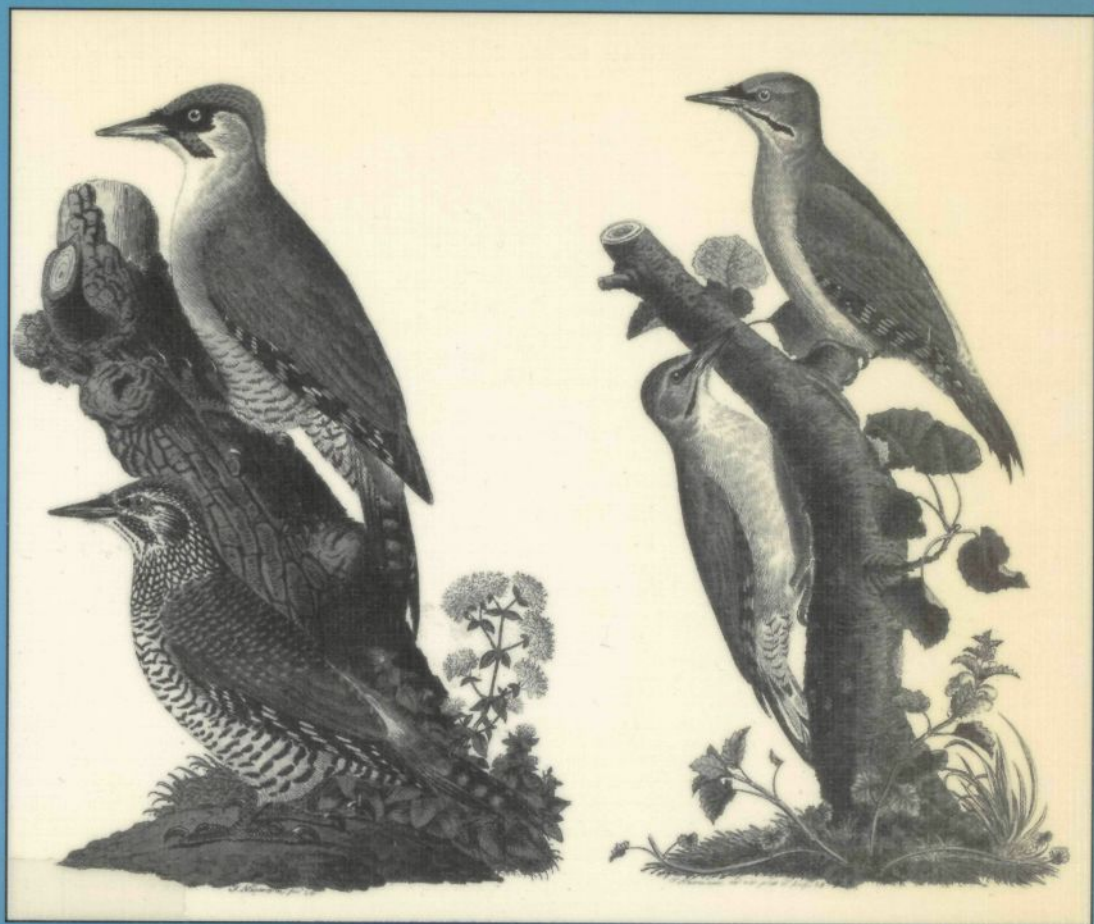


DE NATUUR OP ORDE



J. Wattel

Wetenschappelijke Mededeling KNNV nr. 214

0.93
WAT

De natuur op orde

De natuur op orde

Principes van de biologische systematiek

J. Wattel

Stichting Uitgeverij van de Koninklijke Nederlandse
Natuurhistorische Vereniging
1995

Wetenschappelijke Mededeling KNNV, nr. 214

Dit is een uitgave van de Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging onder redactie van A. Littel, D.A.G. Buizer, P.L.Th. Beuk, G.M. Dirkse en H.J.V. van den Bijtel.

Redactie-adres: Oudegracht 237, 3511 NK Utrecht, telefoon: 030 - 333544 (na 1-10-1995: 030 - 2333544).

CIP GEGEVENS KONINKLIJKE BIBLIOTHEEK, DEN HAAG

Wattel, J.

De natuur op orde / J. Wattel. - Utrecht : Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging. - Ill. - (Wetenschappelijke mededelingen KNNV, ISSN 0167-5524; nr. 214)

Met index, lit. opg.

ISBN 90-5011-082-7

NUGI 822

Trefw.: evolutie.

Deze uitgave kwam mede tot stand door een financiële bijdrage van het Van Burkom-Fonds.

© Stichting Uitgeverij van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht, 1995.

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvuldigd of openbaar gemaakt door middel van druk, microfilm, fotocopie of op welke andere wijze dan ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

No part of this book may be reproduced in any form by print, photoprint, microfilm or any other means, without written permission of the publisher.

Inhoud

I. Inleiding	7
II. Enkele begrippen	14
III. Historische ontwikkeling	22
IV. Soorten en soortvorming	31
V. Evolutie	54
VI. Systematiek van hogere categorieën	59
VII. De evolutie van de mens	67
Geciteerde en aanbevolen literatuur	73
Dankwoord	73
Noten	74
Index van termen	76
Verantwoording illustraties	77

I. Inleiding

Overal waar we zijn, ontmoeten we levende wezens. Wat het precies inhoudt om levend te zijn is niet in een paar woorden te zeggen (LEVER, 1973). We kennen het onderscheid tussen levend en levenloos echter intuïtief en kunnen in de meeste gevallen zonder verder nadenken zien of iets levend is of niet. Daarbij zou nog verschil kunnen worden gemaakt tussen levenloos en dood. Dood is alleen datgene wat ooit heeft geleefd (bijvoorbeeld 't peerd van ome Loeks). De biologie is de wetenschap van de levende wezens. Biologen bestuderen planten, dieren, bacteriën enz. Collectief zou men deze alle *organismen* kunnen noemen. De systematiek waarover het in dit boekje gaat is de systematiek van de organismen.

Wij zelf zijn organismen, evenals onze kamerplanten en huisdieren en de wilde planten en dieren buiten. Om erover te kunnen praten hebben we ze namen gegeven. Namen van mensen zijn eigennamen. Voor planten en dieren gebruiken we soms ook eigennamen, vooral voor onze huisdieren. Gewoonlijk duiden we ze echter aan met soortnamen: hond, kabeljauw, fuchsia, champignon. Het aantal soorten dat een naam heeft gekregen is zeer groot, het zijn er momenteel ruim anderhalf miljoen. Geen enkele gewone (natuurlijke) taal beschikt over zoveel namen, de nomenclatuur (naamgeving) van de organismen maakt dan ook gebruik van een kunsttaal (dat geldt trouwens ook voor de nomenclatuur van chemische verbindingen). In hoofdstuk II komen we hier nader op terug.

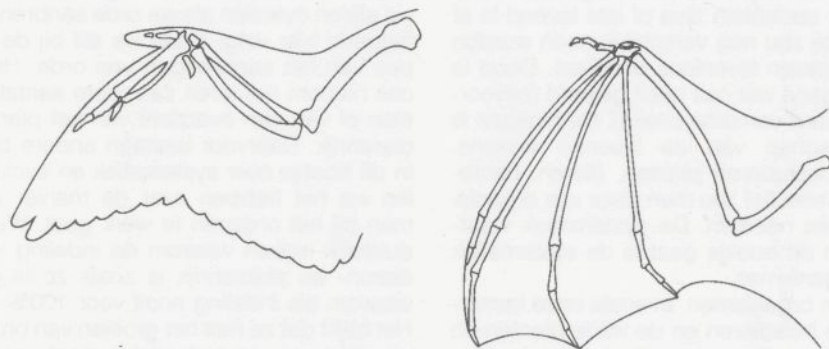
In wat ruimere zin worden in elke menselijke bedrijvigheid en dus ook in de wetenschap woorden als *termen* met een specifieke betekenis gebruikt. We zullen ook in dit boek een aantal termen tegenkomen. Waar ze voor het eerst verschijnen zijn ze *cursief* gedrukt. Achterin is een lijstje van typisch in de systematiek en evolutiebiologie gebruikelijke ter-

men opgenomen met aanduiding van de bladzij waar ze worden besproken.

Iedereen die belangstelling heeft voor de levende natuur krijgt te maken met meer of minder organismen, waarover hij iets naders wil weten. De veelheid van organismen kunnen we alleen overzien als we *orde* aanbrengen. In hetgeen hier volgt staan we stil bij de principes van het aanbrengen van orde. Het gaat ons niet om het leren van grote aantallen namen of van een overzicht van het planten- of dierenrijk. Daarvoor bestaan andere boeken. In dit boekje over systematiek en evolutie willen we het hebben over de manier waarop men bij het ordenen te werk gaat. We willen duidelijk maken waarom de indeling van het dieren- en plantenrijk is zoals ze is en ook waarom die indeling nooit voor 100% vast is. Het blijkt dat ze met het groeien van onze kennis altijd weer op onderdelen moet worden bijgesteld. Bijvoorbeeld omdat nieuwe (niet beschreven) soorten van planten en dieren worden ontdekt en benoemd. Men vermoedt dat het aantal niet benoemde soorten meermalen zo groot is als het aantal dat we al kennen. Maar de indeling kan ook veranderen omdat onze inzichten over de beste ordening en over de manier waarop we die kunnen ontdekken zich in de loop van de tijd wijzigen.

Ordenen is alleen mogelijk door af te zien van bepaalde aspecten van een zaak en andere naar voren te halen. In de systematiek van planten en dieren schenkt men met name aandacht aan die aspecten die vergelijking tussen verschillende organismen toelaten. In plaats van systematiek zou men ook kunnen zeggen: *vergelijkende biologie*. Geen van allen beginnen we geheel onvoorbereid aan het vergelijken. Alleen, al door het leren spreken van een taal hebben we een stukje van de systematiek meegekregen. 'Vogel', 'vlinder' en 'vis' zijn woorden waarbij we ons bepaalde typen van organismen kunnen voorstellen.

Vogels en vinders vliegen. Kunnen we ze daarom beter met elkaar vergelijken dan vogels en vissen? Op zo'n vraag kan een dierfysioloog die het energieverbruik tijdens de vlucht bestudeert met 'ja' antwoorden. Wie zich echter met systematiek bezig houdt, kijkt in de eerste plaats naar de lichaamsbouw. Daarbij komt al spoedig aan het licht dat een vogel toch meer lijkt op een vis (en dat heeft geen vliegende vis te zijn) dan op een vlinder.



Een vogelvleugel vergeleken met een vleermuisvleugel

Zo gaan we in de systematiek bijna vanzelfsprekend ordenen om tot vergelijking te komen. De eerste grondslagen voor de ordening zijn reeds voor ons gelegd door onze voorouders. Deze geschiedenis wordt in hoofdstuk III in grote lijnen geschetst. Door vergelijking zullen we misschien in staat zijn de overgeleverde ordening beter te maken. Er is wel gesuggereerd dat in de systematiek op die manier een cirkelredenering ontstaat. Door de voorafgaande ordening zou de bioloog in de vergelijking stoppen wat hij er later weer uithaalt. Dit is zeker niet waar. Er is wel een rondgaande beweging, maar het is geen cirkel, eerder een wenteltrap die geleidelijk hoger klimt.

Een voorbeeld: Lang geleden meende men dat vleermuizen tot de vogels zouden behoren. Ze hebben tenslotte ook vleugels. Bij nadere vergelijking zag men echter een groot verschil in bouw. Het draagvermogen wordt bij

vleermuizen door een dunne spanhuid geleverd, bij vogels door stevige veren, de slagpennen. Het geraamte is ook heel anders. Een vleermuis heeft extreem lange vingers, een vogel juist heel korte. En het lijf van een vleermuis heeft meer van een muis met een dichte beharing. Een vleermuis krijgt levende jongen die zij zoogt. Daarmee werd de twijfel aan de juistheid van de indeling bij de vogels zo groot dat ze verlaten werd. We zeggen nu dat een vleermuis tot de zoogdieren behoort.

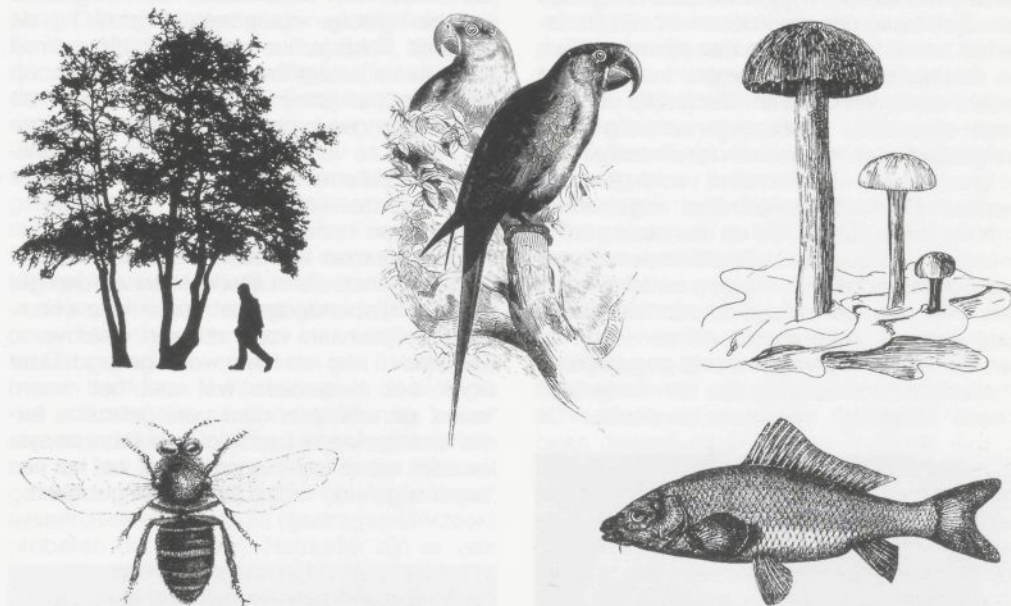
Het bovenstaande voorbeeld is een beetje naïef. De vleermuizen worden al eeuwenlang als zoogdieren gezien. Toch illustreert het de manier van werken in de systematiek. Telkens weer wordt de vraag gesteld bij welke groep we een bepaalde plant of dier moeten indelen. Niet omdat we alleen maar in een goede indeling geïnteresseerd zijn, maar vooral omdat de juiste indeling ons helpt om levenswijze, lichaamsbouw, verspreiding en evolutie van de organismen te begrijpen. Muizen en konijnen noemen we knaagdieren. Horen ze daarom bij elkaar in het systeem, zijn ze elkaars naaste familieleden? Of zit het met het knagen net als met het vliegen? Het is wel dezelfde functie, maar dat hoeft nog niet te betekenen dat de dieren die deze functie hebben bij elkaar moeten worden ingedeeld.

Op dit punt in de redenering gekomen doen we er goed aan eerst een meer fundamentele

vraag te stellen. Hoe kan iemand zeggen dat muizen en konijnen wel of niet samen moeten worden ingedeeld? Waar komt die verplichting vandaan? Ik zou willen antwoorden dat die verplichting ontstaat door onze eigen wens om de organismen zo goed mogelijk te groeperen, de best mogelijke indeling te vinden. Maar wat is die beste indeling dan? Bestaat er wel zoiets als een beste indeling? Berust het niet puur op onderlinge afspraak dat we sommige dieren vogels noemen en andere zoogdieren?

sieten. Voor biologisch onderzoek stellen we echter andere eisen.

In de biologie zijn we op zoek naar een ordening van planten en dieren in overeenstemming met wat ze werkelijk zijn, zodat samenvattende theorieën over bepaalde groepen van organismen kunnen worden opgesteld. Sinds 1859 menen biologen dat de wordingsgeschiedenis van de organismen, de *evolutie*, ons daarvan een begrip geeft. MAYR (1969) geeft aan hoe men naar zijn mening aan een natuurlijk systeem komt. Volgens hem ontstaat



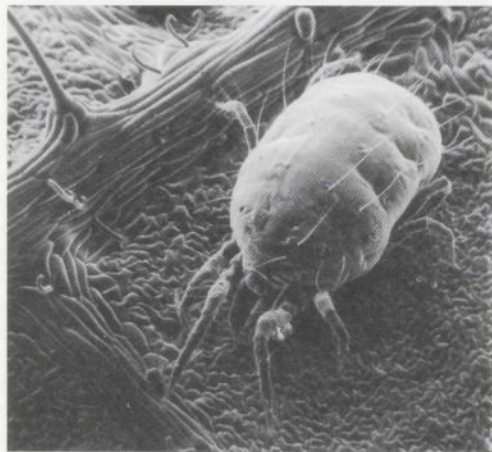
Verschillende levensvormen: els, ara, paddestoel, honingbij en karper

Deze vraag naar de beste indeling, het *natuurlijk systeem*, lijkt heel eenvoudig, maar is toch niet zo gemakkelijk te beantwoorden. Voor iemand die in een bos wandelt en trek heeft is de indeling in eetbare en oneetbare planten 'beter' dan een indeling volgens de nieuwste inzichten van de plantensystematiek. In de akkerbouw is het onderscheid tussen gewassen en onkruiden van meer belang dan het verschil tussen kruisbloemigen en compo-

dat door een *klassificatie* die berust op 'de ordening van organismen in groepen op basis van gelijkenis en verwantschap'. Systematiek streeft dus naar het vormen van groepen van verwante soorten, waarbij verwantschap op de een of andere manier wordt afgemeten aan gelijkenis, aan overeenkomsten en verschillen. In hoofdstuk IV gaan we nader in op het begrip soort, in hoofdstuk VI op de relatie tussen gelijkenis en verwantschap. Onder ver-

wantschap verstaan we dan, evenals in onze eigen familie, *afstamming* van dezelfde voorouder. Het systematisch en evolutiebiologisch onderzoek probeert de verwantschappen te ontrafelen op basis van vergelijking van kenmerken. Op grond van die analyse wordt dan een klassificatie, een ordening, opgesteld.

De aldus verkregen klassificatie helpt ons om greep te krijgen op de geweldige verscheidenheid van de levende natuur. Als we ons achtereenvolgens een paddestoel, een papegaai, een honingbij, een appelboom en een karper voorstellen, krijgen we daar enig idee van. Ook tussen de individuen van een en dezelfde soort, bijvoorbeeld tussen verschillende edelherten of appelbomen, kunnen nog grote verschillen bestaan. Deze rijke variatie, deze diversiteit, wordt tegenwoordig vaak aangeduid met het woord *biodiversiteit* dat betekent zoveel als 'diversiteit van de levende wezens'. De biodiversiteit staat nogal onder druk van onze cultuur, die op de natuur een nivellerende invloed heeft. Steeds meer soorten van planten en dieren dreigen uit te sterven. Ook veel van de variatie tussen individuen gaat verloren, bijvoorbeeld als een soort tot een klein aantal individuen wordt gereduceerd of als door de nivellering van hun leefgebied steeds dezelfde varianten overleven. De



Spintmijt

greep die wij mensen hebben gekregen op de verscheidenheid van de levende natuur is wel heel knellend geworden.

In de systematiek zijn niet alle verschillen van betekenis voor de indeling, bijvoorbeeld niet de verschillen tussen twee individuen van dezelfde groep. Het is juist de bedoeling dat we het planten- en dierenrijk groepsgewijze gaan overzien. Uiteraard kunnen we ons wel van elk individu afvragen tot welke soort of groep het behoort. Voor een fruitkever is het van belang of hij een appelboom of een pereboom plant, voor een onderzoeker op het gebied van biologische plaagbestrijding of hij de spintmijt *Tetranychus urticae* of de roofmijt *Amblyseius potentillae* onder zijn microscoop heeft. Het herkennen van exemplaren om ze thuis te brengen in de groep waartoe ze behoren en om ze van een naam te voorzien noemen we 'determineren'. Daarover zullen we het hier verder niet hebben.

De groepen in de klassificatie die een naam dragen noemen we *taxa* (enkelvoud *taxon*). De vele namen die in allerlei talen worden gebruikt corresponderen met één enkele wetenschappelijke naam voor het taxon, waarover in hoofdstuk II nog iets meer wordt gezegd. Daar wordt ook besproken wat met het woord 'taxon' en enkele andere veel gebruikte termen precies wordt bedoeld. In plaats van systematiek wordt tegenwoordig ook wel het van 'taxon' afgeleide woord taxonomie gebruikt.



Roofmijt

De eigen taak van de systematiek, de ordening van organismen op grond van de reconstructie van hun evolutie, is een van de centrale thema's van de biologie. In de natuurkunde wordt voor de verklaring van een verschijnsel bijna altijd verwezen naar de kleinste deeltjes, atomen, protonen, elektronen, quarks, maar in de biologie zijn in feite twee richtingen van onderzoek te onderscheiden: (1) functionele biologie en (2) evolutionaire biologie. De *functionele biologie* tracht via experimenten en modellen steeds dieper door te dringen in het functioneren van levende wezens. Daarbij worden vragen gesteld als: hoe komt de deling van een cel tot stand, hoe worden moleculen van voedingsstoffen door de darm opgenomen, enz. Hierbij spelen verklaringen op moleculair niveau een steeds belangrijker rol.

In de *evolutionaire biologie* wordt het accent gelegd op de geschiedenis van de levende natuur en op de relaties tussen organismen. De geschiedenis is in zekere mate actueel gebleven, omdat de erfelijke informatie die elk levend wezen in zich draagt geleidelijk is opgebouwd in miljoenen jaren van wisselwerking tussen organisme en milieu. Iets meer daarover in hoofdstuk V. We kunnen in de biologie niet volstaan met alleen naar kleinste bouwstenen te kijken. De blik moet ook gericht blijven op het gehele organisme en op zijn omgeving. Wetenschappen als oecologie, systematiek en ethologie (gedragsonderzoek) proberen dat te doen. Natuurlijk zijn er vele contactpunten tussen de richtingen (1) en (2). De genetica (erfelijkheidsleer) bestudeert zowel de organisatie van informatiedragende DNA-ketens in de cel en de wijze van overdracht van informatie (functioneel) als de wijziging en aanvulling van de informatie (evolutionair).

Systematiek is van betekenis voor andere vakgebieden binnen de biologie. In de biogeografie kan een theorie over de verspreiding van planten of dieren uitsluitend worden opgebouwd als we goede taxonomische inzichten hebben. Iets dergelijks geldt voor de oecologie. Omdat elke soort zeer speciale oecologische eisen stelt en in het grote geheel

een eigen rol speelt, is de studie van een levensgemeenschap pas goed mogelijk als de ertoe behorende soorten beschreven en benoemd zijn. Bovendien zijn de oecologische eisen van elke soort het resultaat van de evolutionaire geschiedenis die deze soort heeft doorgemaakt. Daarom moet een oecoloog bij zijn vergelijking van verschillende soorten kunnen uitgaan van goede gegevens over de verwantschap. In de experimentele fysiologie blijken onderzoeken met elkaar tegensprekende resultaten nog wel eens gebaseerd te zijn op veel op elkaar gelijkende maar toch verschillende soorten, die dan ook in fysiologie een beetje van elkaar verschillen. Ook de toegepaste biologische vakken zoals natuurbeheer, landbouwkunde en parasitologie moeten kunnen terugvallen op een gedegen kennis van de soorten waar hun belangstelling naar uitgaat.

