deur, maar is het helaas nog niet.
  - e. en tenslotte, even opscheppen, wij zullen dispersie vertonen richting Naturalis en een geïntegreerd biogeografisch onderzoeksthema uitwerken van wereldklasse.

## Fylogeografie

Deze oratie laat zien dat technieken die nieuw ontwikkeld zijn bij fylogenie onderzoek, al snel hun toepassing vonden in de historische biogeografie. Deze opsomming zou niet compleet zijn als een andere techniek, een combinatie van populatiebiologie en fylogenie analyse, de fylogeografie, nu niet behandeld zou worden. Mij staat voor deze techniek te gaan gebruiken op een iets ander niveau, niet op populatie niveau, maar op een niveau tussen populaties en soorten, door een groot aantal exemplaren per soort, dus niet noodzakelijkerwijze populaties, te gebruiken. Dit is meteen een nieuwe toepassing van herbariumexemplaren. Stukjes DNA worden moleculair geanalyseerd van verschillende individuen binnen een soort, en leveren de haplotypen op, moleculaire volgordes die in een enkel of enkele basenparen verschillend zijn, oftewel verschillen in SNP's (single nucleotide polymorphisms). Fylogenetische analyse van de haplotypen levert een stamboom, die kan aangeven hoe soorten zich door bijvoorbeeld het Maleis gebied verspreid hebben.

Nog belangrijker wordt het, door dit te gaan combineren voor verschillende soorten, het voor verschillende gebieden te gaan vergelijken en om te zien wat er in de toekomst gaat gebeuren. Verschillende soorten kunnen verschillende dispersieroutes laten zien. Verschillende gebieden zijn interessant, omdat we nu al patronen zien die niet makkelijk te verklaren zijn met tektonische bewegingen van de continenten, zo zien we soorten van Azië naar Afrika gaan, terwijl de aanname altijd min of meer de 'out-of-Africa' theorie was, iets wat menig onderzoekershart sneller doet kloppen als het om mensen gaat. Op familie niveau zien we veelal pantropische patronen, families van planten die in alle drie de tropische gebieden van de wereld voorkomen. Ook die patronen moeten verklaarbaar zijn en mogelijk is het daar ook niet alleen maar simpel het uiteenvallen van Gondwana. Zo komen planten uit de familie Sabiaceae in Amerika en Azië voor, schijnbaar een relict Gondwana verspreiding, echter die verspreiding is tot stand gekomen door een veel recentere verbreiding via Europa c. 65 miljoen jaar geleden, over landbruggen tussen Europa, Groenland en Noord-Amerika. De familie is nu alleen nog maar fossiel bekend uit Europa. Het kijken in de toekomst, weer via de soort-distributie-modellen, kan aangeven hoe bij de huidige biodiversiteitscrisis verspreidingsroutes aanwezig blijven, verplaatst worden, of verdwijnen.

Een bijkomstigheid van fylogeografie is het kunnen vaststellen van refugia, vluchtgebieden, tijdens ijstijden. In Maleisië staat Borneo hier altijd voor genoteerd, maar voor zo ver ik weet is dat nooit echt duidelijk aangetoond. Voor het Madeliefje kun je met fylogeografie aantonen dat het na de ijstijden vanuit Zuid Europa noordwaarts is getrokken, misschien vanuit één kern, mogelijk vanuit meerdere.

Fylogeografie lijkt een aantal voordelen te bieden in vergelijking met de historische biogeografie. Zo is er mogelijk meer detail, omdat men in eerste instantie exemplaren in plaats van gebieden gebruikt en vooral dat laatste, het niet direct gebruiken van gebieden, voorkomt veel van de eerder geschetste problemen.

U kunt in de toekomst dus veel biogeografisch onderzoek gaan verwachten, zowel op theoretisch, methodologisch, fenetisch, en fylogenetisch vlak. Wie weet kan er over vijf jaar, als de verlenging van deze bijzondere leerstoel ter sprake komt, een overzicht gegeven worden van de nieuw vergaarde kennis.