Systematiek heeft daarnaast een eigen plaats in het geheel van de biologie en speelt een belangrijke synthetiserende en verbindende rol. Geen enkele eigenschap, morfologisch, oecologisch, biochemisch of van welke aard dan ook, is bij voorbaat oninteressant. Alle kunnen ze bijdragen om ons inzicht in de evolutie, en daarmee in de ordening van de organismen, te verdiepen. Een goede systematicus probeert daarom op de hoogte te blijven van de resultaten van andere biologische onderzoeken. Tevens blijkt de taxonomie aanleiding te geven tot vragen die boven de biologie uitgaan. Wat betekent het eigenlijk als we zeggen dat een soort werkelijk is wat ze door haar evolutie geworden is? Zo'n vraag maakt ons bewust van de wijsgerige positiekeuze, die achter de gehele biologie en in het algemeen achter alle vormen van wetenschapsbeoefening schuilgaat.

Zo zien we dat de systematiek ordent en vergelijkt en daarbij gebruik maakt van gegevens uit allerlei bronnen. Ordenen en vergelijken kunnen alleen geschieden als de organismen die geordend en vergeleken worden ook goed bestudeerd zijn. Ze moeten een naam hebben en we moeten weten hoe we ze kunnen herkennen. De studie van een nog onbekende plant of van een 'nieuwe' diersoort begint in de

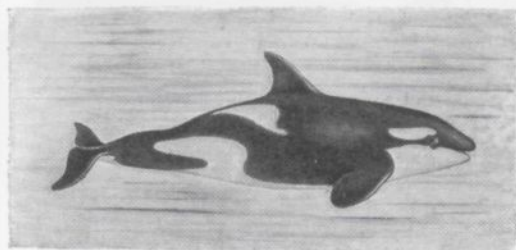
meeste gevallen met het beschrijven van uiterlijk en lichaamsbouw. Bijna altijd wordt dan gewerkt met geconserveerd materiaal, zoals met gedroogde planten, met opgezette insecten of met slangen, kikkers of planktonmonsters in een conserveervloeistof (vroeger wel 'sterk water' genoemd, het is meestal alcohol of formaline). Dit houdt ook in dat systematiek in haar volle omvang alleen beoefend kan worden in instituten waar men over een goed gedocumenteerde collectie beschikt, zoals herbaria, natuurhistorische musea of verzamelingen van levende schimmels. Nadat een beschrijving aan de hand van uiterlijke (al of niet microscopische) kenmerken is gemaakt worden gegevens van andere aard bij de taxonomie betrokken. Zo krijgen we het volgende lijstje van taken:

- Beschrijving en naamgeving van soorten.
- Bepaling van de verwantschap tussen soorten en groepen van soorten.
- Op grond daarvan bijstellen van de bestaande klassificatie.
- Studie van de variabiliteit die binnen soorten bestaat.

- Onderzoek naar de verspreiding en de levenswijze.
- Interpretatie van het geheel in het kader van de evolutietheorie.

Deze verschillende stappen worden niet precies in de genoemde volgorde afgewerkt. Eerder is het zo dat de resultaten van de bestudering van elk van de punten weer kunnen leiden tot herziening van de inzichten betreffende één van de andere punten. Bovendien zijn alle resultaten telkens weer voor herziening vatbaar in het licht van nieuwe gegevens of nieuwe theorieën. Zo zien we ook hier weer dat het onderzoek als het ware de wenteltrap van de kennis beklimt.

Voor verschillende groepen van dieren of planten is de studie soms in een geheel verschillend stadium. Van de vogels zijn bijna alle soorten beschreven en benoemd en weten we ook veel over verspreiding en levenswijze. De grote lijnen van de klassificatie zijn echter nog omstreden. Bij insecten is het precies omgekeerd. De verwantschappen van de grote groepen zijn vrij duidelijk, maar er zijn nog vele duizenden (miljoenen) onbeschreven soorten te ontdekken.



Enkele soorten zoogdieren: giraf, kattre en orca

Een goede klassificatie zoals we die uiteindelijk kunnen opbouwen heeft een aantal kwaliteiten die van algemeen belang zijn:

1. Ordenende waarde - de eerste aanzet tot het maken van een klassificatie was de behoefte aan ordening in de verscheidenheid van de natuur. Een goede klassificatie geeft ons daarvan een overzicht, helpt ons de gegevens te onthouden en biedt de mogelijkheid om informatie op een overzichtelijke manier op te slaan en terug te vinden, bijvoorbeeld in literatuursystemen.
2. Informatieve waarde - veel informatie wordt samengepakt in enkele woorden. Door te zeggen dat walvissen zoogdieren zijn geven we een indruk van de inwendige anatomie en van de levenswijze. Als we van een dier weten dat het een zoogdier is, dan hebben we, zonder dat te hebben onderzocht, al een idee van de voortplanting, de bloedsomloop enzovoort.
3. Wetenschappelijke waarde - een goede

klassificatie is onmisbaar voor het begrijpen van de evolutionaire achtergrond van de diversiteit en ook voor een goed begrip van de verspreiding van dieren en planten over de aarde (biogeografie).

4. Heuristische waarde² een klassificatie kan richting geven aan onderzoek, door ons op ideeën te brengen, bijvoorbeeld om bij een reeks van verwante organismen naar varianten van eenzelfde gedragspatroon of een bepaalde anatomische bijzonderheid te gaan zoeken. Een klassificatie geeft richting aan de keuze van modelsystemen voor fysiologisch onderzoek.

We vatten samen door aan te geven wat nu verder aan de orde komt. Waar gaat het om? Kort gezegd om twee dingen:

1. Inzicht geven in de manier waarop de organismen geordend worden.
2. Inzicht geven in de achtergronden van de orde die we in de natuur aantreffen.

II. Enkele begrippen

Kenmerken

Kenmerken zijn eigenschappen van organismen die kunnen dienen om ze van elkaar te onderscheiden. Zo kun je zeggen dat de vorm van de vrucht een kenmerk is voor appels of peren. Het aantal meeldraden van



Verskillende snaveltypen: kluut en staartmees

een bloem is een kenmerk, de lengte van de snavel van een vogel, de vorm van de vacuole in een eencellig wiertje. Maar een kenmerk behoeft niet een zichtbare eigenschap te zijn. Vogelzang is eveneens een kenmerk net zo goed als de geur en smaak van een paddestoel.

In de meeste grote groepen van organismen is in de loop van de tijd ontdekt welke kenmerken bij uitstek bruikbaar zijn om soorten te herkennen en te onderscheiden. Enkele voor-

beelden: bij zoogdieren kijkt men naar het patroon van de kiezen, bij insecten naar de chitineplaatjes van het copulatieapparaat (de genitalia), bij kreeftachtigen naar de vorm en beharing van de vele verschillende poten, bij grassen naar de bouw van de bloempakjes met hun kafjes en naaldjes. Taxonomen die zich in een bepaalde groep van dieren of planten (vaak hun leven lang) verdiepen vinden er soms nieuwe bruikbare kenmerken bij. Zo groeit het arsenaal van mogelijkheden om inzicht te krijgen in de ordening van de verscheidenheid.

Kenmerken worden in de systematiek op twee manieren gebruikt. In de eerste plaats zijn ze natuurlijk onmisbaar om soorten te herkennen en van elkaar te onderscheiden. Hoe zouden we weten dat een honingbij een honingbij was als je dat nergens aan kon zien? Dat is het *diagnostisch* gebruik van kenmerken. We zullen in hoofdstuk VI zien dat we kenmerken ook kunnen gebruiken om de *verwantschappen* van de verschillende soorten te bepalen, het fylogenetisch gebruik van kenmerken.

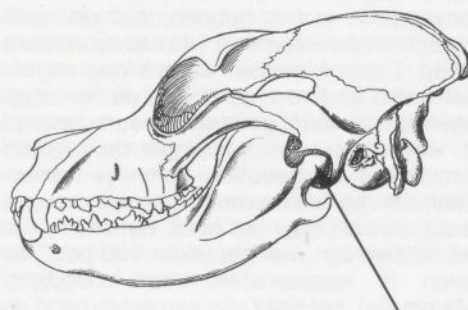
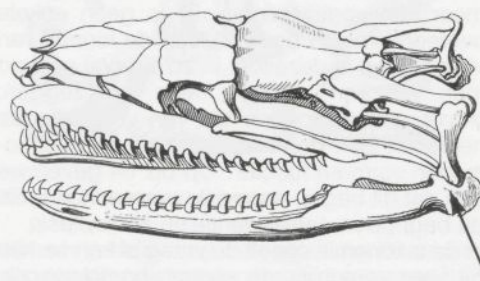
In de afgelopen twintig jaar is een nieuw type kenmerken in gebruik gekomen, de *biochemische kenmerken*. Deze worden ontleend aan de structuur van eiwitten (bv. enzymen) en van de erfelijke code, het DNA. Enerzijds maken ze vergelijking tussen zeer verre verwanten mogelijk. Aan de hand van structuurverschillen in het enzym cytochroom-c kunnen de schimmel *Neurospora*, de maisplant *Zea mays*, het fruitvliegje *Drosophila* en de mens *Homo sapiens* met elkaar worden vergeleken. Dat zou met aan de lichaamsbouw ontleende kenmerken volstrekt onmogelijk zijn.

Anderzijds kunnen subtiele verschillen in bepaalde enzymen gebruikt worden om dieren van dezelfde soort maar van verschillende

vindplaatsen te onderscheiden. De biochemie is zo een belangrijke versterking van het arsenaal van de systematiek geworden.

Homologie

Bij het vergelijken van organismen komt het erop aan om datgene te vergelijken wat vergelijkbaar is. Vergelijking van de kop van een kreeft met de kop van een hond leidt alleen maar tot de conclusie dat het twee zeer verschillend gebouwde organen zijn. De overeenkomst bestaat hoogstens daarin dat ze vooraan het lichaam gelegen zijn en nogal wat zintuigen en zenuwcentra bevatten. De ver-



De kaakgewrichten van een reptiel en een zoogdier

schillen zijn echter te groot om er in de systematiek iets mee te kunnen doen. Eigenlijk zijn een hond en een kreeft niet direct vergelijkbaar.

Met de kop van een hond en de kop van een waraan (een grote hagedis) ligt dat anders. Die zien er op het eerste gezicht zeer overeenkomstig uit. Ze zijn zeker vergelijkbaar. Toch is bij nader inzien het kaakgewricht bij zoogdieren anders gevormd dan bij reptielen. Bij reptielen bestaat het uit de botten *articulare* en *quadratum*, bij zoogdieren uit *dentale* en *squamosum*. Bij de reptielen zit de kop van het gewricht aan de bovenkaak, de holte aan de onderkaak. Bij de zoogdieren is het juist andersom.

Nu kunnen we ons afvragen of er in de kop van de hond misschien botten zijn die met het kaakgewricht (*quadratum* en *articulare*) van een waraan overeenkomen. Volgens de vergelijkend anatomische theorie van Reichert (IHLE et al., 1941) zijn er zulke beenstukjes, namelijk twee van de gehoorbeentjes. *Quadratum* en *articulare* zijn niet verdwenen, maar ingeschakeld bij de overbrenging van de geluidstrillingen van het trommelvlies naar het binnenoor. Van de reeks van drie botjes, hamer, aambeeld en stijgbeugel, correspondeert de hamer (*malleus*) in het binnenoor met het *articulare* en het aambeeld (*incus*) met het *quadratum*. Een eerste aanduiding in de richting van een functie van het *quadratum* bij het gehoor is ook bij de reptielen aanwezig. Het trommelvlies al ten dele aan dit bot aangehecht. Het derde gehoorbeentje, de stijgbeugel, komt ook bij de reptielen voor en wordt daar *columella* genoemd.

Om kort te kunnen zeggen dat twee verschillend gebouwde lichaamsdelen toch op een bepaalde manier met elkaar overeenkomen wordt het woord *homologie* gebruikt. Het is een centraal begrip in de systematiek. We zeggen bijvoorbeeld: het aambeeld is *homoloog* met het *quadratum*. De consequentie is, dat het kaakgewricht van de hond *niet homoloog* is met het kaakgewricht van de waraan. Het is namelijk uit andere beenderen opgebouwd. Door Owen (1804-1892) is dit begrip gedefinieerd door te zeggen: 'homologe organen zijn dezelfde organen onder elke verandering van vorm en functie'. Het is niet zo eenvoudig te zien wat het woord 'dezelfde' in deze definitie nou precies betekent. Het gaat niet

om identiteit, gehoorbeentjes en kaakgewricht zijn bepaald niet identiek. Bij benadering kunnen we drie mogelijke betekenissen voor dit woord 'dezelfde' geven. Het gaat om organen die in het geheel van het lichaam ongeveer op dezelfde plaats zitten, om organen die uit ongeveer dezelfde elementen zijn opgebouwd of om organen die we bij een hele reeks van soorten telkens een beetje anders uitgevoerd vinden. Er zijn dus drie morfologische criteria voor het herkennen van homologie: het positioneel criterium (dezelfde plaats of positie), het compositioneel criterium (dezelfde samenstelling of compositie) en het transitioneel criterium (met elkaar verbonden door overgangen of transitieën). Bij het vaststellen van de homologie van de gehoorbeentjes is ook gebruik gemaakt van gegevens uit de embryologie (de ontwikkeling van een dier voor de geboorte). In de nog nauwelijks ontwikkelde toestand van de schedel is veel duidelijker dan bij het volwassen dier de overeenkomstige plaats en opbouw van de betrokken beenstukjes waar te nemen.

Na de opkomst van de evolutietheorie kan het begrip homologie evolutionair gedefinieerd worden: 'bij twee verschillende soorten zijn die organen homoloog welke zijn af te leiden van hetzelfde orgaan bij een gemeenschappelijke voorouderssoort'. Voor de herkenning in de praktijk heeft deze definitie geen betekenis, is ze niet *operationeel*, daarvoor blijven we aangewezen op de drie morfologische criteria. De evolutionaire definitie laat ons echter wel begrijpen waarom we homologieën tegenkomen. In de loop van de geschiedenis zijn dezelfde bouwelementen voor verschillende doeleinden gebruikt. Ze verraden daarbij hun herkomst en kunnen ons zo behulpzaam zijn om de wordingsgeschiedenis te ontrafelen.

Illustratief voor het begrip homologie is het voorbeeld van de vleugels van vogels en vleermuizen uit hoofdstuk I. Met behulp van dit begrip kunnen we verduidelijken wat we daar hebben gezegd. Vleugels van vogels en vleermuizen zijn bevestigd aan de schoudergordel, hebben beide in hun skelet elementen die overeenkomen met opperarmbeens, spaakbeen, ellepijp en hand. Ze zijn dus homoloog

voor wat betreft plaats en opbouw uit dezelfde elementen. Ze zijn homoloog als voorste ledematen. Daarvan vinden we bij de gewervelde dieren een hele reeks, telkens in een iets andere uitvoering. De verbinding met de schoudergordel en de opbouw uit de genoemde beenelementen delen ze met de voorpoten van kikkers en paarden, met de vinnen van een walvis, met de arm van een mens. Ze zijn afgeleid van de voorpoten van de allereerste op het land levende viervoeter (taxon Tetrapoda). Maar ze zijn niet homoloog als vleugels, want de meest recente gemeenschappelijke voorouder van vogels en vliegende zoogdieren (vleermuizen) moet er als een primitief reptiel hebben uitgezien dat niet kon vliegen⁴.

De vleugels van vlinders verschillen nog veel meer van vogelvleugels. Er is geen enkele overeenkomst in bouw. Alleen de functie van vliegorgaan is dezelfde. In zo'n geval spreekt men van een *analogie*. Men kan zeggen: 'Analoog zijn organen die van verschillende herkomst zijn, doch min of meer overeenkomen in vorm en functie'. Op blz 64 geven we aan dat dit begrip ongeveer overeenkomt met de begrippen *convergentie* en *homoplasie*.

In de taxonomie speelt de vraag of kenmerken bij twee verschillende soorten homoloog zijn een belangrijke rol. De conclusie dat we met homologie te maken hebben, leidt niet automatisch tot een conclusie van nauwe verwantschap. Daartoe moeten we ook nog nagaan met welke andere organismen de homologe eigenschap wordt gedeeld, anders gezegd, op welk niveau van homologie de overeenkomst wordt aangetroffen. Sommige homologieën zijn zeer breed verbreid (van zeer hoog niveau), bijvoorbeeld het bezit van DNA in de cel. Andere zijn veel beperkter. Het bezit van haren is karakteristiek voor zoogdieren (Mammalia), het bezit van een echte hand die kan grijpen voor Primaten.

Maar we kunnen niet zeggen: de naaste verwant van de mens *Homo sapiens* is de chimpansee *Pan troglodytes*, want ze hebben allebei handen. Dan gebruiken we de homologie op het verkeerde niveau, in dit geval een te laag niveau. Behalve mens en chimpansee



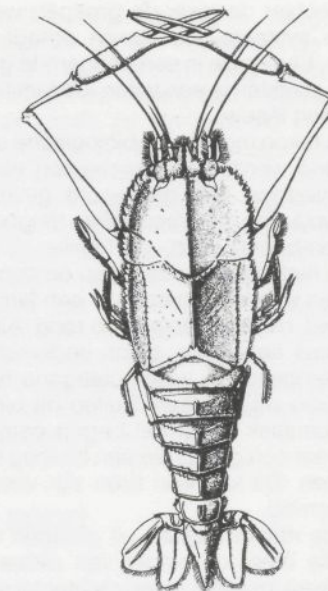
Diverse handen van Primaten

zijn er namelijk nog een groot aantal andere soorten die ook handen hebben (apen en halfapen).

Naast homologieën van de ene soort naar de andere zijn er ook homologieën binnen het lichaam aan te wijzen. De rechterarm is homoloog met de linkerarm. Armen zijn homoloog met benen, wervels zijn homoloog met elkaar (seriële homologie). Mooie voorbeelden van variaties op een thema (en dat is wat homologie eigenlijk is) zien we ook bij de ledematen der Crustacea (kreeftachtigen) die zich kunnen voordoen als antenne, kauwapparaat, looppoot of zwempoot.

Taxa en categorieën

In hoofdstuk I wordt een definitie gegeven van klassificatie: de ordening van organismen in groepen op basis van gelijkenis en verwant-



Verschillende soorten poten bij een kreeftachtige

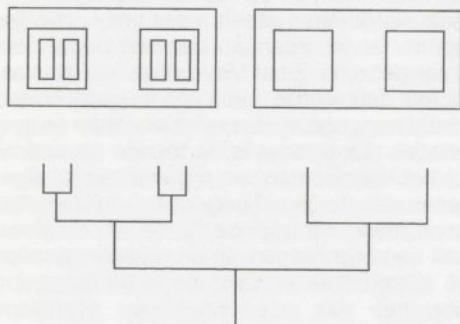
schap. Deze definitie is zowel van toepassing op de activiteit van het klassificeren (systematiek, taxonomie) als op het resultaat (systeem). Soms wordt een systeem weer taxonomie genoemd. De woorden worden dus nogal door elkaar gebruikt. Ernst Mayr, dezelfde die klassificatie definieerde, heeft een mogelijk onderscheid aangegeven tussen taxonomie en systematiek. *Taxonomie* is de theorie en praktijk van het klassificeren van organismen (of algemener: van dingen of begrippen); *systematiek* omvat meer, namelijk de studie van de diversiteit van organismen. In de meeste gevallen zijn 'systematiek' en 'taxonomie' als benaming voor het vak, de discipline, synoniem. Systematici (taxonomen) ervaren weinig verschil in betekenis als ze deze termen door elkaar heen gebruiken.

De taxonomie streeft naar de 'best mogelijke klassificatie', het natuurlijk systeem. Bij gelegenheid kunnen we op alle mogelijke manieren klassen vormen, bijvoorbeeld alle rode

dingen, alle eetbare dingen. Waar het ons om gaat zijn echter de taxa, de groepen van het natuurlijke systeem. Een taxon draagt altijd een naam. Een taxon is een benoemde groep. De klasse insecten is een taxon, de familie vinken, de soort leeuw

Dit begrip taxon moet in de biologische systematiek goed worden onderscheiden van het begrip *categorie*. Met dat woord geven we aan dat taxa van een bepaalde *ranghoogte* zijn, bijvoorbeeld soort of familie. Daarbij wordt dan niet meer gedacht aan de concrete organismen waaruit een soort of een familie is opgebouwd, maar alleen aan de rang. Als een systematicus een nieuw taxon onderscheidt, moet hij aangeven in welke categorie hij dat nieuwe taxon wil plaatsen. Buiten de biologische systematiek wordt het begrip categorie gebruikt voor een groep die een bioloog taxon zou noemen. Dit kan een bron zijn voor begripsverwarring.

De levende natuur bestaat uit groepen organismen, die meer of minder van elkaar verschillen. Twee insecten staan dicht bij elkaar dan een insect en een plant, binnen de groep van de insecten staan twee vliegen dicht bij elkaar dan een vlieg en een vlinder. Dit is de grondslag van de rangorde van steeds meer omvattende taxa.



Figuur 1. Twee manieren om een hiërarchische indeling af te beelden

Reeds in de oudheid onderscheidde men het genus, de meer omvattende groep, met daarin species, minder omvattende groepen. Een dergelijke manier van indelen wordt een

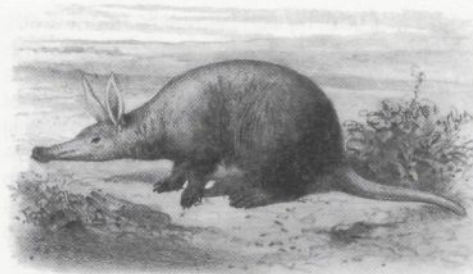
hiërarchische indeling genoemd⁵. In Figuur 1 is dat in beeld gebracht.

Linnaeus breidde het aantal categorieën uit tot 5, tegenwoordig worden er nog heel wat meer onderscheiden, maar in elk geval 7. De zeven categorieën rijk (*Regnum*), stam (*Phylum*), klasse (*Classis*), orde (*Ordo*), familie (*Familia*), geslacht (*Genus*) en soort (*Species*) moeten altijd worden aangehouden. De hiërarchie moet dus altijd tenminste zeven stappen omvatten. Voor taxa met veel soorten en een grote diversiteit, bijvoorbeeld voor de klasse van de insecten, kan het aantal categorieën worden uitgebreid. Zo kan men bijvoorbeeld voegsels super- en sub- aan alle namen van categorieën toevoegen en spreken van subphylum of superfamilie. Ook worden wel nieuwe benamingen ingevoerd en noemt men bijvoorbeeld een groep van genera een tribus (meervoud tribus of triben). In de botanie is het gebruikelijk de phyla afdelingen (*Divisiones*) te noemen, waarbinnen dan weer onderafdelingen worden onderscheiden (de grove den hoort dus thuis in de divisio Spermatophyta, subdivisio Gymnospermae). Een voorbeeld verduidelijkt dit:

Regnum	Animalia	Plantae
Phylum	Chordata	Spermatophyta
Classis	Mammalia	Coniferopsida
Ordo	Carnivora	Coniferales
Familia	Canidae	Pinaceae
Genus	<i>Canis</i>	<i>Pinus</i>
Species	<i>lupus</i>	<i>sylvestris</i>
Nederl. naam	wolf	grove den

NB: Namen van genera en soorten worden in de literatuur bijna altijd *cursief* gedrukt.

Door de afspraak dat we van elke soort tenminste de zeven basiscategorieën moeten



Aardvarken

aangeven, kan het voorkomen dat een zeer afwijkende soort op z'n eentje in een bepaald geslacht wordt geplaatst. Ook dat genus kan weer alleen een aparte familie vormen. Een goed voorbeeld is het aardvarken *Orycteropus afer*, de enige soort van het genus *Orycteropus*, dat alleen de familie Orycteropodidae uitmaakt. De Orycteropodidae zijn de enige familie van de orde Tubulidentata. Deze orde omvat dus slechts één soort. Als een taxon niet verder is ingedeeld noemen we het monotypisch. De orde Tubulidentata is *monotypisch*, omdat ze maar één familie bevat. Het tegengestelde van monotypisch is polytypisch. De begrippen polytypisch en monotypisch kunnen op categorieën van elke ranghoogte worden toegepast, maar het begrip polytypisch wordt gewoonlijk alleen voor soorten met een onderverdeling gebruikt (zie hoofdstuk IV). Voor genera, families en orden spreekt het eigenlijk vanzelf dat ze verder ingedeeld zijn en dus polytypisch. Monotypische genera of taxa van hogere orde zijn een uitzondering.

Zolang we het hebben over redelijk nauwverwante organismen is de plaatsing van taxa in categorieën (dat is dus de bepaling van de ranghoogte van groepen) niet zo'n groot probleem. Vaak wijst de traditie de weg. Zodra ver uiteen staande planten of dieren worden vergeleken zijn de categorieën niet meer gelijkwaardig. We weten niet of een orde van insecten met een orde of een klasse van Vertebrata (gewervelde dieren) equivalent is. Zelfs binnen de groep van de vogels verschillen de families van niet-zangvogels vaak veel

meer van elkaar dan de soortenrijke zangvogelfamilies. Elke indeling in categorieën berust daarom op een keuze van de taxonoom die zich met de groep bezig houdt. Dit betekent niet dat de hiërarchische verwantschapsrelaties (zoals ze bijvoorbeeld in Fig. 1 zijn weergegeven) willekeurig zijn. Toch is het enigszins arbitraire karakter van de ranghoogte voor sommigen aanleiding geweest om het bestaan van taxa van hogere categorie dan maar helemaal te ontkennen. Alleen de soorten zouden reëel in de natuur aanwezig zijn. De orde zou dan door de systematicus niet worden ontdekt, maar voor het gemak aan de natuur worden opgelegd. In hoofdstuk VI wordt ingegaan op de vraag hoe de verwantschap op een objectieve manier kan worden vastgesteld.

De soort

De soort is een categorie van een heel bijzonder karakter. Het is de grondslag voor de taxo-



Bloeiwijze en eikel van zomereik

nomie. Het woord komt uit het alledaagse spraakgebruik. Daar zegt men veelal 'het soort', terwijl biologen spreken over 'de soort', mogelijk onder invloed van de wetenschappelijke term 'de species'. We kunnen dit begrip soort het beste benaderen door eerst even stil te staan bij de soorten die we waarnemen op

dezelfde plaats en dezelfde tijd. Soorten zijn dan meestal goed gekarakteriseerd en goed te herkennen voor wie weet waarop hij moet letten, bijvoorbeeld zomereik en wintereik, merel en zanglijster. Het ligt voor de hand dat juist die duidelijke lokale discontinuïteiten aanleiding zijn geweest om het begrip soort te gaan hanteren. Heel strikt geredeneerd kan men eigenlijk niet zeggen, dat men soorten ziet. Men neemt organismen waar, waarvan men duidelijk kan zien tot welke soort ze behoren. Soms zijn de verschillen tussen soorten op het eerste gezicht heel gering.

Soorten zijn te herkennen, omdat de eigenschappen of kenmerken van de soort in elk individu tot uiting komen. Die kenmerken blijven behouden van de ene generatie naar de volgende. Organismen die tot één soort behoren, planten zich met elkaar voort en in de regel niet met individuen van andere soorten. Reeds in de oudheid werd dit weergegeven door de zin 'het gelijke brengt het gelijke voort'. In hoofdstuk IV gaan we uitvoerig in op het soortbegrip en op de manier waarop uit één soort twee of meer andere soorten kunnen ontstaan.

Nomenclatuur

De nomenclatuur van planten en dieren berust op twee eenvoudige principes. Het eerste daarvan is de *binair naamgeving*. Dit houdt in dat elke soort een tweeledige wetenschappelijke naam heeft. Het eerste deel is de genusnaam, het tweede de soortnaam (*epitheton specificum*). De genusnaam wordt altijd met een hoofdletter geschreven, het epitheton specificum altijd met een kleine letter. De binaire naamgeving is voor het eerste consequent toegepast door Carolus Linnaeus (zie blz 24) die daarmee de grondlegger van de tegenwoordige systematiek is geworden.

Bij het geven van namen zijn er twee mogelijke problemen. Het ene is *homonymie* (gelijknamigheid). Die ontstaan wanneer twee verschillende planten of twee verschillende dieren dezelfde naam zouden krijgen. Dit kan voorkomen wanneer de ene auteur niet van de

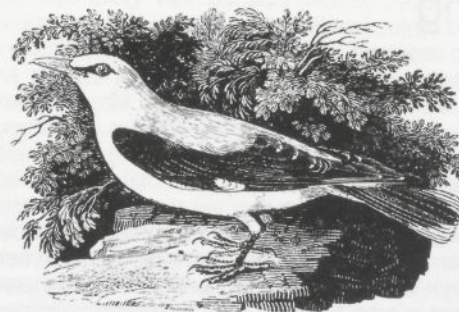
andere weet dat hij een bepaalde naam reeds eerder heeft gebruikt. Het tweede probleem is *synonymie* (meer namen voor hetzelfde taxon). Deze ontstaat als een auteur niet weet dat een bepaald taxon al een naam heeft. Hij gaat het dan opnieuw benoemen. In beide gevallen wordt de één-op-één relatie tussen naam en organisme verbroken. Daarvoor is een oplossing gevonden door het vaststellen van de *prioriteitsregel*.

De prioriteitsregel is het tweede principe van de nomenclatuur. Ze houdt in dat in gevallen van homonymie of synonymie in hetzelfde rijk (dieren- of plantenrijk) de laatst gegeven naam niet geldig is. Als het om een geval van homonymie gaat, moet er voor de laatst benoemde soort een nieuwe naam worden bedacht, die de oude kan vervangen. Dit geldt als de genusnaam niet uniek is en ook als binnen één genus twee soorten hetzelfde epitheton specificum zouden krijgen.

Wanneer we te maken hebben met synonymie dan zijn aan één taxon meerdere namen gegeven. Dit kan bijvoorbeeld gebeuren als een auteur niet wist dat de soort die het onderzocht al een naam had. In de vorige eeuw werden soorten ook wel opnieuw benoemd als men de naam niet passend vond. De prioriteitsregel schrijft in dit geval voor dat alle namen die later zijn gegeven ongeldig zijn. In beide gevallen geldt dus: de oudste naam is de geldige.

Een genusnaam moet binnen het planten- of het dierenrijk uniek zijn. De soort aanduiding mag, mits in verschillende genera toegepast, herhaald worden. Bijvoorbeeld: *Motacilla alba* witte kwikstaart, *Calidris alba* drieteenstrandloper, *Abies alba* zilverspar, *Populus alba* abeel. De genusnaam *Ammophila* wordt zowel voor een plant (helm *Ammophila arenaria*) als een dier (graafwesp *Ammophila campestris*, zie blz 35) gebruikt. Dit is toegestaan.

De prioriteitsregel blijkt in haar uitwerking tot heel ingewikkelde problemen aanleiding te geven. Deze zijn niet taxonomisch en nog minder biologisch van aard, maar vooral historisch en juridisch. Ze geven aanleiding tot uitgebreide discussies, waarbij de nomenclatuurcommissies voor planten of dieren het



Wielewaal

verlossende woord moeten spreken. Er gaan vaak jaren overheen voor het zover is.

Voor wat betreft de geldigheid gaan de *plantkundigen* thans terug tot 1753, het jaar van uitgave van *Species Plantarum* van Linnaeus, de *dierkundigen* tot 1758, het jaar van uitgave van de tiende editie van Linnaeus' *Systema Naturae*. Oudere namen doen dus niet mee voor de toepassing van de prioriteitsregel.

Als een soort wordt overgebracht naar een ander genus, moet zij haar oudste epitheton specificum (soortnaam) meenemen. In de zoölogische nomenclatuur is het daarbij toegestaan dat de genusnaam en de soortnaam gelijklopend worden. Voorbeeld: Linnaeus heeft in 1758 de wielewaal beschreven onder de naam *Coracias oriolus*. In 1766 vond hij dat de wielewaal geen *Coracias* (scharrelaar) was, maar in een eigen genus *Oriolus* thuishoorde. Hij noemde de soort toen *Oriolus galbula*. Volgens de prioriteitsregel is dat verboden⁶. De oude soortnaam *oriolus* blijft geldig.

Daarom heet de vogel nu *Oriolus oriolus* (Linnaeus, 1758). Deze aanduiding van Linnaeus als de man die de soort heeft benoemd staat tussen haakjes, omdat de oorspronkelijke genusnaam niet *Oriolus* was.

Om tot zoveel mogelijk uniformiteit te komen zijn nog meer regels van kracht (de Code) waaraan iedereen zich bij de naamgeving moet houden. Aanvankelijk bestonden dergelijke regels niet, hetgeen vooral in de botanie tot een chaos leidde omdat men in Amerika ca. 1900 naar een absolute prioriteit van de eerste (oudste) geldige publikatie streefde en men in Europa behoudender was door bescherming (conservering) van ingeburgerde namen; daarnaast was men het oneens over het beginpunt van de geldigheid en hadden de Britse botanici ook nog een eigengereide opvatting over de naamgeving bij de herplaatsing van soorten in een ander genus.

Hoewel reeds in de jaren zestig van de vorige eeuw een botanische nomenclatuurcode was uitgewerkt door De Candolle, duurde het tot het botanische congres te Cambridge in 1935 vóór men het eens werd. De zoölogen waren reeds eerder tot uniformiteit gekomen, maar door diverse oorzaken zijn de regels van de zoölogische nomenclatuur anders dan die van de botanische code. De zoölogische regels bieden meer mogelijkheden om ingeburgerde namen te handhaven en stellen minder zware eisen ten aanzien van de vermelding van de naam van degene die de soortnaam het eerst heeft voorgesteld (auteursnaam). Overigens is vermelding van auteursnamen niet verplicht, noch in de botanie, noch in de zoölogie. Ze behoren in strikte zin niet tot de naam zelf.

III. Historische ontwikkeling

De vroege systematiek

De noodzaak om organismen te kennen, dat wil zeggen een plant of dier te kunnen herkennen tussen en te onderscheiden van andere planten (of dieren) is zo oud als de menselijke beschaving. Misschien zelfs ouder, ook dieren moeten soortgenoten, belagers, voedselplanten enz. kunnen herkennen. Natuurvolken zijn vaak goede botanici en zoölogen, zeker voor zover het organismen betreft die een bepaalde rol kunnen spelen in hun levenspatroon. Ze kennen planten en dieren die eetbaar, schadelijk of giftig (in dubbele zin: als gevaarlijk voor de gezondheid en als bruikbaar in pijlgif) zijn; nuttig voor het gebruik of geschikt als sieraden of als geneesmiddelen. Een en ander kan een levenskwesie zijn. De kennis wordt in de meest oorspronkelijke vorm overgeleverd van de ene generatie op de andere en daarbij spelen de aanduidingen van bepaalde karakteristieke eigenschappen een belangrijke rol. Bij de K'ung bosjesmannen bijvoorbeeld werd pijlgif bereid uit de poppen van een kever die als larve slechts op één soort struik van het genus *Commiphora* schijnt te leven. De struik diende herkend te worden want de verpopping geschiedt ondergronds en de bodemlaag onder de struik moest op de hand worden uitgezift.

De eerste indeling is voorwetenschappelijk en heeft te maken met begripsvorming en taalontwikkeling. Wij spreken de taal zonder ons de structuren ervan bewust te maken. Dat geldt niet alleen voor de formele structuren, maar ook voor de inhoudelijke. Natuurvolken hebben vaak een rijk geschakeerde taxonomie die alleen mondeling wordt overgeleverd. Wetenschappelijk wordt een taxonomie als de woorden tot op zekere hoogte technische termen worden en hun aureool van gevoelsmatige betekenisnuances moeten prijsgeven. Je

måg een egel geen stekelvarken meer noemen en een cavia geen marmot, omdat in een boek staat welke naam ondubbelzinnig aan deze dieren toekomt. Een hazelworm lijkt een slang, maar is eigenlijk een hagedis. Een eikeboom is nauwer verwant met een korenaar dan met een denneboom. Dit zijn maar een paar voorbeelden van deze ontwikkeling. Die moeten we overigens niet te ver voeren. Zodra we ons in het dagelijks leven buiten het taalveld van de biologie begeven is er geen reden om de woorden zo sterk op hun wetenschappelijke ondubbelzinnigheid vast te pinnen.



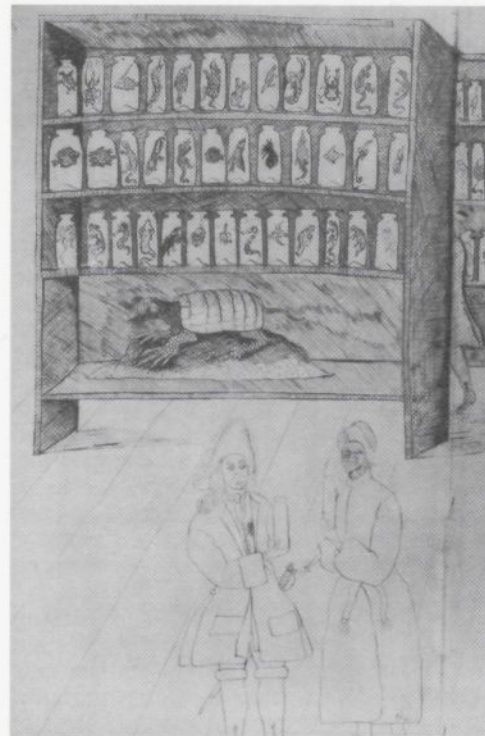
Gele gentiaan uit het Kruidboek van Dodoens)

De uitvinding van de schrijfkunst leidde er reeds in de Oudheid toe dat allerlei zaken betreffende planten en dieren - met de mens bijna steeds als middelpunt - werden opgetekend. Vooral de planten ontvingen aandacht omdat de meeste volksgeneesmiddelen van plantaardige herkomst zijn. De grote Griekse geleerde Aristoteles (384-322 v. Chr.) heeft zich uitvoerig met het onderzoek van planten en dieren bezig gehouden. Hij bezat een natuurwetenschappelijke verzameling en heeft verschillende boeken over de dierkunde geschreven. Men zou hem als de eerste wetenschappelijke taxonoom kunnen beschouwen. De geneeskrachtige kruiden werden reeds vrij uitvoerig behandeld door Dioscorides (1e eeuw na Chr.). Deze traditie herleefde in de late Middeleeuwen, toen vele zogenaamde

kruidboeken werden gepubliceerd. De geneeskrachtige kruiden werden in instructietuinen voor toekomstige artsen, chirurgijns en apothekers gekweekt. Hieruit ontstonden bij de universiteiten de horti (de oudste in Nederland, de Leidse Hortus Botanicus, dateert van het begin van de 17de eeuw, de Amsterdamse van ca. 1680). De eerste hoogleraren in de plantkunde doceerden de geneeskrachtige planten aan de toekomstige medici; van biologie is eigenlijk pas na ongeveer 1830 sprake. Ook de eerste zoölogen doceerden anatomie en histologie aan studenten in de medicijnen.

Tegen het eind van de Middeleeuwen begon door de stijgende rijkdom en het toenemende handelsverkeer tussen West en Oost, in Europa een groep van rijke koopmans- en ambachtslieden te ontstaan met belangstelling voor cultuur, literatuur en wetenschap. Uit vele delen van de wereld brachten handelaars en zeelieden allerlei naturalia naar Europa die dikwijls hun weg vonden naar naturalien-kabinetten, eigenlijk kleine particuliere musea, die vooral in de 18de eeuw zeer populair waren. Daardoor ontstond de behoefte aan een ordening en een identificatie van zulke verzamelingen, hetgeen leidde tot het verschijnen van beschrijvingen van dieren en planten in soms fraai geïllustreerde werken. Ook in de nieuw ontdekte werelddelen waren kolonisten actief en tekenden allerlei wederwaardigheden op van planten en dieren die soms ter plaatse ook werden getekend of geschilderd⁷. Uit de overzeese gewesten bereikten ook zaden, levende planten en levende dieren Europa en kregen bekendheid door het kweken van deze gewassen in de horti en het houden van de dieren in dierentuinen (die toen vaak eigendom waren van rijke particulieren en van vorsten). Zodoende zijn ook een aantal Zuidafrikaanse, Amerikaanse en Indonesische planten voor het eerst gekweekt in de hortus van Amsterdam (vóór 1690), onder andere de Oostindische kers (*Tropaeolum majus*, overigens afkomstig uit Zuid-Amerika), de stamouder van de tuingeranium *Pelargonium zonale* en andere.

De systematiek van al die nieuwe planten en



Kabinet van Levinus Vincent in 1701. Tekening Jan Velten

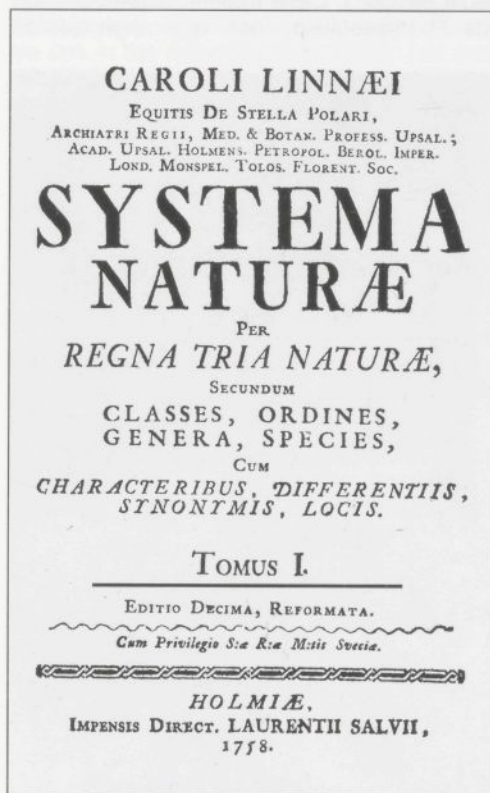
dieren was vaak chaotisch, de volgorde van de platen in platenatlassen soms geheel willekeurig. Omstreeks 1700 begon zich echter een zeker streven naar eenheid in de beschrijving en in de daarvoor te gebruiken terminologie af te tekenen. In dit verband kunnen de namen van John Ray (1627-1705) en Tournefort (1656-1708) genoemd worden. Men dient hierbij te bedenken dat de kennis van de generatieve voortplanting van (hogere) planten nog miniem was; zelfs Linnaeus onderscheidde de groep van de Cryptogamen (de in het verborgene bloeienden) waarvan de ware toedracht der seksuele processen eerst omstreeks een eeuw later door het werk van Hofmeister (1824-1877) bekend werd. Voor een aantal diergroepen geldt hetzelfde; de metamorfose van de insecten bijvoorbeeld werd eerst vrij laat doorgrond, onder andere door het minutieuze werk van Jan Swammerdam (1637-1680).

Linnaeus

Langzamerhand begon een zekere manier van aanpak ingang te vinden, de *typologische systematiek*. Men beschreef volgens een methode die berust op een fundamentele gelijkheid van structuureenheden die wij nu vaak nog als taxonomische groepen (taxa) herkennen. Deze typologische methode gaat uit van een gemeenschappelijk bouwplan. Men past de beschrijving van elk ondergeschikt taxon aan het plan van het taxon van hogere rangorde aan. Juist door de onderlinge ongelijkheid van de ondergeschikte taxa krijgt het taxon van hogere rang een algemener en meer omvattend organisatieplan. Deze methode is na de eerste publikaties van Linnaeus (1707-1778) geperfectioneerd. Linnaeus paste ze toe door uit het algemene plan van kenmerken de meest karakteristieke en discriminerende bijzonderheden te lichten die dan het betreffende taxon definiëren. Een bepaalde familie heeft dan het kenmerk 'boomachtig' (alle vertegenwoordigers zijn bomen). Vervolgens kan blijken dat de bladeren enkelvoudig zijn en

veernervig (niet anderszins) en dat alle vertegenwoordigers één- of tweehuizig zijn. Zodoende ontstaat een wat scherper omlijnd beeld dat na verdere analyse het typologische beeld vormt van de familie Fagaceae (eiken, beuken, tamme kastanjes en verwanten): de *diagnose*.

De primaire verdienste van Linnaeus is het onderkennen van deze diagnostiek en de koppeling aan een consequente codering, al is zijn systeem dat vooral op aantallen meeldraden en stampers berustte, reeds lang verlaten. De nomenclatuur werd niet alleen eenvoudig uniform, en voor iedereen hanteerbaar, maar tevens een hulpmiddel voor de klassificatie op typologische basis. Enkele tijdgeno-



Titelpagina 10^e editie *Systema Naturae* van Linnaeus

ten van Linnaeus bestreden zijn methode (vooral de Fransman Adanson, 1727-1806) en propageerden een *synthetische* benadering waarbij van zoveel mogelijk kenmerken gebruik wordt gemaakt. De praktische successen van het Linnaeaanse systeem, waarvan men in zijn tijd verwachtte dat binnen afzienbare tijd alle organismen geklassificeerd zouden zijn, leidden tot een zegetocht. Eerst in zijn latere (botanische) geschriften geeft Linnaeus blijk naar de synthetische benadering over te hellen. Linnaeus beseftte dat een aantal taxa een duidelijk samenhangende eenheid kunnen vormen hoewel zij in zijn starre systeem gescheiden worden. Een heel simpel voorbeeld kan dit illustreren aan de hand van het zogenaamde seksuele (en kunstmatige) systeem van Linnaeus voor de (hogere) planten dat in de eerste plaats uitgaat van het aantal meeldraden (Monandria (met één meeldraad), Diandria (met twee meeldraden), Triandria (met drie) enz.). Bij het genus *Potentilla* komen volgens de gangbare (moderne) opvatting soorten met viertallige bloemen en andere met vijftallige bloemen voor. Deze werden bij Linnaeus bij resp. de Tetrandria en de Pentandria ondergebracht, zodat de viertallige tormentil *Potentilla erecta*, bij Linnaeus in een ander genus *Tormentilla* geplaatst moest worden. Hij realiseerde zich dat hij op dit punt het natuurlijk systeem niet benaderde. Een dergelijke overwaarding van één kenmerk komt tot op de dag van heden nog wel eens voor, al is de algemene tendens tegenwoordig het zorgvuldig afwegen van de betekenis van vele kenmerken. Linnaeus' verdienste voor de ontwikkeling van de zoologische systematiek is van andere aard geweest. Het zoologische deel van zijn *Systema Naturae* was een eerste aanzet tot een overzichtelijke indeling van alle toenmaals bekende dieren. Hij onderscheidde 6 hoofdgroepen (classes): Mammalia, Aves, Amphibia, Pisces, Insecta en Vermes. Daarvan bevatte de groep Vermes niet alleen alle wormvormige dieren maar ook vele andere zoals Mollusca (schelpdieren, bijvoorbeeld slakken en mosselen), zeesterren en holtedieren. Linnaeus was meer botanicus dan zoö-

loog. Zijn belangstelling ging nog het meest uit naar vogels en insecten. Andere groepen werden door zijn vrienden en leerlingen bewerkt. In de huidige indeling van de geleedpotigen (Arthropoda) zijn de grote lijnen van zijn klassificatie van de classis Insecta nog te herkennen. Na de tijd van Linnaeus voltrok zich een steeds duidelijker wordende scheiding in een zoologische taxonomie en een botanische die elk hun eigen weg gingen en als afzonderlijke disciplines kunnen worden beschouwd. Momenteel ziet men weer een toenadering doordat dezelfde begrippen en technieken (bijvoorbeeld de fylogenetische benadering en de biochemische technieken) worden toegepast.