## Dank

Tenslotte wil ik aan het eind van deze oratie een aantal personen bedanken, die belangrijk zijn of waren voor mijn persoonlijke en/of professionele ontwikkeling. Ik kan niet iedereen noemen, maar neem maar van mij aan, de uitnodiging om hier en vanaavond aanwezig te zijn komt voort uit dankbaarheid. Allereerst wil ik mijn ouders bedanken. Mijn moeder kan het helaas niet meemaken, maar o, wat zou ze trots geweest zijn. Gelukkig zijn mijn vader en Lenie er wel, en ook zij waren zo trots dat zij mijn professorale ambtskledij bekostigd hebben. Mijn vrouw, Tai, en kinderen, Kanthida en Aran, wil ik bedanken voor hun hulp, vrolijkheid, probleempjes, en de rust die ze mij gaven, zodat ik een uiterst prettig gezinsleven leidt en tijd heb om werk en hobbies extra uit te oefenen. Uiteraard is er een grote vriendenkring, waarbij Nico en Anneke, Paul en Eva, Jan en Els, Jan en Tini en uiteraard, nu precies 30 jaar, de wijnclub van grote invloed geweest zijn. ‘Two glasses aday keep the doctor still away’. De Thaise vriendenkring is ook flink uitgebreid met vooral Nong, Hans, Max, Nan, Anong, André, Puk en Kò. Professioneel heb ik veel te danken gehad, ook helaas postuum,

aan Rob Geesink, verder dank aan Rino, Diedel, Peter, Jeannette en Hubert voor hun fylogenetische discussies. Veel van wat wij toen belangrijk vonden, wordt nu weer opnieuw uitgevonden. We leren het schijnbaar nooit. Mijn promovendi hebben altijd voor een prettige samenwerking gezorgd of doen dat nog steeds, dus dank aan Anja, Hubert, Raoul, Ferry, Kristo, Soraya, Kanchana en Yotsawate. Ik moet hier ook de lunchpauzewandelclub (leve scrabble) noemen, in wat voor samenstelling dan ook. De drie kwartier wandelen blijkt altijd genoeg om naast het verkrijgen van frisse lucht, ook even lucht te geven aan stress en alle problemen met een lach op te lossen. Hiërarchisch zijn Marco Roos, Pieter Baas, en Erik Smets belangrijk geweest voor de wetenschappelijke vrijheden die ze toegestaan hebben en hopelijk blijven toestaan. De staf uit alle geledingen van het herbarium, zoals atelier, secretariaat, collectiebeheer, financiën, laboratorium, pita, pcne, en beheer wil ik hartelijk danken voor alle hulp en samenwerking voor al meer dan 25 jaar. Ik wil de familie Ornstein bedanken voor het mogelijk maken van deze leerstoel, de Maatschappij voor Wetenschappelijk Onderzoek in de Tropen, ook wel de Treubmaatschappij genoemd, het college van Bestuur en de Faculteit Wiskunde en Natuurwetenschappen voor het instellen van de bijzondere leerstoel.

Tenslotte hoop ik, dat uw ontzag voor het Madeliefje toegenomen is.

Ik heb gezegd.

## Referenties

- Balgooy, M.M.J. van, P.H. Hovenkamp & P.C. van Welzen. 1996. Phytogeography of the Pacific - floristic and historical distribution patterns in plants. In: A. Keast & S.E. Miller (eds), The origin and evolution of Pacific Island biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: patterns and processes: 191-213. SPB Academic Publishing, Amsterdam. ISBN 90-5103-136-X.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography or An Introductory Synthesis of Zoogeography, Phytogeography, Geology; with notes on evolution, systematics, ecology, anthropology, etc. Vol. 1-The New World. Vol. 2-The Old World. (Bound as 3 vols.). i-xxxii, 2755 pp. Published by the Author, Caracas.
- Hovenkamp, P.H. 2001. A direct method for the analysis of vicariance patterns. *Cladistics* 17: 260-265.
- Hughes, J., M. Kennedy, K.P. Johnson, R.L. Palma & R.D.M. Page. 2007. Multiple cophylogenetic analyses reveal frequent cospeciation between Pelecaniform birds and *Pectinopygus* lice. *Syst. Biol.* 56: 232-251.
- Raes, N. 2009. Borneo. A quantitative analysis of botanical richness, endemism and floristic regions based on herbarium records. Thesis. Nationaal Herbarium Nederland, Leiden.
- Steenis, C.G.G.J. van. 1950. The delimitation of Malaysia and its main plant geographical division. *Flora Malesiana Ser. 1*, 1: lxx-lxxv. Noordhoff-Kolff n.v., Djakarta.
- Szumik, C.A., F. Cuzzo, P.A. Goloboff & A.E. Chalup. 2002. An Optimality Criterion to Determine Areas of Endemism. *Syst. Biol.* 5: 806-816.
- Welzen, P.C. van. 1990. *Guioa* Cav. (Sapindaceae): Taxonomy, Phylogeny, and Historical Biogeography. *Leiden Bot. Ser.* 12.
- Welzen, P.C. van, J.W.F. Slik & J. Alahuhta. 2005. Plant distribution patterns and plate tectonics in Malesia. *Biol. Skr.* 55: 199-217.
- Welzen, P.C. van, H. Turner & M.C. Roos. 2001. New Guinea: A correlation between accreting areas and dispersing Sapindaceae. *Cladistics* 17: 242-247.
- Yesson, C. & A. Culham. 2006a. A phyloclimatic study of *Cyclamen*. *BMC Evolutionary Biology* 6: 72.
- Yesson, C. & A. Culham 2006b. Phyloclimatic modeling: Combining phylogenetics and bioclimatic modeling. *Syst. Biol.* 55: 785-802.

In deze reeks verschijnen teksten van oraties en afscheidscolleges.

Meer informatie over Leidse hoogleraren:  
Leidse wetenschappers. [Leidenuniv.nl](http://Leidenuniv.nl)

## PROF.DR. P.C. VAN WELZEN



© Astrid Koppers 2008, Universiteit Leiden

- 1970-1976 atheneum te Leiden
- 1976-1983 studie biologie aan de Universiteit Leiden
- 1983-1989 promotie onderzoek (Plantensystematiek)  
Universiteit Leiden, onderbroken door militaire dienst
- 1990-2007 onderzoeker bij het Nationaal Herbarium  
Nederland, Leiden
- 2007-2008 universitair docent bij het Nationaal Herbarium  
Nederland
- mei 2008 buitengewoon hoogleraar Tropische  
Plantenbiogeografie (Ornstein leerstoel van de  
Treub Maatschappij), Leiden.

Plantenbiogeografie, de leer van verspreidingspatronen van planten, is lange tijd een bijzaak van vooral systematisch onderzoek geweest. Onderhand is dit onderzoeksterrein zo groot geworden dat het met recht een apart vakgebied binnen de biologie is geworden. Een overzicht laat zien dat patronen in hedendaagse verspreidingen veelal gevonden worden met behulp van fenetische (gelijkenis) methoden, daarnaast worden fylogenetische technieken gebruikt voor historisch onderzoek waarbij veranderingen in verspreidingen gekoppeld worden aan evolutionaire ontwikkelingen. De nieuwste ontwikkelingen laten binnenkort een synthese toe van het modelleren van verspreidingen, het modelleren van de evolutie met moleculaire technieken, en integratie van geologische, paleontologische, en paleoklimatologische kennis. Het modelleren van verspreidingen kan in heden, verleden en toekomst. Vooral dat laatste zal belangrijk worden bij beslissingen ten aanzien van natuurbehoud, waarbij gestreefd moet worden naar mondiale samenwerking.



Universiteit Leiden