Van Linnaeus tot Darwin

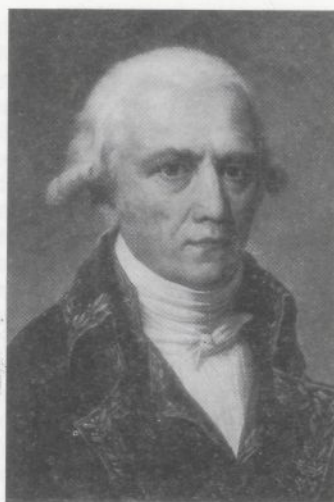
De eeuw die de publikatie van *Systema Naturae* (10^e editie 1758) scheidde van de publikatie van Darwins *The Origin of Species* (1859) werd gekenmerkt door twee ontwikkelingen: een enorme toename van het aantal bekende soorten planten en dieren en een groeiend gevoel dat de overeenkomsten tussen de organismen verklaard zouden kunnen worden door echte genealogische verwantschap. De toename van het aantal beschreven soorten was grotendeels toe te schrijven aan de ontsluiting van flora en fauna van de tropen door ontdekkingsreizen. Reeds Linnaeus had correspondenten die hem uit vele delen van de wereld planten stuurden. Later werd Parijs een centrum waar naturalia uit de hele wereld werden verzameld in het museum van de Jardin des Plantes. Een dominerende figuur daar was Buffon (1707-1788) een zeer geïnspireerd schrijver en tegenspeler van Linnaeus, die hij een veel te dor systematiserende geest vond. Buffon was afkerig van de binaire wetenschappelijke nomenclatuur, hij benoemde de dieren in het Frans. Zijn voornaamste werk is de in vele edities verschenen en in vele talen vertaalde *Histoire naturelle générale et particulière* (36 delen, 1749 tot 1789).



Linnaeus



Darwin



Lamarck

Ook in Nederland werd druk verzameld, eerst door particulieren, later in de musea van Leiden en Amsterdam. Vooral het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden was zeer actief en zond vele verzamelaars naar Nederlands Indië onder auspiciën van de Natuurkundige Commissie (1820-1850). Velen van hen stierven binnen één of enkele jaren na hun aankomst in de Oost, maar zonden toch zeer grote collecties naar Nederland. Ook vanuit andere landen trokken verzamelaars over de hele wereld.

De gedachte van veranderlijkheid van de soorten, die uit elkaar zouden kunnen zijn voortgekomen werd voor het eerst uitgesproken door Lamarck (1744-1829) in zijn *Philosophie Zoologique* (verschenen in 1809). Hij kon echter geen mechanisme voor de veranderingen aangeven. Hij veronderstelde dat organismen door een innerlijke drang gemodificeerd konden worden onder invloed van uitwendige omstandigheden en dat deze veranderingen dan werden doorgegeven aan het nageslacht. Tevens ging hij ervan uit dat in de natuur een tendens naar steeds grotere complexiteit aanwezig was. Deze gedachte correspondeert met de opvatting dat de natuur een reeks van lager naar hoger vormt, een

scala naturae. De erfelijke overdracht van tijdens het leven verworven modificaties is thans het belangrijkste bezwaar dat tegen Lamarcks theorieën kan worden aangevoerd. Toch heeft deze een grote aantrekkingskracht uitgeoefend. Ook nu nog worden soms meningen verkondigd die Lamarckistisch zijn met betrekking tot de erfelijkheid van verworven eigenschappen.

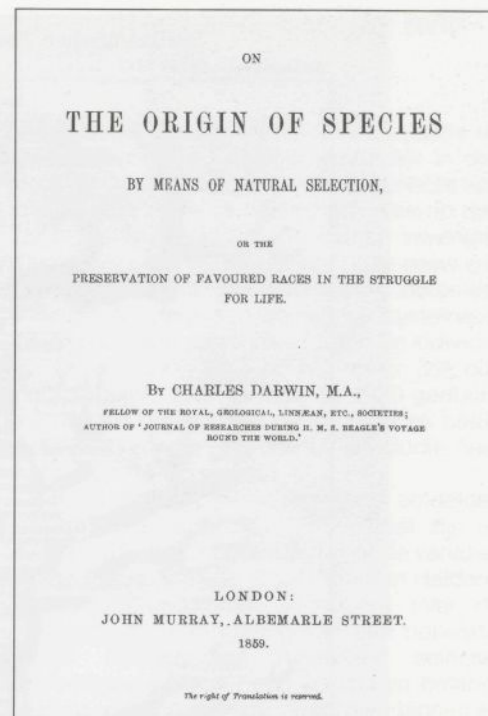
Verzet tegen op de scala naturae gebaseerde gedachten rees veel eerder. Reeds tijdens zijn leven werd Lamarck bestreden door de grote anatoom Cuvier (1769-1832). De soms fel oplopende discussies culmineerden in een openbaar debat te Parijs tussen Cuvier en een aanhanger van Lamarck. Cuvier, een uitstekend redenaar, verdedigde zijn catastrofentheorie die onder andere berustte op de vaak plotselinge veranderingen in de samenstelling, de structuur en de fossielinhoud in opvolgende aardlagen. Wij weten thans dat dergelijke discontinuïteiten verklaard dienen te worden door verlies van pakketten van sedimenten door erosie, maar zijn catastrofentheorie poneerde dat telkens een complete schepping werd vernietigd door een mondiale natuurramp (catastrofe), waarna een nieuwe scheppingsfase begon met een andere plan-

ten- en dierenwereld.

De belangrijkste bijdrage van Cuvier en enkele andere Franse zoölogen (onder andere Geoffroy Saint Hilaire, 1772-1844) was de ontwikkeling van de *idealistische morfologie*. Bij het vergelijken van reeksen organismen krijgt men vaak de indruk dat ze volgens een bepaald schema zijn gebouwd, dat zich met kleinere of grotere wijzigingen telkens herhaalt. Zo'n schema zou je bouwplan kunnen noemen en de idealistisch morfologen probeerden de bouwplannen van verschillende diergroepen van elkaar 'af te leiden'. Daarbij werd niet aan afstamming gedacht. In deze kring van morfologen is ook het begrip homologie (zie hoofdstuk II) ontwikkeld. De Duitse schrijver Goethe (1749-1832) heeft zich enthousiast met het zoeken naar homologieën bezig gehouden. Hij is het ook die de term *morfologie* heeft ingevoerd.

De evolutietheorie

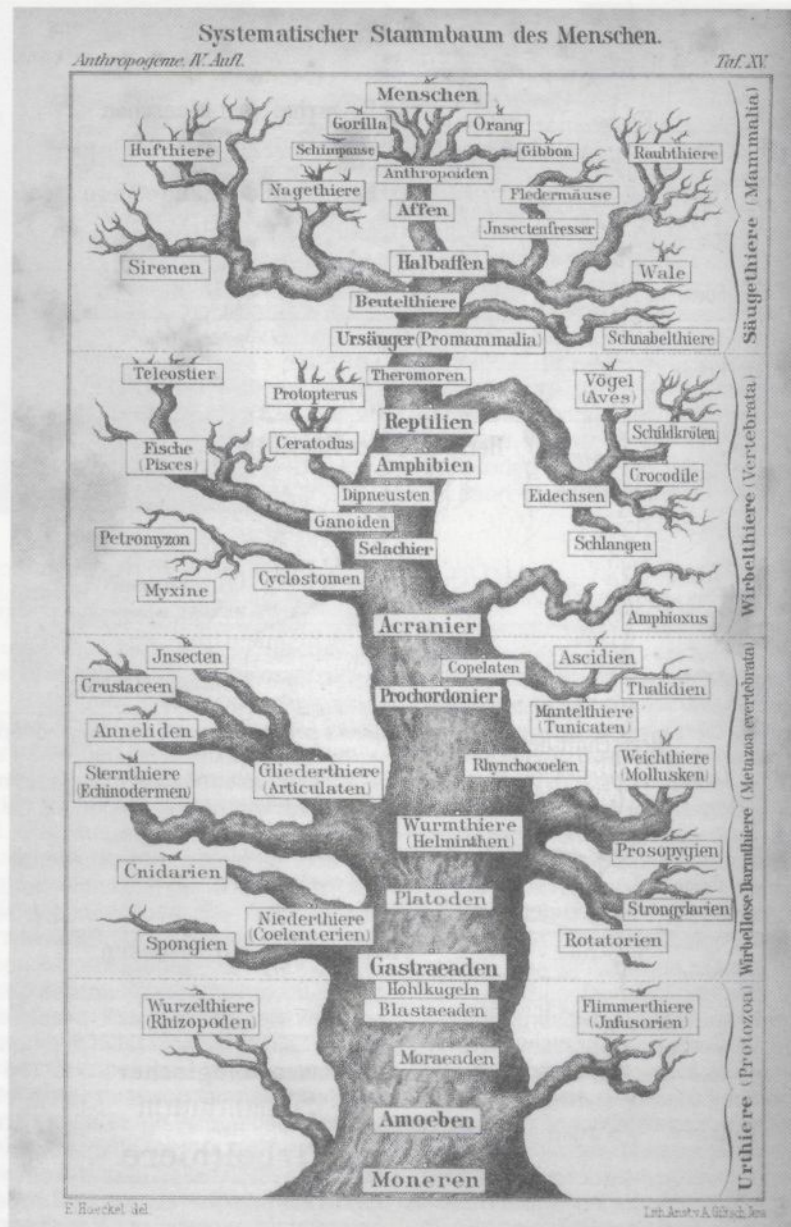
Het duurde tot Darwin (1809-1882) zijn *The Origin of Species* (verschenen in 1859) publiceerde, alvorens de gedachte aan een echte evolutie door afstamming weer actueel werd (alhoewel in de periode na Cuvier wel enkele ideeën in die zin geopperd waren). Darwins mechanisme voor evolutionaire verandering was *natuurlijke selectie*⁸ en daarover heeft hij veel documentatie aangedragen, onder andere door een parallel te trekken met de selectie door de mens bij huisdieren. Alvorens selectie kan inwerken dient er een variabel substraat te zijn. Om het ontstaan van wat wij nu nieuwe fenotypen noemen te verklaren veronderstelde Darwin de aanwezigheid van deeltjes (angen) die overal in het lichaam aanwezig zouden zijn en ook naar de gameetvormende delen zouden gaan na modificatie tijdens het leven. De veranderingen in wat wij nu het genotype noemen werden zodoende volgens een Lamarckistisch principe verklaard. Darwin was meer geboeid door wat er met variaties in het fenotype gebeurde dan door de vraag hoe die variaties tot stand konden komen. Door zijn



Titelpagina eerste editie van *Origin of Species*

accent op selectie tussen organismen in een *populatie*⁹ kan hij ook gelden als de voorloper van de populatiebiologie.

De door Linnaeus gepostuleerde constantheid van de soorten (of tenminste de genera) wordt in Darwins evolutietheorie losgelaten. Niettemin is ze van belang geweest. Pas wanneer soorten en genera helder gedefinieerd zijn en als onveranderlijk worden gezien wordt het een wetenschappelijk probleem hoe ze kunnen zijn ontstaan. Min of meer parallel hieraan kwam in het laatst van de 19e eeuw het probleem van het ontstaan van erfelijke variatie in de belangstelling. Niet lang na de publicatie van *The Origin of Species* werd door Mendel (1822-1884) juist de *onveranderlijkheid* der erfelijke kenmerken experimenteel aangetoond, waarbij een recessief allel zich eerst weer in de F₂-generatie manifesteert (1865). Deze ontdekking bleef 35 jaar verbor-



Een voorbeeld van een door Haeckel gemaakte stamboom

gen. Zeker omdat ze in een weinig bekend tijdschrift onder een weinig informatieve titel was gepubliceerd, maar misschien ook omdat ze niet te verzoenen leek met de theorie dat soorten onder invloed van selectie op variaties in eigenschappen kunnen veranderen. De systematiek van 1860 tot 1900 hield zich meer bezig met het opstellen van evolutionaire 'stambomen' dan met studie van de mechanismen van variatie. Een eerste opvallend voorbeeld van zo'n stamboom werd in 1866 door Haeckel (1834-1919) gepubliceerd.

Intussen werd ook op het gebied van de genetika nieuwe kennis opgedaan. De chromosomen werden ontdekt en de relatie met de erfelijkheid vermoed. Hugo de Vries (1848-1935) legde duidelijk verband met de pangenomen van Darwin in zijn werk *Intrazelluläre Pangenesis* (1889). In tegenstelling tot Darwin zag De Vries deze elementen als stationaire en onveranderlijke bestanddelen van de cel. Toen hij bovendien de erfelijkheidsregels herontdekte (1900), lag het voor de hand dat hij de veranderingen van het genotype (en het fenotype) niet kon verklaren totdat hij bij teunisbloemen van het genus *Oenothera* het ontstaan van nieuwe fenotypen waarnam waarvan de kenmerken in het nageslacht constant bleven. Deze wijziging in de erfelijke eigenschappen noemde De Vries een *mutatie*. Bij recent onderzoek is gebleken dat het in dit speciale geval niet om mutaties in de zin van veranderingen in de erfelijke eigenschappen ging. De veranderingen die hij bij de teunisbloemen had waargenomen, waren in elk geval opvallend. Daardoor heeft men nog geruime tijd na 1900 het begrip mutatie op opvallende wijzigingen in fenotype en genotype toegepast. Dit leverde een spanning op met het werk van Darwin, die vooral de geleidelijkheid van de evolutionaire veranderingen had benadrukt. Niettemin was de bijdrage van de mutatietheorie van De Vries van groot belang voor de verdere ontwikkeling, omdat de paradox tussen de door Mendel geconstateerde constante overerving en de voor evolutie vereiste veranderlijkheid van soorten werd opgelost.

De systematiek van de twintigste eeuw

In het begin van de twintigste eeuw raakte de evolutietheorie van Darwin geleidelijk in discrediet. Darwin had veel waarde gehecht aan bijna onmerkbare veranderingen waarop dan de natuurlijke selectie zou kunnen inwerken. De genetici van het begin van deze eeuw waren echter vooral geïnteresseerd in duidelijke mutaties. Anderzijds kwamen de systematici heel veel kleine verschillen tussen de individuen van één populatie op het spoor (zie ook hoofdstuk IV). Het heeft tot na 1930 geduurd voordat de genetika en de systematiek beide betrokken konden worden bij de studie naar het ontstaan van soorten.

Dit werd mogelijk toen de genetici ontdekten dat mutaties vaak bijna onmerkbaar zijn en een goede verklaring leveren voor de variaties binnen één populatie. Door Fisher en Haldane werden berekeningen uitgevoerd over de snelheid van verandering van een populatie onder invloed van natuurlijke selectie. Taxonomen op hun beurt begonnen belangstelling te tonen voor de verschillen binnen en tussen populaties als mogelijke eerste stap op weg naar soortvorming. Tussen 1935 en 1950 kwam een volledige synthese tot stand, door het werk van Dobzhansky (1900-1975), Julian Huxley (1887-1975), Mayr, Simpson en anderen, genetici, taxonomen en paleontologen (MAYR & PROVINE, 1980). Deze bundeling van vakgebieden is bekend geworden als de *synthetische theorie* van systematiek en evolutie. Omdat deze theorie nadrukkelijk teruggreep op het werk van Darwin spreekt men ook wel van neo-darwinisme.

De synthetische theorie is in de eerste plaats een theorie betreffende het ontstaan van soorten. In hoofdstuk IV worden de hoofdlijnen ervan uiteengezet. Zowel Mayr als Simpson hebben ook geprobeerd een algemene theorie van de systematiek boven het soortniveau (onderlinge relaties tussen soorten, genera, families enz.) te ontwikkelen. Hier bleef echter een subjectief element in aanwezig. Het systeem werd vooral opgebouwd op grond van

de visie en kennis van zaken van de verschillende taxonomen. Objectievere criteria voor het maken van groepen van hoger orde zijn opgesteld door Willi Hennig (1950, 1966). Daarop wordt nader ingegaan in Hoofdstuk VI. De synthetische theorie is ook weer ter discussie gesteld op grond van het feit dat niet

alle evolutionaire veranderingen het gevolg zijn van natuurlijke selectie. Er bestaan ook mutaties die geen effect hebben op de overleving van de organismen (neutrale mutaties). In Hoofdstuk V worden daarover nog enkele opmerkingen gemaakt.

IV. Soorten en soortvorming

Het begrip soort

In de natuur zien we dieren en planten om ons heen, die behoren tot verschillende soorten. In hoofdstuk II hebben we vastgesteld dat de *soort* de basis-categorie is in de taxonomie. Soorten blijven in stand doordat individuen van een en dezelfde soort zich onderling voortplanten en niet of maar heel zelden kruisen (*hybridiseren* is de term die we daarvoor in de systematiek gebruiken) met individuen van andere soorten. Onderlinge gemeenschappelijke voortplanting duiden we in het vervolg kort aan met de Engelse term: *interbreeding*.

Soms lijken individuen van twee verschillende soorten heel veel op elkaar. Bij het determineren kan dat flinke problemen opleveren, je komt er haast niet uit of je met de ene of de andere soort hebt te doen. Bij nader onderzoek komt dan altijd aan het licht dat ze niet tot interbreeding komen. Ze blijven van elkaar gescheiden. Juist deze gescheidenheid is het belangrijke punt bij het begrijpen van wat de soort nu eigenlijk is, niet het verschil in kenmerken. Overigens gaat het niet in de eerste plaats om gescheidenheid van individuele organismen, maar om de gescheidenheid van lokale populaties.

Omdat er geen interbreeding met andere soorten is, vormt elke soort een afgescheiden *voortplantingsgemeenschap*. Dit leidt tot het *biologisch soortbegrip*. Dit begrip is door MAYR (1969) als volgt gedefinieerd: 'Soorten zijn groepen van zich onderling voortplantende *natuurlijke* populaties, die reproductief van andere dergelijke groepen gescheiden zijn' (In het origineel: *Species are groups of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups*). Deze definitie, die hier wordt geciteerd naar een boek uit 1969, had toen al een hele ge-

schiedenis achter de rug. Ze werd voor het eerst in min of meer dezelfde bewoordingen naar voren gebracht in een artikel van Mayr uit 1940 en kreeg vooral bekendheid door zijn boek *Systematics and the origin of species* uit 1942. Het belangrijkste verschil met deze oudere pogingen de soort te definiëren is gelegen in het ontbreken van een verwijzing naar populaties die interbreeding zouden kunnen vertonen als ze elkaar maar ergens zouden ontmoeten. We gaan daarop hieronder nog wat nader in.

Waarom heeft Mayr dit soortbegrip eigenlijk het *biologisch* soortbegrip genoemd? Niet, omdat biologen ermee werken, maar omdat het kernpunt van de definitie biologisch is, namelijk of organismen die tezamen voorkomen zich als één voortplantingsgemeenschap gedragen of niet. Juist door dit biologisch criterium is de soort niet slechts de basis-eenheid van de klassificatie, maar ook van de *evolutie*. Binnen elke soort kan een nieuwe eigenschap zich door interbreeding verspreiden en tenslotte de oudere homologe eigenschap geheel verdringen. Wanneer de soortgrens is overschreden en uit één soort twee soorten zijn ontstaan, kan dat niet meer. Dan gaat elke soort haar eigen evolutionaire weg.

De definitie van het biologisch soortbegrip is overigens niet zonder problemen. Dat begint er al mee dat het begrip populatie niet scherp omlijnd is en, als we niet oppassen, wordt gedefinieerd door het woord soort te gebruiken. Dan zou een echte cirkelredenering ontstaan. In dit verband moet de populatie gedefinieerd worden als: 'alle individuen die in een bepaald gebied bij elkaar voorkomen en elkaars potentiële voortplantingspartners zijn'. Men zegt dan dat al deze individuen volledige interbreeding vertonen, ook al zal in de praktijk elk

individueel een beperkt aantal partners uit de populatie hebben. Hoe groot het gebied van een populatie is blijft een beetje vaag. Men zou het bijvoorbeeld kunnen hebben over de huismussenpopulatie van de boulevard, maar ook van heel Scheveningen of heel Den Haag. Uit onderzoek van HEIJ (1985) in Rotterdam is gebleken dat mussen uit de binnenstad en mussen uit een buitenwijk elkaar slechts zelden tegenkomen. Ze vormen dus eigenlijk verschillende populaties.

Uit het feit dat de individuen van één populatie zich met elkaar kunnen voortplanten en dat dit bepaalt dat ze tot één soort behoren, volgt dat in het spraakgebruik van de systematiek individuen van een andere soort nooit tot dezelfde populatie behoren, omdat het begrip soort het ontbreken van voortplantingscontact impliceert. In het spraakgebruik van de oecologie wordt het begrip populatie soms wel toegepast op verschillende soorten met een min of meer overeenkomstige levenswijze (bijvoorbeeld de planktonpopulatie van een meer of de vogelpopulatie van een bos). In de systematiek is de populatie overigens geen taxon en ze krijgt dan ook geen wetenschappelijke naam.

De kern van het biologisch soortbegrip is *reproductieve isolatie*. Dat wil niet zeggen dat soms niet eens kruising (hybridisatie) tussen individuen van twee verschillende soorten optreedt. Vooral in gevangenschap komt het veel voor, maar in de vrije natuur ook wel. De definitie spreekt daarom van *interbreeding* van populaties. Pas als kruising tussen individuen van twee populaties een geregeld voorkomend verschijnsel is gaat men ertoe over om die populaties tot dezelfde soort te rekenen. Elke soort heeft een bepaald complex van kenmerken en vormt zo een *morfologische* (ruimer: een fenotypische) eenheid. Elke soort heeft ook een bepaalde levenswijze. Daarom bezet elke soort ook een bepaalde niche¹⁰ in de levensgemeenschap, ze vormt een *oecologische* eenheid. In de derde plaats vormt de soort een *genetische* eenheid. Dit is in feite een andere manier om te zeggen dat alle individuen van één soort een voortplantingsgemeenschap vormen. Ze hebben in principe de

mogelijkheid om zich met elkaar voort te planten. Een bepaald stukje genetische informatie (een bepaalde eigenschap, zie boven) kan zich door de hele soort verspreiden. Het totaal aan erfelijke eigenschappen van een soort wordt wel aangeduid met de naam *genepool*. De morfologische, oecologische en genetische eenheid strekken zich verder uit dan één bepaalde plaats of één bepaalde tijd.

In recente tijd zijn vele pogingen gedaan om het biologisch soortbegrip door een ander te vervangen. De scherpste kritiek wordt geleverd op het feit dat in veel gevallen van geïsoleerde populaties een subjectieve keuze moet worden gemaakt of deze al of niet tot dezelfde soort behoren. We kunnen op de discussie die hierover wordt gevoerd hier niet verder ingaan. Naar mijn mening kan het biologisch soortbegrip ons heel goed helpen om duidelijk te maken wat soorten zijn en welke rol ze in de evolutie zouden kunnen spelen. Juist het criterium van interbreeding zorgt ervoor dat het maar niet om het soortbegrip van de taxonomie gaat. De planten en dieren zelf tonen door hun gedrag dat ze weten of de soortgrens al of niet is gepasseerd. Dat wil niet zeggen dat er geen problemen overblijven. De problemen die het begrip oproept zijn deels van praktische, maar deels ook van meer principiële aard.

In de praktijk is het biologisch soortbegrip vaak niet bruikbaar om uit te maken of twee populaties tot één soort of tot twee verschillende soorten behoren. Bij populaties die niet op dezelfde plaats of niet in dezelfde tijd leven is in de vrije natuur *niet* waar te nemen of ze interbreeding vertonen. Alleen als twee populaties die op dezelfde plaats voorkomen volledig gescheiden blijven, kunnen we er 100% zeker van zijn dat het om twee verschillende soorten gaat. In andere gevallen moeten we onze toevlucht nemen tot het bestuderen van populaties in aangrenzende gebieden of, nog vaker, tot het beoordelen van verschillen in de *kenmerken*. Het begrip soort, gedefinieerd volgens het biologisch soortbegrip, blijft bestaan, maar de *criteria* of we met een taxon te maken hebben dat aan dit begrip beantwoordt moeten we elders zoeken. Het biologisch soortbegrip helpt ons begrijpen, maar is vaak niet

operationeel. Het verschijnsel van een definitie die leidt tot begrip, maar niet praktisch toepasbaar is kwamen we al eerder tegen, namelijk bij de evolutionaire definitie van homologie in hoofdstuk II.

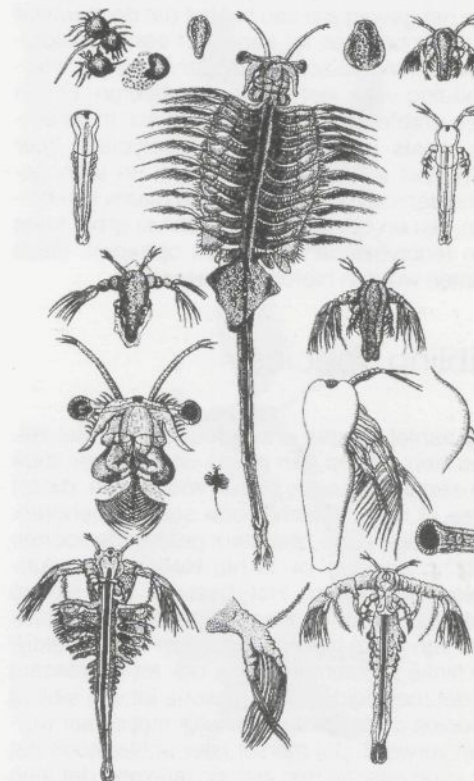
Voor het voorkomen op dezelfde plaats wordt in de biogeografie en ook wel in de systematiek het woord *sympatrisch* gebruikt. Letterlijk betekent dit 'samen in één vaderland'. Er tegenover staat het begrip *allopatrisch* dat wordt gebruikt om aan te geven dat twee verschillende populaties of twee verschillende soorten niet op dezelfde plaats voorkomen. Omdat we populatie hebben gedefinieerd als de organismen die op één plaats samen voorkomen en tot dezelfde voortplantingsgemeenschap behoren, zijn twee populaties van dezelfde soort per definitie allopatrisch. Als twee populaties sympatrisch voorkomen, behoren ze dus tot verschillende soorten.

Soms is het gebruiken van het biologisch soortbegrip volgens de definitie van Ernst Mayr *principiële* niet mogelijk. Er zijn groepen van planten en dieren waarbij geen seksuele voortplanting voorkomt. Het biologisch soortbegrip is dan niet toe te passen, omdat men nooit van interbreeding kan spreken. Men kan van mening verschillen over de vraag of bij zulke organismen wel van populaties of zelfs wel van soorten gesproken mag worden. Het is in elk geval zeker dat er, althans bij volledig ontbreken van geslachtelijke voortplanting, onmiddellijk na het ontstaan van elk individu reproductieve isolatie optreedt. In de praktijk proberen de meeste systematici ook dan soorten te onderscheiden op grond van verschillen in kenmerken. Ook asexuele 'soorten' zullen een bepaalde oecologische plaats innemen en men moet wel aannemen dat hun levenswijze zodanige eisen stelt dat al te zeer afwijkende individuen geen levenskansen hebben. De oecologische grenzen zorgen ervoor dat de individuen herkenbaar tot dezelfde soort blijven behoren.

Als basis-eenheid van de evolutie bevindt de soort zich in een dynamisch evenwicht tussen *constantheid* en *verandering*. De constantheid is gegeven met de genepool, het binnen de soort aanwezige bestand van zichzelf steeds

duplicerende 'genen' (om de elementen van de genetische code maar even zo aan te duiden). Doordat een soort als voortplantingsgemeenschap gescheiden is van andere soorten, kunnen in de genepool niet zomaar vreemde elementen binnendringen. Deze constantheid nemen we waar als we zien dat alle madeliefjes, alle honingbijen en alle huismuizen binnen duidelijk omschreven variatiegrenzen aan elkaar gelijk zijn.

De constantheid van soorten maakt het mogelijk om tot systematiek te komen. Het zou echter erg naïef zijn om te menen dat ze daarom is geëvolueerd. We kunnen ons natuurlijk wel afvragen waarom dan wel. Als een eerste benadering van een antwoord op die vraag, zouden we kunnen zeggen dat de constantheid



Artemia, pekalkreeftje

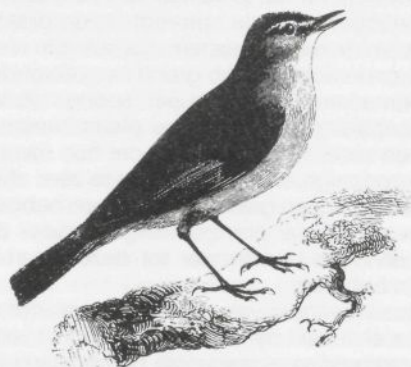
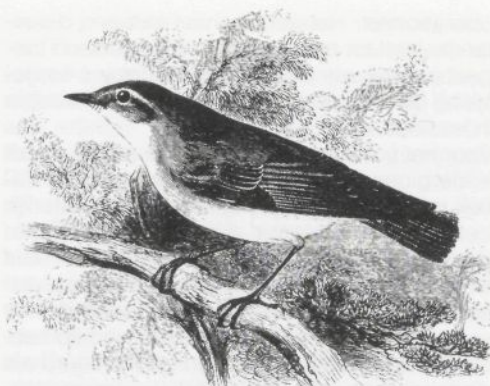
van soorten garandeert dat ze een vaste plaats innemen in het geheel van de levensgemeenschap waartoe ze behoren. Als het pekelkreeftje *Artemia*¹¹ nakomelingen zou krijgen met een veel kleinere tolerantie voor wisselende zoutgehalten, dan zou het spoedig met die soort gedaan zijn. Mutatis mutandis geldt dat voor alle soorten. Ze blijven gebonden aan de levensomstandigheden waarin ze zich kunnen handhaven.

Er is evenwel ook een keerzijde aan de medaille. Zonder een zekere mate van veranderlijkheid zouden de fraaie adaptaties die door de constantheid worden beschermd niet tot stand kunnen komen. Op welke wijze dat in zijn werk gaat wordt kort aangeduid in hoofdstuk V.

We willen nu eerst bekijken welke moeilijkheden het gevolg zijn van het feit dat de maatstaf voor het behoren tot een soort een morfologische of fenotypische maatstaf is, omdat interbreeding vaak niet valt te constateren. Er zijn twee problemen met deze maatstaf. In de eerste plaats kunnen soorten fenotypisch zeer sterk met elkaar overeenkomen en toch gescheiden blijven. In de tweede plaats kan binnen één en dezelfde soort een vrij grote mate van fenotypische variabiliteit optreden. Deze punten worden hieronder besproken.

Sibling species

Het aantal soorten is zo groot dat we niet zelden zien, dat op één plaats uiterlijk zeer sterk op elkaar gelijkende dieren voorkomen, die tot twee of meer verschillende soorten behoren. Men noemt zulke zeer sterk gelijkende soorten 'sibling species' of, in het Nederlands, dubbelgangersoorten. Het bestaan van sibling species is voor de theorie van de systematiek niet van groot belang, maar kan in de praktijk tot flinke problemen, soms ook tot interessant onderzoek, leiden. Het gewone lot van sibling species is, dat ze aanvankelijk met elkaar worden verward, dat men er later achter komt dat ze soortverscheiden zijn, en tenslotte dat men goede kenmerken vindt waardoor ze te onder-



Fluiter, fitis, tijftjaf

scheiden zijn. Hier volgen enkele voorbeelden.

Op 4 augustus 1767 schrijft Gilbert White (1720-1793) aan Thomas Pennant: 'I perceive there are more than one species of the *motacilla trochilus*¹². Mr. Derham supposes... that he has discovered three. In these there is again an instance of some very common birds that have as yet no English name' (WHITE, 1789). Op 18 april 1768 schrijft hij dan: 'I make no doubt but there are three species of the willow-wrens: two I know perfectly; but have not been able yet to procure the third... the one has a joyous, easy, laughing note; the other a harsh loud chirp. The former is in every way larger... The chirper (being the first summer-bird of passage that is heard...) begins his two notes in the middle of March...'. Wie de Nederlandse vogels kent begrijpt onmiddellijk dat White het heeft over de fitis *Phylloscopus trochilus* en de tijftjaf *Ph. collybita*¹³. Toch heeft het nog tot 1817 geduurd voor Vieillot de tijftjaf van een wetenschappelijk naam voorzag. De systematici van die tijd werkten met opgezette vogeltjes en dan valt het niet mee om verschil te zien.

Fruitvliegjes van het genus *Drosophila* worden veel gebruikt voor genetisch onderzoek. Lancefield, die in de twintiger jaren werkte met *D. pseudoobscura* bemerkte dat sommige kruisingen steeds steriele mannetjes opleverden. Hij verdeelde zijn materiaal daarom in twee rassen, A en B. Bij studie van de chromosomen vond hij, dat ras A een J-vormig Y-chromosoom had, ras B een V-vormig. Vervolgens werd ontdekt dat de 'rassen' A en B over een groot deel van Noord Amerika naast elkaar (sympatrisch) voorkwamen zonder te bastaarderen. Wanneer populaties sympatrisch zijn en zich niet onderling voortplanten, is voldaan aan de biologische definitie van soort. Ras B werd daarom als aparte soort benoemd, *D. persimilis*. Bij verder onderzoek bleek, dat de vorm en de afmetingen van de vleugel verschilden. Hieruit kon een vleugelindex worden berekend van 45,7-62,8 voor *D. pseudoobscura* en van 68,8-76,2 voor *D. persimilis*. Ook bleken de copulatieorganen (genitalia) van de mannetjes van beide



Ammophila, kleine rupsdoder

soorten kleine, maar specifieke verschillen te vertonen. Voor wie weet waarop hij moet letten zijn deze soorten nu vrij gemakkelijk te determineren. Het blijkt dus dat het voorkomen van dubbelgangersoorten eigenlijk een functie is van het oplossend vermogen van onze waarnemingstechnieken.

ADRIAANSE (1947) deed in de veertiger jaren samen met Baerends onderzoek naar het gedrag van de kleine rupsdoder *Ammophila campestris*, een graafwesp. Deze graaft op zandpaadjes nestjes van 1 cel, 3 cm. diep met een schacht van 1/2 cm. diameter. In de cel wordt een door de wesp gevangen rups gelegd. Daarop wordt een ei afgezet. De wesp sluit dan de schacht met een kluitje af. Vanaf dit stadium vertoonden de door Adriaanse bij Tilburg onderzochte dieren (type A) een verschil met het door Baerends op de Veluwe onderzochte type B. Type A graaft een kluitje naast het nest en verstrooit het zand tot ze steviger kluitjes vindt. Daarmee wordt dan de schacht verder opgevuld. Type B zoekt in de omgeving van het nest naar kluitjes. Beiden besluiten het werk met het aanhaken van het afgedekte nest. Bij type A blijft echter het kluitje bestaan. Uitgaande van dit verschil gingen men beter opletten en nu bleken nog meer verschillen te bestaan. A is actief van half mei tot begin augustus, B van juni tot begin september; A brengt als prooi larven van bladwespen, B rupsen; A werkt aan één nest tegelijk, B aan diverse nesten. De gedragsonderzoekers vonden geen morfologische verschillen, maar Wilcke vond bij het ene type lichte haren op de kop, bij het andere donkere. Een van de velden van het borststuk verschilt in structuur van het oppervlak en bij de mannetjes is er verschil in kleur van de wespentaille. Overgangsvormen, die dan hybriden zouden moeten zijn, ontbreken. We hebben hier dus weer met twee soorten te maken en type B werd door Wilcke beschreven als *A. adriaansei*. Later bleek dat deze soort al eerder was benoemd en volgens de prioriteitsregel *A. pubescens* moet heten.

Dergelijke gevallen van dubbelgangersoorten zijn in de insectenwereld misschien talrijker dan in andere diergroepen, maar ze komen in

vrijwel alle phyla voor en bijna elke specialist kent wel voorbeelden uit zijn eigen veld van onderzoek. Behalve als illustratie van de noodzaak van goed waarnemen laten de boven besproken voorbeelden ook zien hoe kenmerken van soorten aan vrijwel alle eigenschappen van de organismen kunnen worden ontleend.

Variabiliteit binnen één populatie

In elke populatie komt variatie tussen de individuen voor. Voor een meetbaar kenmerk, bijvoorbeeld de lengte van het lichaam of de staart, kunnen we dat weergeven in een tabel door het aantal onderzochte individuen te noemen, het gemiddelde en de standaardafwijking (soms ook de kleinste en de grootste maat in onze steekproef). We kunnen ook een grafiek tekenen waarin we de frequentieverdeling van de onderzochte maat uitzetten. Bij afmetingen ontstaan dan vaak een *normale verdeling* (Gauss-kromme), als we tenminste onze steekproef kiezen uit organismen van dezelfde sexe en dezelfde leeftijdsklasse¹⁴. Naast meetbare variatie is er ook variatie in niet direct meetbare kenmerken, bijvoorbeeld de kleur van de haren van vossen of van de bloemen van viooltjes.



Normale verdeling

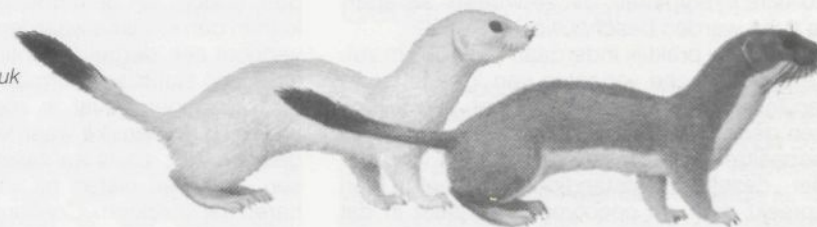
Niet-genetische variatie

Bij de variatie binnen één populatie moeten we onderscheid maken tussen de genetische en niet-genetische variabiliteit. Bij het gebruik van het woord niet-genetische variatie bedoelen we dat individuen met hetzelfde genotype zeer verschillende fenotypen kunnen vertonen. De niet-genetische variatie leidt dus tot het voorkomen van verschillende fenotypen binnen één populatie. MAYR (1963) stelt voor van *polyfenie* te spreken, een term die overigens weinig wordt gebruikt.

Het eenvoudigste voorbeeld van niet-genetische variatie is *leeftijdsvariatie*. Het gaat daarbij om één en hetzelfde individu, dus de identiteit van het genotype is gegarandeerd. Het kiemplantje van de beuk met zijn twee schotelvormige blaadjes ziet er totaal anders uit dan een jong boompje en dat verschilt weer heel sterk van een volwassen beuk. Veel vogelsoorten hebben een goed herkenbaar jeugdkleed, bij grote meeuwen wordt dat nog gevolgd door verschillende onvolwassen kleden. Bij insecten met volledige gedaantever-



Kiemplantje van beuk



Hermelijn in zomer- en winterkleed

wisseling en bij parasitaire wormen is het verschil tussen larven en volwassen dieren zo groot dat dat speciale studie nodig is om de verschillende stadia van één levensgeschiedenis met elkaar in verband te brengen. Voor sommige groepen van insecten is een taxonomie van de larven gemaakt. Als deze dan met de klassificatie van de imagines (volwassen insecten, enkelvoud: imago) overeenstemt weet de systematicus dat hij met zijn klassificatie op de goede weg is.

Men kent ook *seizoensvariatie*. Het hermelijn *Mustela erminea* is in de zomer bruin, maar in de winter wit. In beide kleden heeft het een zwarte staartpunt. Ook vele vogels zien er in de winter anders en meestal minder kleurig uit dan in de zomer. Een ander kleed wordt meestal verkregen door rui van de lichaamsveren, soms ook door slijtage van veerrandjes, bijvoorbeeld bij de sneeuwgorst *Plectrophenax nivalis*.

Een merkwaardig geval van seizoensvariatie is beschreven voor watervlooien. Deze hebben in winter en voorjaar een seksuele generatie die uit mannetjes en wijfjes bestaat. Bij deze dieren is de kop afgerond. Wanneer het warmer wordt verdwijnen de mannetjes uit de populatie en planten de wijfjes zich voort zonder bevruchting (parthenogenese¹⁵). De opeenvolgende parthenogenetische generaties hebben een steeds puntiger 'helm' op de kop. Deze zijn te zien in de figuur op pag. 38. Door de parthenogenese hebben ze allen hetzelfde genotype. Toch zijn ze dus fenotypisch verschillend. Gebleken is dat de 'helm' zich ook in een proefopstelling kan ontwikkelen bij dieren

die in warmer water worden gekweekt. Niet genetisch is ook de *sociale variatie* bij statenvormende insecten (bijen, wespen, mieren, termieten). Naast een vruchtbare koningin zijn er talloze onvruchtbare werksters in de kolonie, die echter genetisch gewone wijfjes zijn¹⁶. Vooral bij sommige tropische mieren kunnen er vele typen werksters en 'soldaten' tot één en hetzelfde nest behoren.

Tenslotte noemen we *oecofenotypische variatie*. Deze is vooral bekend van planten en sessiele (vastzittende) dieren. Een koraal kan er heel anders uitzien naar gelang het in de branding of in een rustige lagune is gegroeid. Een paardebloem op een veel betreden pad vertoont een andere groeivorm dan aan een rustige slootkant. Parasieten kunnen er anders



Watervlo met en zonder helm

uitzien naar gelang ze op andere gastheren parasiteren. Planten, en ook vissen, variëren in uiterlijk met goede of slechte jaren. Van de woestijnsprinkhaan is bekend dat uiterlijk en gedrag met de populatiedichtheid wisselen. Alleen wanneer ze in een dichte populatie opgroeien, vertonen ze de neiging tot het vormen van zwermen. Ze verschillen dan zodanig van solitaire exemplaren, dat ze vroeger als aparte soort werden beschouwd.

Het is in de praktijk inderdaad moeilijk om zulke oecologische varianten van 'goede' soorten te onderscheiden. Bovendien kan er ook een genetisch verschil ontstaan wanneer een bepaalde populatie vele generaties lang onder dezelfde omstandigheden leeft. Men spreekt dan van oecotypen. Wanneer in dat geval planten van verschillende standplaatsen naast elkaar op hetzelfde proefveldje worden

uitgezaaid, blijven de verschillen bestaan. Bij oecotypen is er dus eigenlijk geen sprake meer van niet-genetische variatie.

Niet-genetische variatie kan het werk van de systematicus compliceren, omdat het lang niet altijd meevalt om te zien of de verschillende fenotypen al of niet tot dezelfde soort behoren. Voor de klassificatie is niet-genetische variatie in zoverre van belang, dat overeenkomst in dit type variabiliteit een kenmerk te midden van andere kenmerken is.

Genetische variatie

Genetische variatie binnen een populatie is het uitgangspunt voor evolutionaire veranderingen en is als zodanig voor de evolutiebiologie van groot belang. Op de evolutionaire betekenis van genetische varianten wordt in hoofdstuk V kort ingegaan. Het vak genetica bestudeert het genetisch gedrag van dit type variabiliteit.

Genetische variatie binnen een populatie beïnvloedt het werk van de taxonoom, omdat sommige varianten met soorten verward kunnen worden. In feite betekent het bestaan van genetische variatie dat geen enkele populatie uniform is en dat de beschrijving van een taxon pas compleet is als we ook de variatiebreedte aangeven. Strikt genomen zijn geen twee individuen helemaal aan elkaar gelijk.

De genetische variatie in populaties kan van twee typen zijn: continu en discontinu. Een voorbeeld van *continue variatie* is de lichaamsgrootte. Binnen zekere grenzen kan deze elke waarde aannemen, hoewel waarden rondom het gemiddelde veel meer voorkomen dan extreme waarden. In het algemeen vertoont een dergelijk continu variërend kenmerk een statistisch normale verdeling.

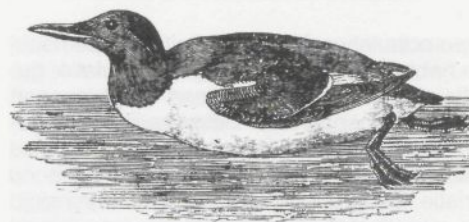
Een bijzonder geval is *meristische variatie* waarbij de mogelijke waarden uitsluitend hele getallen zijn, zoals aantallen wervels bij vissen, aantallen eieren bij vogels of aantallen haren bij insecten. Continue en meristische variatie kan men samenvatten onder het begrip *kwantitatieve variatie*.

Discontinue variatie kan dan ook *kwantitatieve variatie* worden genoemd, bijvoorbeeld kleur van de ogen, kleur van bloemen (waarbij we ons de proeven van Mendel herinneren) en het bestaan van witte en gekleurde vormen bij bepaalde soorten reigers. Dergelijke opvallend verschillende vormen worden wel 'fasen' genoemd, maar 'morfen' is een betere term. Kwantitatieve variatie van populaties noemen we dan ook *polymorfie*.

Tussen continue en discontinue variatie is in genetisch opzicht geen principieel, maar wel een praktisch verschil. Kwantitatieve kenmerken worden waarschijnlijk door een groot aantal afzonderlijke genen bepaald en de variatie kan meestal niet met behulp van kruisingsproeven worden geanalyseerd. Kwantitatieve kenmerken, die soms door een enkel gen worden bepaald, lenen zich daar juist uitstekend toe. Een verdere complicatie met betrekking tot kwantitatieve kenmerken is het feit dat afmetingen niet alleen door de genetische aanleg, maar ook door het milieu worden beïnvloed. Dit maakt een precieze analyse van de achtergronden nog moeilijker.

Polymorfie is in het dierenrijk een zeer breed verspreijnsel. Het is echter maar zelden mogelijk een model te bedenken waarin op directe wijze het evolutionaire voordeel van de polymorfie begrijpelijk wordt gemaakt. Het is bijvoorbeeld nog maar de vraag of de witte morfe van de Australische grijze havik *Accipiter novaehollandiae* dit dier onopvallend maakt omdat het zoveel op een kakatoe zou gelijken. Deze witte havik is jarenlang als aparte soort beschouwd. Eerst toen was waargenomen dat witte en grijze jongen in één nest konden opgroeien, waren ook de sceptici van de *conspicificiteit* (dat is de soortgelijkheid) van de beide morfenvoertuigd.

Een bijzondere vorm van genetische variatie is die van de beide sexen. Mannetjes en wijfjes verschillen vaak niet alleen in de bouw van de geslachtsorganen, maar ze vertonen ook allerlei vormen van secundaire *sexuele dimorfie*. Bij vogels zijn ze vaak zeer verschillend van verenkleed (huismus) of van afmetingen. Overbekend zijn de kleine, fraai gekleurde mannetjes van het aquariumvisje de gup



Morfen van de zeekoet. Boven gebrild, onder gewoon

Lebistes reticulatus. Bij de worm *Bonellia viridis* is het mannetje tientallen malen zo klein als het wijfje en leeft als een soort parasiet in haar lichaam.

Beide bovenbeschreven typen van variatie hebben betrekking op verschillen tussen individuen van één en dezelfde populatie. Er is echter nog een mogelijkheid voor variabiliteit beneden het soortniveau (*infraspecifiek*), namelijk variatie tussen populaties. Deze geografische variatie wordt hieronder besproken.

Geografische variatie

Binnen een populatie komt, zoals we zagen, variatie tussen de individuen voor. Bekijken we nu hetzelfde kenmerk in verschillende populaties dan zal vaak blijken dat de verdeling van de variatie niet helemaal hetzelfde is. In het noordoosten van Europa zijn haviken *Accipiter gentilis* bijvoorbeeld gemiddeld wat groter dan hier.



Huismus

Twee populaties zijn per definitie allopatrisch. We hebben namelijk het begrip populatie; gedefinieerd als alle organismen van één soort die voorkomen in één betrekkelijk klein gebied. De verschillen die we tussen populaties waarnemen noemen we daarom *geografische* variatie. Geografische variatie heeft bijna altijd een genetische achtergrond, de organismen verschillen niet alleen in fenotype, maar ook in genotype. Allopatrische populaties van dezelfde soort kunnen derhalve verschillen in genetische samenstelling. Binnen de genepool van een soort bestaan dus van plaats tot plaats verschillen. Waar de populaties aan elkaar grenzen is tussen de ene en de andere populatie interbreeding mogelijk, zodat de eenheid van de genepool bewaard blijft.

Bij dieren die weinig beweeglijk zijn kunnen verschillen al over zeer korte afstanden optreden. De slakken van het genus *Achatinella* die voorkomen op Oahu, Hawaii Eilanden, blijken in elke vallei een duidelijk verschillende geografische vorm te vertonen. Bij andere soorten is de geografische variatie pas merkbaar als populaties van ver uiteen gelegen gebieden met elkaar worden vergeleken.

Als de geografische verschillen binnen één soort zo groot zijn dat een groot percentage van de individuen op grond van deze verschillen kan worden herkend en correct gedetermineerd, dan worden verschillende populaties als ondersoorten benoemd. Dit wordt vooral gedaan als er tussen de verschillende herkenbare vormen een duidelijke grens te trekken valt. De soort is namelijk wel de fundamentele, maar niet de laagste in de reeks van catego-

rieën.

Een *ondersoort* (*subspecies*) bewoont altijd een bepaald gedeelte van het areaal van een soort, het is dus een *geografisch ras*. De termen ondersoort, subspecies en (geografisch) ras kunnen door elkaar gebruikt worden, ze zijn volledig synoniem. In de plantkunde wordt ook wel gesproken van variëteit, maar in dat begrip zit geen duidelijk geografische component. Vaak gaat het om varianten van gekweekte planten, zg. cultivars. In tegenstelling tot een populatie is een ondersoort wel een *taxon*. Een ondersoort draagt ook een naam die op dezelfde wijze als de soortnaam beschermd wordt door afspraken over de naamgeving, nomenclatuurcodes (zie blz 23). Deze naam wordt achter de soortnaam toegevoegd, zodat er een *trinaire* benoeming ontstaat.



Achatinella-soorten

Tabel 1: Aantallen individuen met een bepaalde graad van gevlektheid op de onderzijde bij zanglijsters uit verschillende streken (naar Voous, 1959).

	A	B	C	D	E	Totaal
Denemarken	4	10	5	0	0	19
Nederland	2	12	17	11	0	42
Groot Brittannië	0	7	13	13	1	34
Outer Hebrides	0	0	2	6	5	13

Bijvoorbeeld *Sitta europaea caesia*, dit is de ondersoort van de boomklever die bij ons voorkomt. De ondersoort van Scandinavië heet *Sitta europaea europaea*¹⁷.

Een soort die meerdere ondersoorten omvat noemen we *polytypisch*, een soort die zo homogeen is dat we geen ondersoorten wensen te onderscheiden, *monotypisch*. Dat wil niet zeggen dat er in het geheel geen geografische variatie is, alleen dat men geen ondersoorten wenst te *benoemen*. Er zijn in het verleden auteurs geweest die bijzonder snel overgingen tot het benoemen van subspecies. Tegenwoordig is men er veel voorzichtiger mee. Mayr heeft voorgesteld om uitsluitend een aparte naam te gebruiken wanneer ten minste 75% van de individuen van één ras kan worden onderscheiden van 'alle' (in de praktijk bijna alle) individuen van een ander. Een dergelijke vuistregel moet uiteraard voorzichtig worden toegepast. Wat bijvoorbeeld te doen met populaties waarvan alle mannetjes duidelijk te onderscheiden zijn maar de wijfjes niet? Onderzoekers die er toe neigen taxa fijschalig te verdelen en dus veel verschillende namen te gebruiken, noemt men *splitters*; zij die liever met grote eenheden werken *lumpers*. Men kan splitsen of lumpen op elk niveau in de hiërarchie van categorieën, en dus ook op ondersoortniveau.

De arealen van geografische rassen kunnen duidelijk gescheiden zijn zodat er geen sprake is van populaties in het grensgebied, dit is bijvoorbeeld het geval als één ondersoort een continent bewoont en de andere ondersoort een eiland. Het areaal van de soort is dan dis-

junct, het bestaat uit enkele van elkaar gescheiden delen. In zulke gevallen van disjunctie kunnen de verschillende deel-arealen door duidelijk gescheiden ondersoorten worden bewoond, maar dat hoeft niet zo te zijn. De soort kan ook over het hele disjuncte verspreidingsgebied uniform zijn.

Heel vaak treedt de geografische variatie op in een *aaneengesloten* areaal. We vinden dan, gaande van de ene plaats naar de andere, wel verschillen tussen de lokale populaties, maar we kunnen nergens een grens trekken. Als er dan een zekere regelmaat in het verschil zit en de dieren in een bepaalde richting bijvoorbeeld steeds groter of steeds lichter worden, spreken we van een cline. Een cline is dus een reeks van geleidelijk iets van elkaar verschillende populaties. We zeggen dat de betrokken soort clinale variatie vertoont. In het areaal van die soort kunnen we dan min of meer loodrecht op de cline lijnen trekken die plaatsen verbinden waar de individuen er voor wat betreft het clinaal veranderende kenmerk ongeveer eender uitzien. Dergelijke lijnen worden isofenen genoemd (vergelijk het begrip isobaren in de weerkunde of hoogtelijnen op een topografische kaart).

De zanglijster *Turdus philomelos* vertoont een cline in vlekkening op de onderzijde. Het minst gevlekte type noemen we A, het zwaarst gevlekte E. Gaande van meer continentale naar meer oceanische plaatsen in Europa zien we een duidelijke cline (Tabel 1). De zwaar gevlekte typen D en E ontbreken in Denemarken, en op de Hebriden komen de licht gevlekte varianten A en B niet voor (Voous, 1959).

Er zijn heel veel gevallen van clinale variatie beschreven. De Bretonse populatie van de papegaaiduiker *Fratercula arctica* bestaat uit individuen die duidelijk kleiner zijn dan populaties van Schotland, de Faerøer of IJsland; dit wordt toegeschreven aan de volume/oppervlakte relatie waardoor de dieren in een warmer klimaat kleiner kunnen zijn. Hoe groter het oppervlak ten opzichte van de inhoud, desto meer warmteverlies kan er optreden. Kleine dieren in de poolstreken hebben het dus relatief moeilijker om op temperatuur te blijven dan grote. In dit geval is dus sprake van een oecofysiologische verklaring voor de gevonden geografische variatie. Het zal duidelijk zijn dat men tegenwoordig meent dat een dergelijke aanpassing aan het klimaat door natuurlijke selectie¹⁸ tot stand is gekomen. Reeds voor Darwin zijn evolutietheorie had gepubliceerd was geografische variatie parallel met het klimaat opgevallen. Verschillende schrijvers hebben zogenaamde *oecogeografische* regels opgesteld waarin ze dit verband formuleerden. De bekendste van deze regels voor clinale variatie zijn:

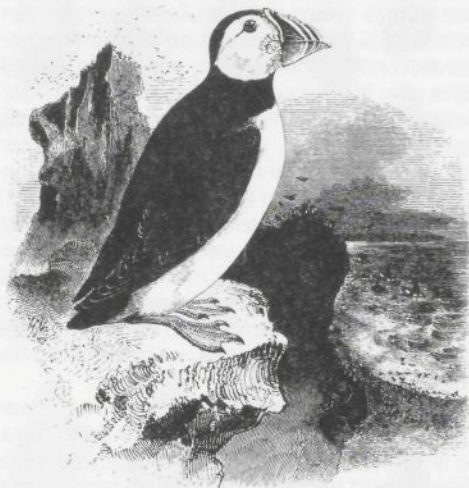
1. De regel van Bergmann. Bij warmbloedige dieren hebben populaties in het noorden van het verspreidingsgebied grotere afmetingen dan in het zuiden. Bovengenoemde variatie van de papegaaiduiker is daarvan dus een voorbeeld. Een ander voorbeeld is de bruine beer *Ursus arctos*. De bruine beer uit noordoost Siberië is een reus, die uit Turkije en Syrië een dwerg. In de tussengelegen gebieden kan men een heel scala van afmetingen van bruine beren waarnemen. De nog in de Pyreneeën en Appenijnen resterende beren zijn heel wat kleiner dan hun ook reeds zeldzaam geworden soortgenoten in Noord Scandinavië. In onze omgeving moet in vroeger eeuwen een beer van middelmatige afmetingen hebben geleefd.
2. De regel van Allen. In noordelijke streken zijn uitstekende delen van het lichaam korter dan in gematigde of warme streken. De poolvos *Alopex lagopus* heeft opvallend kortere oren (16% van de kop) dan onze vos *Vulpes vulpes* (45%), maar de fennek of woestijnvos *Fennecus zerda* opvallend lan-

gere (68%). Dit voorbeeld heeft betrekking op verschillen tussen soorten, maar in minder spectaculaire vorm zijn voorbeelden van de regel van Allen ook wel bij populaties van één soort gevonden.

3. De regel van Gloger. Subspecies in warme en vochtige streken zijn zwaarder gepigmenteerd dan in koele, droge streken. In warme, droge streken wordt het zwarte pigment (eumelanine) gereduceerd en zien de dieren er bruin of geelbruin uit. In koele, vochtige streken wordt vooral het bruine phaeomelanine gereduceerd en krijgen de dieren een zwart of zwartgrijs uiterlijk.

Deze regels zijn ervaringswaarheden, waarop allerlei uitzonderingen bestaan, die door nadere studie vaak wel weer te verklaren zijn. Bekend is het geval van de kleine vorm van de bontbekplevier *Charadrius hiaticula* die nu juist in het hoge noorden broedt. SALOMONSEN (1955) zocht de verklaring in het feit dat deze hoognoordelijke pleviertjes het verst naar het zuiden trekken en dus een groot deel van hun leven in de tropen doorbrengen.

Ook in het plantenrijk komt clinale variatie voor die met het klimaat samenhangt. Populaties



Papegaaiduiker



De grootte van oren en snuit van een poolvos, een vos en een fennek zijn goed aangepast aan het klimaat waarin deze soorten leven

van de grove den *Pinus sylvestris* in de Scandinavisch-Finse regio kunnen 's winters een grote sneeuwval verdragen doordat de takken de meeste sneeuw doen afglijden. Een Zuidoostse grove den, in Scandinavië uitgeplant, kan niet veel sneeuwval verdragen omdat de sneeuw accumuleert en de zwaar belaste takken afbreken. Omgekeerd bloeien de Scandinavische dennen later en houdt de vegetatieve groei (die later begint) vroeger op dan bij de zuidelijke populaties het geval is; desondanks produceren de noordelijke populaties in de kortere vegetatieperiode ongeveer evenveel droge stof in hun naalden en wordt er evenveel zaad gevormd dat sneller rijpt.

Clines kunnen zeer geleidelijk verlopen. We mogen er van uitgaan dat aan elkaar grenzende populaties reproductief niet geheel gescheiden zijn. Zo kan door uitwisseling van genen het geleidelijk verloop van de clinaal variërende eigenschap in stand worden gehouden. In zulke gevallen zegt men dat tussen twee populaties een zone van *primaire intergradatie* ligt. Het is dan beslist niet aan te bevelen om ondersoorten te gaan onderscheiden, ook al verschillen populaties aan de uiteinden van de cline zo duidelijk, dat ze gemakkelijk te determineren zijn. In andere gevallen treffen we in het geleidelijk verloop van het onderzochte kenmerk een 'knik' aan. Tussen twee gebieden waar de kenmerken heel geleidelijk veranderen ligt in een dergelijke situatie een vrij smalle zone waar een sterke verandering wordt waargenomen.

Ongeveer zoals een hoogvlakte en een laagvlakte door een steile helling gescheiden zijn. Zie ook het voorbeeld van de boomklever op blz 47. Men spreekt dan van een '*stepped cline*' en zegt dat de populaties aan weerszijden van de knik verbonden zijn door een zone van *secundaire intergradatie*. Een dergelijk patroon kan erop wijzen dat de cline te eniger tijd verbroken is geweest en dat de populaties in het verleden van elkaar geïsoleerd zijn geweest door een of andere barrière.

De meeste soorten vertonen geografische variatie, ook al is deze niet duidelijk genoeg om aparte ondersoorten te benoemen. Er zijn echter gevallen waarin geen geografische variatie gevonden wordt. Daarvoor zijn tenminste drie redenen aan te geven.

1. Soorten met een zeer klein areaal, zoals de rasoleeuwrik *Alauda razae* van de Kaapverdise Eilanden. Deze soort komt alleen op het eilandje Raso voor dat slechts 7 km² groot is. De populatie omvat niet meer dan 250 broedparen. Ook de Bali spreeuw *Leucopsar rothschildi*, die alleen voorkomt in het Bali Barat Reservaat heeft een te klein areaal voor geografische variatie.
2. Soorten met een sterke menging van populaties zoals eenden, bij welke de paarvorming plaatsvindt in het gemeenschappelijk winterkwartier. Mannetjes trekken met de wijfjes mee, die tot een heel andere populatie kunnen behoren dan die waaruit ze zelf stammen. Bij ganzen, die in de winter in familieverband bij elkaar blijven, is de ver-

menging veel geringer. Soorten ganzen worden dan ook vaker in ondersoorten verdeeld dan eenden.

Bij Kirtlands zanger *Dendroica kirtlandi* lijken beide factoren een rol te spelen. Deze soort komt alleen maar voor in een klein gebied in de staat Michigan. In dit gebied is ze ook nog eens afhankelijk van plaatsen waar na een brand een jonge opstand van de jack pine *Pinus banksiana* opgroeit. Als de bomen te oud worden zoeken de vogels een ander plekje. Dit leidt waarschijnlijk tot grote onderlinge vermenging, er vormen zich geen blijvend gescheiden populaties.

3. Soorten bij welke het totaal van kenmerken door *homeostase* in ruimte en tijd constant gehouden wordt. Deze homeostase kunnen we opvatten als een soort bufferwerking. We kunnen onderscheiden: (a) genetische homeostase en (b) ontwikkelingshomeostase. Genetische homeostase of genetische traagheid berust er volgens MAYR (1963) op, dat het totale genoom van een soort een zodanige innerlijke samenhang heeft gekregen, dat afwijkende mutanten reeds op dit niveau worden uitgeschakeld.. Ontwikkelings homeostase is het verschijnsel dat de ontwikkeling vanuit verschillende genotypen toch naar één fenotype convergeert. Lang niet elke wijziging in het genotype uit zich dan in het fenotype. Het verschijnsel van sibling species zou ten dele op iets dergelijks kunnen berusten.

In principe kunnen alle kenmerken onderhevig zijn aan geografische variatie. In het voorgaande hebben we daarvan al enkele voorbeelden ontmoet (afmetingen, kleuren en kleurpatronen), maar er zou er nog veel meer te noemen zijn. Wanneer er geen duidelijke hiaten in het verspreidingsgebied van een soort zitten, is de variatie bijna altijd clinaal. Variatie in proporties. Bij verschillende soorten sperwers *Accipiter* hebben oerwoudrassen relatief zwaardere snabels dan rassen die in meer open gebieden leven. Van de drongo *Dicrurus hottentottus* komen op de Filipijnen ondersoorten voor waarvan de staartlengte ongeveer tweederde van de vleugellengte is, maar bij de populatie van Nieuw Ierland



Kirtlandzanger

(Bismarck Archipel, Papua New Guinea) is de staart ruim tweemaal zo lang als de vleugel. Bij het edelhert *Cervus elaphus* bestaat geografische variatie in grootte en vorm van het gewei. Niet alle variatie daarin behoeft genetisch te zijn. In streken met kalkarme bodem zijn de geweien kleiner, omdat de dieren onvoldoende kalk kunnen opnemen om een groot gewei op te zetten, ook al eten ze de afgeworpen stangen van het vorige seizoen op.

Variatie in structuur van weefsels. De schildklier van de deermouse *Peromyscus maniculatus* vertoont grote follikels en afgeplat epitheel bij populaties in het vochtige kustgebied. In het droge binnenland zijn de follikels klein en de epitheelcellen hoog.

Variatie in karyologie. Vorm en aantal van de chromosomen kunnen bij verschillende rassen verschillend zijn. In sommige gevallen kan dat leiden tot minder onderlinge vruchtbaarheid. Dan zou men bijna van verschillende soorten kunnen spreken¹⁹.

Variatie in enzymen. In het begin van de jaren zestig werd bij diverse soorten van het genus *Drosophila* aangetoond dat er genetisch verschillende vormen van één en hetzelfde enzym (bijvoorbeeld esterase) bestaan, die elektroforetisch kunnen worden onderscheiden. De verhouding tussen verschillende zogenaamde *allozymen* kan geografisch variëren (LEWONTIN, 1974). Dit verschijnsel is sedertdien

bij alle organismen gevonden en is één van de grondslagen van de biochemische systematiek op soortniveau.

Variatie in fysiologie. Bij de plakker *Lymantria dispar* (een vlinder) overwintert de jonge larve in het ei. De larve verkeert dan in rusttoestand. Zo'n rusttoestand noemt men diapause. Wanneer eieren naar de warmte van het laboratorium worden overgebracht, dan komen die van zuidelijke populaties veel langzamer uit dan die van noordelijke. De zuidelijke plakkers zijn moeilijker uit de diapause te wekken. Tijdens een warme periode in de wintermaanden wordt de diapause dan ook niet beëindigd. Voor noordelijke populaties betekent



Drongo

warmte zeker het aanbreken van de lente.

Overeenkomstige clinale variatie is beschreven voor een andere vlinder, de maisboorder *Ostrinia nubilalis*. Dit is een soort die oorspronkelijk in het Middellandse Zeegebied voorkwam en niet op mais, maar op diverse andere soorten, bijvoorbeeld bijvoet *Artemisia vulgaris*. Mais *Zea mays* is een Amerikaanse plant. *Ostrinia nubilalis* heeft de mais, nadat die in Europa in cultuur was genomen, 'ontdekt' als een geschikte voedselplant. Met de uitbreiding van de maiscultuur is de soort mee opgeschoven naar hogere breedte. De populaties van de maisboorder uit het noorden blijken nu, evenals bij de plakker, gemakkelijker uit diapause te wekken dan populaties uit het zuiden. Het verschil is genetisch verankerd. Dit voorbeeld toont dat geografische variatie binnen betrekkelijk korte tijd (niet meer dan honderd jaar) kan ontstaan.

Ook bij planten is iets overeenkomstigs beschreven. Een soort van het prairiegrasgeslacht *Bouteloua* heeft een areaal dat zich in centraal N. Amerika uitstrekt van Canada tot in Mexico. In de meest noordelijke delen bestaan de lokale populaties uit lange-dagplanten, die pas in bloei kunnen komen als de dagen langer zijn dan bijvoorbeeld 14 uur. De zuidelijkste populaties bestaan uit korte-dagplanten en in de centrale van het verspreidingsgebied vindt men min of meer indifferente individuen. Ook bij *Bouteloua* heeft men vastgesteld dat de verschillen erfelijk bepaald zijn: zaad, in Canada verzameld en in Texas uitgezaaid, levert lange-dagplanten, terwijl omgekeerd planten in noordelijke streken gekweekt uit zaad dat uit het zuiden afkomstig was zich als korte-dagplant blijven gedragen. In zulke gevallen is er sprake van *oecotypen*. Deze term wordt vooral in de plantkunde gebruikt om variatie aan te duiden die duidelijk aan de oecologische omstandigheden is aangepast. Ook de verschillen tussen de populaties van de grove den (blz 43) kan men oecotypische variatie noemen.

Variatie in gedrag. Als voorbeeld hiervan kan men de geografische variatie van zang van zangvogels noemen. De Iberische tijtjaf *Phylloscopus collybita brehmi* zingt een liedje

dat meer op dat van de fitis lijkt dan op het welbekende 'tjif-tjaf' van de andere ondersoorten van *P. collybita*. Andere individuen van de tjiftjaf in Spanje 'begrijpen' de afwijkende zang. Je zou kunnen zeggen dat ze een eigen 'dialect' spreken.

Hierop lijkt het verschijnsel van feromoon-dialecten. Feromonen zijn (combinaties van) geurstoffen waarmee geslachtspartners in de insectenwereld elkaar lokken (lokstoffen). Feromonen zijn zeer specifiek, alleen individuen van dezelfde soort worden erdoor aangelokt. Het blijkt echter dat ze binnen het verspreidingsgebied van een soort enigszins kunnen variëren, zodat exemplaren die men over duizend kilometer zou verplaatsen door hun soortgenoten niet worden aangelokt. Wanneer men feromonen gebruikt in de biolo-



Bouteloua, een prairiegras-soort

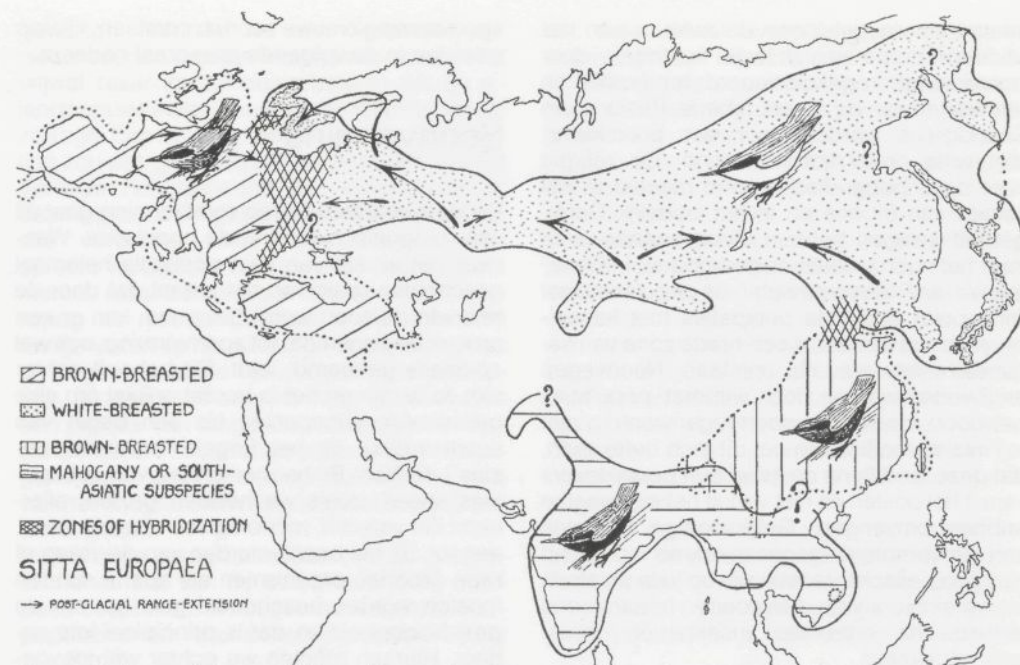
gische bestrijding van plagen moet men daarmee dus rekening houden.

Ook de maisboorder *Ostrinia nubilalis* die hierboven al even ter sprake kwam heeft dergelijke feromoon-dialecten, maar bij deze soort komen ze tezamen in één gebied voor. Men spreekt dan wel van 'variëteiten'. De E-variëteit leeft op bijvoet en is niet schadelijk, maar de Z-variëteit, die mais aantast, kan bij die plant veel schade aanrichten.

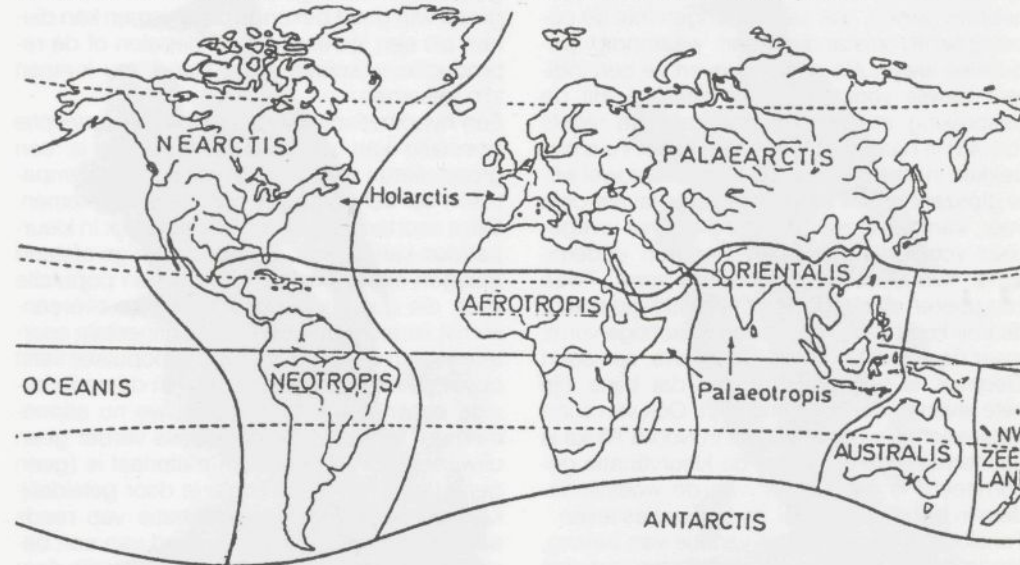
Uit het bovenstaande blijkt dat in feite elke eigenschap geografisch kan variëren. Of dat bekend wordt hangt er eigenlijk alleen vanaf of iemand het bij toeval ontdekt of de moeite neemt het speciaal te gaan onderzoeken.

Wat is de betekenis van geografische variatie voor de systematiek en evolutie-biologie? In de eerste plaats heeft het onderkennen van het verschijnsel tot vereenvoudiging van het systeem geleid. Volgens de principes van de *typologische systematiek* had men in de vorige eeuw de neiging om elke fenotypische variant van een wetenschappelijke naam te voorzien en als een aparte soort aan te duiden. Door de erkenning dat vele soorten polytypisch en polymorf zijn konden vele van deze namen worden beschouwd als subspeciesnamen of helemaal uit het systeem verdwijnen. De samenhang van een soort over een groot areaal werd daarmee duidelijk. Geografisch goed gekarakteriseerde species konden van toen af de basis vormen voor zinvolle biogeografische analyse²⁰.

Een voorbeeld van zulk een analyse van de verspreidingsgeschiedenis aan de hand van geografische variatie is het werk van Voous & VAN MARLE (1953) over de boomklever *Sitta europaea*. Zij gingen ervan uit dat het grootste deel van Europa in de laatste ijstijd onbewoonbaar was voor boomklevers (geen bomen). In refugia in het Middellandse Zeegebied konden populaties overleven met kaneelbruine onderzijde. Een dergelijk type bruinborstboomklever wordt ook in China aangetroffen en de auteurs concludeerden daaruit dat dit type aan het begin van het Pleistoceen wijd verbreid was over de Palaearctis²¹. Op grond van een analyse van subtiële verschillen in kleur en in de maten van



Geografische variatie van de Boomklever in het Palaearctische en het Orientale gebied



De ligging van de Palaearctis, t.o.v. andere biogeografische regionen

snavel en vleugel tonen de auteurs aan dat Midden-Europa vanuit twee richtingen door boomklevers is gekoloniseerd: ten oosten en ten westen van de Alpen. Siberië, Rusland, en Scandinavië worden door een boomklever met witte onderzijde bewoond. De refugia voor deze geografische vorm moeten in het zuiden van Siberië en in het zuidelijk Oeralgebied gelegen hebben. Daarvandaan is ze naar het noordwesten opgedrongen. In Denemarken en Polen ontmoeten de populaties met witte borst thans de populaties met kaneelbruine borst en daar is een brede zone van secundaire intergradatie ontstaan. Noorwegen en Zweden worden door 'witborst'-populaties bewoond. Hoewel de soort tegenwoordig niet in Finland voorkomt, moet dit toch betekenen, dat deze landen na de ijstijd hun boomklevers vanuit het oosten en niet vanuit het zuidwesten hebben ontvangen. Gelijksortige analyses van de verspreidingsgeschiedenis op grond van geografische variatie zijn op vele plaatsen ter wereld voor vele diergroepen (maar vooral terrestrische vertebraten, insecten en mollusken) uitgevoerd.

Geografische variatie kan, zoals we hiervoor hebben gezien, ook samenhangen met de oecologische omstandigheden waaronder populaties leven. Als zodanig levert ze een indirect bewijs voor natuurlijke selectie. Bij de bespreking van de oecogeografische regels (blz 43) is daar al op gewezen. In het Tularosa bekken in New Mexico, USA, komen zowel witte gipszanden als een bijna zwarte lavastroom voor. Van de vijf zoogdieren, die in het lavagebied voorkomen, hebben vier een endemische, relatief donker gekleurde vorm. Twee zoogdieren zijn beperkt tot het witte gipszand, de ene komt daar voor in een witachtige vorm, maar de andere is zwart. De zwarte, een soort *Geomys*, is een gravend dier dat bijna zijn hele leven onder de grond blijft. Ook van sommige soorten woestijnvogels in Noord Afrika is aannemelijk gemaakt dat de kleurvariatie gecorreleerd is met de tint van de woestijnbodem in het gebied waar de populaties leven. Tenslotte is geografische variatie van belang, omdat ze als het ware de eerste stap laat zien van het proces waarbij door geografische

soortvorming nieuwe soorten ontstaan. Hierop gaan we in de volgende paragraaf nader in.

Soortvorming

De klassieke theorie van soortvorming gaat uit van geografisch variërende populaties. Wanneer het areaal van zo'n populatie helemaal gescheiden raakt van het areaal dat door de rest van de soort wordt bewoond, kan er een proces beginnen dat tot *soortvorming*, ook wel *speciatie* genoemd, leidt. Dit behoeft echter niet zo te zijn en het is beslist onjuist om elke geïsoleerde subspecies als een begin van soortvorming, (in het Engels 'incipient species'), te zien. Bij het herkennen van subspecies speelt, zoals we hebben gezien, allereerst het verschil, morfologisch of anderszins, een rol. Bij het beantwoorden van de vraag of twee groepen organismen als aparte soorten moeten worden beschouwd gaat het om de *gescheidenheid* en dat is principieel iets anders. Hieraan moeten we echter wel toevoegen, dat morfologisch verschil binnen een groep van goed bekende organismen kan dienen als een 'meetlat' om te bepalen of de reproductieve isolatie al tot stand zou kunnen zijn gekomen.

Een hypothetisch voorbeeld van *allopatrische speciatie* kan dit verduidelijken. Er is een groep dieren waarvan diverse soorten sympatrisch op een bepaald continent voorkomen. Deze soorten verschillen alle duidelijk in kleurpatroon van de kop. Op een op enige afstand gelegen eiland komt eveneens een populatie voor, die qua koppatroon duidelijke overeenkomst vertoont met één der continentale soorten. In zo'n geval zal men deze populatie liefst opvatten als een subspecies van de onderhavige continentale soort. Laten we nu aannemen dat er tussen de populaties verder geen uitwisseling van genetisch materiaal is (geen gene flow). Na 100.000 jaar is door geleidelijke mutatie en door recombinatie van reeds aanwezige allelen, onder invloed van een bepaalde *selectie-druk*²², of misschien zelfs door toeval, het koppatroon van de eilandpopulatie

gewijzigd. Wanneer we dan de situatie opnieuw zouden moeten beoordelen zouden we vrijwel zeker de conclusie trekken dat de eilandpopulatie een aparte, endemische soort²³ zou zijn. Een definitief bewijs voor onze opvatting zou pas geleverd zijn als deze eilandsoort opnieuw het vasteland zou koloniseren en daar reproductief gescheiden zou blijken van alle verwante continentale soorten. Het spreekt vanzelf dat de natuur dit soort experimenten maar zelden voor ons uitvoert. In verreweg de meeste gevallen is de taxonoom aangewezen op nauwkeurige beoordeling van de gegeven situatie van allopatrische populaties. Allopatrische soortvorming is bovendien een proces van lange duur, te meten in duizenden jaren. In die lange periode is er niet ergens een moment, waarop duidelijk de stap van het ondersoortniveau naar het soortniveau wordt gezet.

In de vorige paragraaf hebben we de geografische variatie van de boomklever *Sitta europaea* besproken. In het gebied waar 'witborst'-populaties en 'bruinborst'-populaties elkaar

ontmoeten treedt vermenging, secundaire intergradatie, op. Bij deze soort heeft dus in de periode dat de populaties gescheiden waren geen soortvorming plaats gevonden. We vergelijken dit nu met de situatie van groene en grijskopspecht *Picus viridis* en *P. canus*. De verspreiding van de groene specht komt min of meer overeen met die van de bruinborst-boomklever, die van de grijskopspecht met die van de witborst-boomklever. Op de plaats waar we bij de boomklevers een zone van secundaire intergradatie vinden, is hier echter een *zone van overlap* waar te nemen, een gebied waar beide soorten voorkomen zonder zich te vermengen. Bij deze spechten heeft dus wel soortvorming plaatsgevonden. Misschien is de tijd van isolatie langer geweest, misschien ook is er snellere divergentie opgetreden.

Een wat ingewikkelder voorbeeld is het volgende. In de groep van de dodaarsjes, genus *Tachybaptus* vinden we beide mogelijkheden, n.l. isolatie - wel soortvorming en isolatie - geen soortvorming, geïllustreerd. De wijdst



Groene specht



Grijskopspecht



Dodaars

verbreide soort, de gewone dodaars *T. ruficollis*, komt voor in grote delen van Europa, Azië en Afrika. In Australië komt ook een dodaars voor die tot 1943 als subspecies van *T. ruficollis* werd beschouwd en toen *T. ruficollis novaehollandiae* heette. In dat jaar werd ontdekt dat op bergmeren op Java en Timor twee dodaarsjes naast elkaar voorkomen zonder zich onderling te vermengen, *T. ruficollis vulcanorum* en *T. r. novaehollandiae*. Deze beide vormen zijn daar dus reproductief gescheiden en gedragen zich als twee soorten. Sedertdien wordt de Australische dodaars als een aparte soort beschouwd die *T. novaehollandiae* moet heten. Men neemt aan dat lang geleden dodaarsjes uit Azië zich als *kolonisten* in Australië hebben gevestigd en dat de Australische soort, nadat speciatie had plaatsgevonden, door *terugkolonisatie* in Indonesië is gekomen.

Nu het omgekeerde geval. Op Madagascar komen twee soorten dodaarsjes voor. De ene staat nogal apart en wordt algemeen als een voor dit eiland endemische soort beschouwd, *T. pelzelni*. Later werd een tweede soort ontdekt, die wel wat meer op *T. ruficollis* leek,

maar toch ook als aparte soort werd beschreven, *T. rufolavatus*. Gezien in het licht van het feit dat ook de Australische dodaars de soortgrens bleek te hebben overschreden, is dat volkomen consequent. De Afrikaanse vorm van de dodaars *T. ruficollis capensis*, was van Madagascar als dwaalgast bekend. Omstreeks 1930 vond een grote Engels-Frans-Amerikaanse expeditie deze vogel er niet, wel de beide andere. Het was dus een verrassing dat Mrs. Payne in 1960 op Lac Alaotra een dodaarspopulatie aantrof waarin zowel *T. r. capensis* als *T. rufolavatus* voorkwamen benevens een hele reeks van hybriden. Blijkbaar was *T. rufolavatus* toch niet reproductief van *T. ruficollis* gescheiden. We moeten nu dus spreken van *T. ruficollis rufolavatus*. Waarschijnlijk zal de populatie van Lac Alaotra zich ontwikkelen in de richting van *capensis*. Misschien stabiliseert zich een nieuw fenotype. Dit is echter nog niet nader onderzocht (Voous & PAYNE, 1965).

De belangrijkste karakteristieken van het bovengeschetste speciatiemodel zijn de lange tijd die het proces neemt, het ontbreken van gene flow in de speciatiefase en het feit dat de soortvorming pas wordt vastgesteld als de dieren weer bij elkaar komen, dus weer sympatrisch worden. Als soortvorming zo lang duurt en als het nooit met zekerheid te zeggen is op welk moment de mate van genetische isolatie wordt bereikt waarbij reproductieve gescheidenheid van populaties optreedt, moet het mogelijk zijn situaties te vinden, waarin we de keus één of twee soorten eigenlijk niet kunnen maken. Ons systeem van categorieën en nomenclatuur is statisch. De natuur is dynamisch. Dit leidt onherroepelijk tot fricties. Het statische systeem is niettemin redelijk bruikbaar. Het mensenleven is zo'n smalle doorsnede door het totaal van de tijd dat we het kunnen vergelijken met iemand die een snelle blik op de klok werpt. Voor hem lijkt het alsof de wijzers stilstaan. Voor mensen die alleen maar duidelijkheid wensen in het benoemen en indelen van organismen zijn situaties, waarbij je niet precies weet of je met een aparte soort te doen hebt of niet, natuurlijk een beetje irritant. Systematici die zich met de evo-

lutiebiologie bezighouden zijn juist verheugd over deze probleemgevallen. Juist deze tonen ons bij nauwkeurig toezien, dat de wijzers van de klok in werkelijkheid bewegen.

Gescheidenheid of homogamie?

Heel belangrijk in het proces van soortvorming zoals we dat hierboven hebben beschreven is het moment waarop interbreeding onmogelijk wordt (of in elk geval niet meer plaats vindt). Wat kan daarvan de oorzaak zijn? In de natuur goed te onderscheiden soorten kunnen in gevangenschap met elkaar gekruist worden. Ook in de vrije natuur worden wel hybriden tussen soorten gevonden. Bij eenden is het verschijnsel van hybridisatie niet schaars. Dan is de gescheidenheid dus niet volkomen. In het verleden werd meestal gezegd dat die gescheidenheid toch in stand bleef doordat zich *isolatiemechanismen* ontwikkelden. Theoretische overwegingen leiden ertoe deze aanduiding minder juist te achten. Een mechanisme is iets dat met een zeker doel tot stand komt. Het doel van deze mechanismen is niet in de eerste plaats isolatie. Het is de bevordering van voortplanting met de juiste partner: *homogamie*. 'Vergissingen' bij de partnerkeuze kunnen namelijk leiden tot verspilling van genetisch materiaal. De hybride is bijvoorbeeld minder levenskrachtig of steriel. Daarom zal natuurlijke selectie elke eigenschap bevoordelen die leidt tot betere herkenning van soortgenoten. In de Engelstalige literatuur noemt men dit wel 'speciation by reinforcement'²⁴. Hoog ontwikkelde organismen vertonen gedragingen, kleuren, geuren, enz. die men aan selectieve versterking van homogamie kan toeschrijven. Deze werden vroeger gerekend tot de zogenaamde 'pre-mating' isolatiemechanismen. Allerlei verschijnselen die er toe leiden dat de nakomelingschap van een kruising minder levensvatbaar is noemt men dan 'post-mating' isolatiemechanismen. Die worden pas van belang nadat de paring al heeft plaatsgevonden. Een eenvoudig overzicht van de belangrijkste

oorzaken voor het reproductief gescheiden blijven van soorten kan er als volgt uitzien:

A Pre-mating

A1. Voortplanting vindt plaats in een ander gebied of een andere tijd van het jaar.

A2. Er bestaan verschillen in habitat in de voortplantingstijd. Voor parasieten kan gelden dat ze op of in verschillende gast heren leven.

A3. Er bestaan verschillen in baltsgedrag; meer in het algemeen: de communicatie tussen individuen van twee soorten is gestoord.

Dit is de enige oorzaak die direct aan selectie onderworpen kan zijn. A1 en A2 kunnen wel door natuurlijke selectie tot stand zijn gekomen, maar die selectie was dan niet primair gericht op het bereiken van homogamie.

B Post-mating

B1. De gameten kunnen geen zygote vormen. Dit is bijvoorbeeld het geval als de pollenbuis van het stuifmeel zich onvolgende kan ontwikkelen om de eicel in het vruchtbeginzel te bereiken.

B2. De eventueel ontstaande hybride is niet of niet volledig levensvatbaar.

B3. De hybride is oecologisch slecht aangepast omdat er geen milieu bestaat dat intermediair is tussen dat van de oudersoorten²⁵.

B4. De hybride blijkt in de F1 of F2 generatie steriel te zijn.

De bovengenoemde gevallen B2 t/m B4 leveren een duidelijk selectief voordeel voor alle mutanten die in de richting van A3 wijzen.

Modellen van soortvorming

Een tijdlang overheerste de mening dat allopatrische soortvorming als boven beschreven (langzaam en als gevolg van duidelijke en absolute geografische isolatie) de enig mogelijke vorm van speciatie was. Vooral MAYR (1963, 1970) was een vurig verdediger van die mening. Er zijn altijd taxonomen geweest die ook andere modellen van soortvorming mogelijk achtten. Een overzicht van de voorgestelde

modellen is gegeven door WHITE (1978). Hij meende dat er vijf mogelijke wegen zijn, waarlangs soortvorming tot stand kan komen. De eerste drie daarvan zijn varianten van allopatrische soortvorming. Het vierde model zou men parapatrische soortvorming kunnen noemen. Bij dit model van soortvorming zijn de arealen niet helemaal gescheiden, maar grenzen ze aan elkaar. Hiervan onderscheidt White drie varianten. Het laatste model is sympatrische soortvorming.

1. *Allopatrische soortvorming* zonder dat ooit één van de populaties heel klein wordt. Dit model is van toepassing wanneer ergens in het areaal van een soort een barrière ontstaat. Dit zou bijvoorbeeld kunnen gebeuren als twee landmassa's door continentdrift uit elkaar wijken. De flora en fauna op elk van hen zal zich dan verder in isolatie ontwikkelen. Men noemt dit wel soortvorming door *vicariantie*. Het ontstaan van Palaearctische soorten aan weerszijden van een Pleistocene ijskap zou hiertoe ook gerekend kunnen worden.
2. *Allopatrische soortvorming* waarbij één van de populaties tijdelijk heel klein wordt. Dit kan optreden wanneer enkele individuen van een soort door kolonisatie een afgelegen eiland bereiken en zich daar vestigen. De eerste kolonisten zijn de stichters (founders) van een nieuwe populatie. Men zegt wel dat zo'n populatie door een 'bottleneck' gaat. Zowel selectie als genetische toevalsprocessen²⁶ zorgen er dan voor dat deze populatie in korte tijd voldoende van de moedersoort verschilt om reproductieve isolatie te bereiken. Het is goed mogelijk dat het enorme aantal van vijfhonderd soorten *Drosophila* op de Hawaï Eilanden op deze wijze is tot stand gekomen. Dit is soortvorming door *dispersie*, waarbij *founder effecten* optreden.
3. *Allopatrische soortvorming* in een reeks van populaties. Er zijn gevallen beschreven waarbij een reeks van populaties een ring vormt. Alle populaties grenzen aan elkaar en vertonen geleidelijke clinale variatie. De uitersten van de ring overlappen en daar zijn de populaties vrij sterk verschillend. Ze her-

kennen elkaar blijkbaar niet meer als soortgelijk en gedragen zich als gescheiden soorten. Als enkele tussengelegen populaties zouden uitsterven, dan zou de speciatie voltooid zijn. Dit is een voorbeeld van speciatie door afstand. Dat zou ook kunnen voorkomen in een reeks van populaties die geen ring vormen, bijvoorbeeld een soort die verspreid is van Groot Britannië tot Japan. In zo'n geval is het niet met zekerheid vast te stellen. Omdat alle populaties in de reeks interbreeding vertonen acht men het geheel dan toch nog één soort.

4. *Parapatrische soortvorming*. Deze kan alleen voorkomen bij organismen met geringe *vagiliteit*, die zich voortplanten op heel geringe afstand van de plaats waar ze geboren zijn. White onderscheidt:
 - a clinale soortvorming, een cline zou zich ontwikkelen tot twee soorten
 - b gebieds-effect speciatie, in het areaal van een soort komen populaties met zodanig afwijkende genetische kenmerken voor dat ze misschien door geringe levensvatbaarheid van hybriden en versterking van homogamie tot aparte soorten kunnen worden;
 - c stasipatrische speciatie deze lijkt op (b), maar er bestaan verschillen in aantal en bouw van de chromosomen, waardoor kruisingen met aangrenzende populaties nauwelijks tot levensvatbare hybriden leiden. Dit is een *chromosomaal* model van soortvorming. White beschrijft een geval waarbij in een groep van vleugelloze Australische sprinkhanen *Vandiemena viatica* verschillende karyotypische rassen voorkomen, die zich als aparte soorten gedragen. De situatie wordt echter door andere onderzoekers anders geïnterpreteerd. We moeten concluderen dat sterk gedocumenteerde voorbeelden voor parapatrische speciatie niet bekend zijn. Toch moet voor weinig beweeglijke organismen de mogelijkheid van soortvorming van bijna aangrenzende populaties met kleine arealen niet uitgesloten worden geacht. Dat zou dan echter ook allopatrische soortvorming in klein bestek kunnen heten.

5. *Sympatrische soortvorming*. In zijn meest

extreme vorm impliceert dit model dat reproductieve isolatie kan ontstaan door *disruptieve selectie*, dat is selectie in twee verschillende richtingen op organismen behorend tot één en dezelfde populatie²⁷. Volgens MAYR (1963) is dit volstrekt onwaarschijnlijk omdat gene flow elk verschil dat tot stand zou komen weer teniet zou doen. Recent probeert men echter door selectie-experimenten met insecten dit model in de praktijk te toetsen en sommige auteurs menen dat zij de mogelijkheid van deze vorm van speciatie hebben kunnen aantonen. Beter voorstelbaar is sympatrische speciatie bij *monofage*²⁸ insecten waarbij de copulatie op de voedselplant voorkomt. Bij sommige soorten kan mutatie op één locus de voorkeur voor een bepaalde plant veranderen. De nakomelingen van een individu met deze mutatie zouden dan plotseling reproductief geïsoleerd raken van de rest van de populatie²⁹. Iets dergelijks zou kunnen gebeuren bij dieren waarbij de partners elkaar door lokstoffen (feromonen) vinden en waarbij een mutatie op één locus de lokstof zou veranderen.

Bij de discussie over sympatrische speciatie wordt telkens weer gezegd dat het eigenlijk om een vorm van allopatrische speciatie gaat. De gastheerrassen van monofage insecten zijn immers door hun levenswijze van elkaar gescheiden. De entomologen die dit proces van soortvorming bestuderen brengen daar tegenin dat geslachtsrijpe individuen vaak in hetzelfde seizoen vliegen en elkaar dus vaak tegenkomen. Het is niet zo dat in groepen waarin een bepaalde vorm van sympatrische speciatie lijkt voor te komen altijd alleen maar op de voedselplant wordt gecopuleerd.

Naast al deze soortvormingsmodellen is er minstens nog één andere manier waarop reproductief geïsoleerde populaties kunnen ontstaan en wel plotselinge verandering van het aantal chromosomen bij kruising van bestaande soorten of door verdubbeling van het genoom (*polyploïde soortvorming*). Vele planten en vrij veel dieren in sommige groepen, bijvoorbeeld platwormen, zijn polyploïd. Enkele malen is waargenomen dat nieuwe plantensoorten, althans reproductief geïsoleerde populaties die zich als soorten gedragen, door hybridisatie kunnen ontstaan. Een voorbeeld is het Engels slijkgras *Spartina townsendii*. Dit is in sommige gevallen aangetoond door onder experimentele condities de kruisingen te herhalen. In de recente literatuur is gesuggerd dat zelfs onder de gewervelde dieren door hybridisatie soorten zijn ontstaan. Als voorbeeld wordt genoemd de groene kikker *Rana esculenta* die uit een kruising van *R. lessonae* en *R. ridibunda* zou kunnen zijn voortgekomen.

Ten aanzien van soortvorming concluderen we dat voor de meeste gewervelde dieren en vele ongewervelden en planten de geleidelijke allopatrische soortvorming normaal is. Andere wijzen van speciatie zullen in bepaalde gevallen zeker een rol spelen. Alleen voor geleidelijke sympatrische soortvorming door disruptieve selectie lijkt het bewijs niet geleverd. Overigens berust het model van geleidelijke allopatrische soortvorming ook geheel en al op interpretatie van waargenomen patronen van verspreiding en kenmerken. Alleen al door de langdurigheid van het proces kan deze wijze van soortvorming nimmer direct waarneembaar zijn.

V. Evolutie

Systematiek en evolutie zijn nauw verweven. Enerzijds biedt de evolutietheorie de verklaring voor de waargenomen orde in de natuur, anderzijds kan de studie van verwantschappen ons iets leren over het verloop van de evolutie. Vele taxonomen hebben dan ook belangstelling voor evolutionair onderzoek en een gedeelte van dit onderzoek wordt bij vakgroepen of instituten voor systematische zoölogie of botanie gedaan. Systematici en evolutionaire biologen benaderen de biologische diversiteit echter met verschillende uitgangspunten: de systematicus herkent het stabiele patroon van hiërarchisch gerangschikte taxa, terwijl de evolutionaire bioloog de dynamiek van de factoren bestudeert waardoor dit patroon ontstaat en continu verandert. In het scala tussen constantie en verandering, patroon en proces, staat de taxonoom iets meer aan de kant van het patroon, de evolutiebioloog aan de kant van het proces. Beide benaderingen zijn echter onscheidbaar verweven. De naam van Darwin is voor altijd verbonden met de evolutietheorie. Hij was het die het mechanisme van *natuurlijke selectie* aangaf als mogelijkheid voor populaties en soorten om zich aan allerlei verschillende omstandigheden aan te passen. Het principe is heel eenvoudig. Alle organismen krijgen gemiddeld meer dan twee jongen per paar. Dat zou betekenen dat ze steeds talrijker worden³⁰. Omdat de wereld eindig is, moet aan de toename een eind komen. Niet alle individuen zijn identiek (zie blz 36 e.v.). Sommige zullen beter overleven of meer nakomelingen krijgen dan andere. In Darwins terminologie: ze zijn meer 'fit' dan andere. 'Survival of the fittest' houdt dan in dat populaties geleidelijk gaan bestaan uit steeds beter aan de heersende omstandigheden aangepaste individuen. Omdat echter ook de omstandigheden voortdurend veranderen, komt dit proces nooit tot een eind. Wel zien we dat in de loop van de

lange geschiedenis van de aarde een steeds grotere diversiteit is ontstaan. Soorten hebben zich in meerdere soorten gesplitst en deze zijn steeds verder uiteengegroeid. Het resultaat is tot nu toe dat de aarde wordt bewoond door een nog onbekend aantal (maar in elk geval meerdere miljoenen) verschillende soorten. Het verband tussen taxonomie en evolutietheorie is opnieuw gelegd door Huxley, Mayr, Dobzhansky en anderen in de vorm van de *synthetische theorie* (zie blz 29). Deze wordt ook 'Neodarwinisme' genoemd omdat zij dezelfde evolutiemechanismen herkent als de oorspronkelijke theorie van Darwin, namelijk erfelijke variabiliteit en natuurlijke selectie. De erfelijke variabiliteit komt tot stand door mutaties. Uitsluitend voorzover deze invloed hebben op het fenotype komen ze onder invloed van natuurlijke selectie. Selectie kan als het ware genotypen slechts 'zien' door bemiddeling van fenotypen. Fenotypische varianten die beter overleven of meer nakomelingen krijgen dragen op die manier meer bij aan de samenstelling van de volgende generaties. Naast natuurlijke selectie kan ook het toeval invloed hebben. Men spreekt dan van *genetic drift*, waardoor sommige varianten gaan overheersen. Het spreekt vanzelf dat het daarbij om varianten moet gaan die weinig invloed hebben op overleving of voortplanting. In de evolutiebiologie is er nogal wat discussie over de vraag of selectie of drift een grotere rol spelen in de geschiedenis van de levende wezens.

Ook op hoger niveau kan toeval echter invloed hebben op de loop van de evolutie. Bepaalde taxa slaan onder bepaalde omstandigheden een weg in, waarin ze kenmerken ontwikkelen die ze later altijd mee blijven dragen, meer of minder openlijk. Dit zijn de in hoofdstuk VI verder te bespreken apomorfieën. Ze brengen een bepaald 'bouwplan' mee dat niet meer ongedaan kan worden gemaakt. Een gewerveld

dier kan de wervelkolom niet verliezen. Of misschien zou het die wel kunnen verliezen, maar dan zou altijd aan de oplossing die het vindt voor leven zonder wervelkolom nog zijn af te lezen dat het ooit een stadium met wervelkolom had doorgemaakt. Slangen hebben alle poten verloren, walvissen de achterpoten. Toch worden ze nog steeds bij de Tetrapoda, de viervoeters, gerekend. Bij slangen is in de bouw van de schouder- en bekkenwervels nog een indicatie te vinden voor het vroeger aanwezig zijn van poten. Bij walvissen liggen in de spiermassa van het achterlijf nog kleine botjes die een rest vormen van de vroegere bekkengordel.

Studie van natuurlijke selectie wordt gemaakt op het niveau binnen de soort. In elke populatie is genetische variatie aanwezig. Uit de verschillende voorbeelden in de paragrafen over variatie binnen en tussen populaties (hoofdstuk IV) kan men de invloed van selectie impliciet vaststellen. De moleculaire methoden hebben het mogelijk gemaakt om te bepalen hoe veel erfelijke variatie tussen de genomen van verschillende individuen bestaat. Opvallende erfelijke polymorfieën, vooral in het kleurpatroon zijn voor enige soorten al lang bekend. Huisjesslakken van het geslacht *Cepaea* hebben of gele of roze huisjes met geen, één, drie of vijf bruine strepen. Veel soorten lieveheersbeestjes, in Europa vooral *Adalia bipunctata*, tonen meer variatie tussen het kleurenpatroon van individuen van een soort dan gewoonlijk tussen soorten gevonden worden. Bij andere soorten zien alle individuen er min of meer gelijk uit. Er komt dus meer of minder genetische variatie in het kleurenpatroon tot uitdrukking. De variabiliteit is niet eens voor een bepaald kenmerk bij verwante soorten hetzelfde.

Een goede indruk van de mate van variabiliteit, ook die welke niet in het uiterlijk van de planten of dieren zichtbaar is, kan worden verkregen door studie van de elektroforetische mobiliteit van eiwitten, één van de methodieken van de biochemische systematiek. Met gelelektroforese van eiwitten wordt variatie uiteraard alleen in een gedeelte van het DNA gevonden en bovendien komt niet alle variatie

in de elektroforetische mobiliteit van proteïnen tot uiting. De methode is echter zo makkelijk op proteïnen van alle organismen toepasbaar dat wij een enorme hoeveelheid gegevens over de genetische variabiliteit van populaties van dieren en planten op dit niveau beschikbaar hebben. Recent wordt ook steeds meer onderzoek gedaan naar de precieze basenvolgorde in de DNA-ketens van allerlei planten en dieren. Ook daaruit blijkt dat de variatie veel groter is dan vroeger werd gemeend. Dit betekent dus ook dat er zeer veel mogelijkheden zijn voor selectie of drift om de erfelijke eigenschappen te veranderen. De spectaculaire resultaten die soms bij de selectie op cultuurgewassen of huisdieren worden verkregen geven dit eveneens aan.

De demonstratie van zo veel genetische variatie op moleculair niveau steunt de bewering van de synthetische theorie dat er genoeg variatie als basis voor natuurlijke selectie aanwezig is. Een geleidelijke verandering van het modale genotype en fenotype van een geïsoleerde populatie (het klassieke allopatrische speciatiemodel) is zeker mogelijk. Over de vraag hoe deze grote mate van variatie in stand blijft onder de druk van de altijd aanwezige selectie wordt nog veel gediscussieerd. Een mogelijkheid is, dat het milieu zodanig veranderlijk is, dat populaties met meer variabiliteit op lange termijn betere kansen op voortbestaan hebben. In de eerste helft van deze eeuw moesten evolutiebiologen aantonen dat er achter de constante fenotypen van soorten genoeg genetische variatie voor verdere evolutie aanwezig is. Nu hebben wij zo veel genetische variatie gevonden dat wij ons moeten afvragen hoe de min of meer constante fenotypen van soorten überhaupt tegen deze variatie op kunnen.

Het blijkt dat in het algemeen afwijkende fenotypen toch zeldzaam zijn. Wij gaan ervan uit dat evolutionaire verandering (in een bepaald opzicht zou je van vooruitgang kunnen spreken) door de selectie van de best geadapteerde genotypen in genetisch polymorfe populaties plaatsvindt. Genotypen vallen continu door recombinatie bij de geslachtelijke voortplanting uiteen. Onder deze voorwaarden

moet men wel aannemen dat er sterke *stabiliserende selectie* werkzaam is, waardoor de bestaande genetische adaptaties in stand blijven. Evolutionaire vooruitgang door *verschuivende selectie* is bijna verwaarloosbaar klein in verhouding met het conserverende effect van stabiliserende selectie.

Evolutionaire veranderingen van kenmerken zijn dus ook onmerkbaar langzaam. Gedurende de evolutie van de paarden is de schouderhoogte in de loop van ca. 50 miljoen jaren van 27 cm tot 147 (gemiddeld voor hedendaagse wilde paarden) toegenomen. De gemiddelde evolutiesnelheid is dus 2,4 cm per miljoen jaar. Kunstmatige selectie door de mens heeft intussen de schouderhoogte van paarden tot 232 cm verhoogd en tot 37 cm verlaagd. De genetische variatie voor deze veranderingen is dus in hedendaagse paarden aanwezig. Evolutie is een bijzonder langzaam proces omdat stabiliserende selectie nieuwe ontwikkelingen tegenhoudt. Dit feit is belangrijk voor de relatie tussen evolutie en taxonomie. Het verklaart waarom wij gerechtigd zijn de hedendaagse organismen in welomschreven vaste taxa in te delen en tegelijkertijd te beweren dat de hiërarchische structuur van deze taxa het resultaat van continue evolutie is. Het patroon dat wij vastleggen verandert zo langzaam dat wij het op een praktische tijdschaal als onveranderlijk kunnen beschouwen³¹.

Soms is het effect van verschuivende selectie zo dramatisch dat wij evolutie kunnen zien plaatsvinden. In deze gevallen gaat het bijna altijd om de evolutie van kenmerken die door allelen van enkele genen bepaald worden. Spectaculair en overbekend is het als *industrie-melanisme* bekende verschijnsel, dat nu reeds in meer of minder sterke mate bij meer dan 40 soorten van nachtvinders is vastgesteld en berust op selectie door predatoren (vogels) overdag. De oorspronkelijke wildvorm van het meest bekende en grondig bestudeerde voorbeeld, de peper-en-zout-vlinder (*Biston betularia*) is zodanig dat de dieren met dit fenotype, zittend op een met grijze korstmossen bedekte boomstam goed gecamoufleerd zijn. Na 1860 trad door luchtvervui-

ling een verandering op waardoor in industriegebieden boomstammen zonder korstmossen (die uitermate gevoelig voor luchtvervuiling zijn) met een dofzwarte roetlaag bedekt werden. Een mutant met dofzwarte, effen kleur kreeg een grotere overlevingskans en verdrong in vervuilde gebieden de wildvorm nagenoeg geheel. In 1961 waren in de buurt van Liverpool en Birmingham 95% van alle *Biston* zwart. Sindsdien is de luchtvervuiling duidelijk verminderd, korstmossen beginnen weer op de boomschors te groeien en het aandeel lichtgekleurde ('wildtype') vlinders neemt weer toe.

Critici beweren dat zulke gevallen die ook nog reversibel zijn niets met echte evolutie te maken hebben. Met uitzondering van het kleurpatroon schijnt bij deze vlinders niets te veranderen en er is geen indicatie dat op deze manier ooit soortvorming zou plaatsvinden. Dat is uiteraard juist, maar ons inzicht in de verschillende evolutiefactoren en hun interacties is intussen zo gedetailleerd dat wij de samenhang tussen dit geval van reversibele enkel-gen 'evolutie' en evolutie van complexe eigenschappen en soorten over geologische tijdperken kunnen aantonen.



Biston betularia, berkenspanner

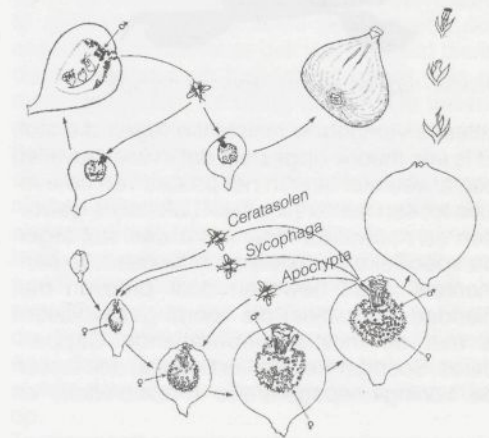
Co-evolutie

Wanneer bepaalde groepen van organismen in een bepaalde en min of meer constante relatie tot elkaar staan, dan kan dit een gevolg zijn van een bepaalde evolutiegang waarbij die relatie tijdens de fylogenie is ontstaan bij de voorouders van de geassocieerde taxa en sinds het ontstaan steeds is gehandhaafd, ongeacht alle evolutionaire veranderingen in elk van die geassocieerde groepen. Meestal betreft het hier een relatie tussen een gastheergroep en een parasitaire groep, minder vaak die tussen twee in symbiose levende taxa (bijvoorbeeld de vijgen, *Ficus* spp, met de Agaonidae of vijgewespen). Er moet wel sprake zijn van een bindend principe en omdat de herkenning en opsporing van de gastheer door de parasiet of van de ene symbiont door de andere in de meeste gevallen op chemische perceptie van een herkenningsstof berust, bestaat er een relatie met de fyto- of de zoöchemie. We spreken hier van *co-evolutie*.

Co-evolutie zou ook een verklaring kunnen zijn voor de aanwezigheid van allerlei curieuze en chemisch zeer merkwaardige inhoudsstoffen in planten. Dat de meeste van deze, soms op ingewikkelde manier in het organisme gesynthetiseerde substanties, slechts bijproducten van de stofwisseling zouden zijn is natuurlijk volstrekt onaannemelijk. Wat overbodig is wordt in de natuur altijd vroeg of laat wegge-selecteerd. Veel van in planten voorkomende stoffen hebben een giftige of afwerende werking: alkaloiden, fenolen, etherische oliën, bitterstoffen. De gedachte dringt zich op dat dergelijke stoffen als bescherming tegen allerlei belagers (parasieten, predatoren, herbivoren enz.) zouden kunnen dienen. Het voorkomen van parasieten op giftige planten is daarmee in tegenspraak, althans op het eerste gezicht. De specifieke parasieten van bepaalde planten bezitten echter een hoge mate van resistentie tegen die stoffen. Nicotine is voor bijna alle insecten zeer giftig en wordt in de vorm van tabaksextracten ook commercieel als insecticide gebruikt, maar de tabakskever *Lasioderma serricorne* voedt zich met ge-

droogde tabaksbladeren en tabaksprodukten zoals sigaren. De voor vele dieren min of meer giftige aardappelplant (het loof) wordt door de coloradokever *Leptinotarsa decemlineata* en de rupsen van de doodshoofdvlinder *Acherontia atropos* als voedsel gebruikt.

Bij onderzoek blijkt dat, blijkbaar als gevolg van co-evolutie, bepaalde parasietengroepen met bepaalde plantengroepen en uit dien hoofde met bepaalde chemische verbindingen geassocieerd zijn. De voorouders van zulke plantengroepen moeten aanvankelijk niet in



Cyclus van de ontwikkeling van de vijg en de vijgewespen die voor de bestuiving zorgen

staat zijn geweest die specifieke inhoudsstoffen aan te maken, maar zij zullen ongetwijfeld wel parasieten hebben gehad. Door een biochemische evolutie binnen die groep van voorouders ontstond een fenotype met giftige inhoudsstoffen. Daardoor werd dat gevrijwaard van aantasting door de meeste parasieten waar die planten eerst mee behept waren. Het nieuwe genotype verdrong door deze betere adaptatie het oude en dat vermogen bleef in veel gevallen tot op heden gehandhaafd. Niet alle parasieten moesten echter wijken. Enkele van hen, of wellicht slechts enkele individuen, konden zich tegenover de afweerstof handhaven door een aanwezigte of door



Vlinder, rups en pop van koninginpage

selectie verhoogde resistentie tegen die stof. Er is een theorie opgesteld dat in veel gevallen een afweerstof later in het proces van co-evolutie tot een herkenningsstof (lokstof) is geworden en nauwelijks meer als afweerstof tegen de specifieke parasieten functioneert. Experimenteel is dit bewezen door proeven met Pieridae (koolwitjes) die vooral geassocieerd is met de mosterdoliebevattende Capparidales. Soortgelijke relaties bestaan ook tussen de koninginpagefamilie (Papilionidae) en

Ranales (ranonkelachtigen met benzyloisochinoline-alkaloiden), maar ook met de Rutales en de Umbelliferae³¹. Dit is een van de argumenten voor de stelling dat deze groepen met de Ranales nauw verwant zijn.

Een andere vorm van co-evolutie betreft relaties tussen zaad- en vruchtverspreidende dieren door middel van epizoöchorie, dat wil zeggen aan de buitenzijde van het lichaam (kleef- en klisvruchten, vruchten met haakjes, enz.). Nu is voor deze verspreidingsvorm de beschubde reptielenhuid ongeschikt, hetgeen betekent dat epizoöchorie op zijn vroegst mogelijk was toen er vogels waren (in het Jura-tijdperk) en vooral van betekenis werd toen op de grond levende zoogdieren begonnen te domineren (Krijt of wellicht nog later). Op dezelfde manier kan men beredeneren dat bestuiving van bloemen door insecten eerst van betekenis werd nadat bepaalde insectengroepen daarvoor geschikt waren geworden. De echte bloemplanten of Angiospermae (Magnoliophyta) verschenen eerst in het Onder- tot Midden-Krijt op aarde en voor die tijd waren bepaalde insectentypen al actief als bezoekers van bepaalde Naaktzadigen zodat insectenbezoek van bloemen reeds in een vroeg stadium kon beginnen.

VI. Systematiek van hogere categorieën

Soorten kan men in de natuur ontdekken, of misschien is het nog beter om te zeggen dat men in de natuur situaties ontdekken kan waarin populaties zich ten opzichte van elkaar als soorten gedragen. We baseren ons daarbij op het biologisch soortbegrip, maar in de overgrote meerderheid van de gevallen hanteren we morfologische criteria bij het nemen van een beslissing.

Hoe zit het nu met de hogere categorieën? Er bestaat geen biologisch genusbegrip of familiebegrip waarmee we groepen van soorten ondubbelzinnig tot genera of families kunnen samenvoegen. We kunnen echter wel proberen natuurlijke groepen te onderscheiden en dan te beslissen of zo'n groep een genus of familie is. We gebruiken daarbij morfologische criteria en daarnaast ook fysiologische, oecologische, biochemische en gedragscriteria. Op grond van morfologische criteria heeft men eeuwenlang de levende natuur ingedeeld. Een dergelijke indeling is in feite volstrekt onmisbaar. Als een indeling goed is, helpt ze ons om een grote hoeveelheid informatie snel te overzien en te ordenen en heeft ze bovendien betekenis voor de verklaring en voorspelling van biologische verschijnselen. We noemden dit in hoofdstuk I de wetenschappelijke en de heuristische waarde van een goede klassificatie. Hierbij behoeven we als voorbeeld slechts te denken aan Darwin die bij de verklaring van de verscheidenheid in de natuur door de evolutietheorie reeds van een vrij ver uitgewerkt systeem van organismen kon uitgaan.

We zagen reeds dat het probleem van de systematiek is, wanneer we een indeling goed mogen noemen. Voor een goede indeling heeft men vaak de aanduiding natuurlijk systeem gebruikt. De achtergrond van die benaming ligt in een filosofische beschouwing die teruggaat op Aristoteles. Deze vroeg zich af

hoe het komt dat we (bijvoorbeeld) alle paarden, hoe verschillend ook, 'paard' kunnen noemen. Wat is eigenlijk de draagwijdte van onze algemene begrippen? Is er misschien iets wezenlijks in al die verschillende paarden dat we als 'paardheid' zouden kunnen aanduiden - de essentie van wat het is om een paard te zijn? Volgens Aristoteles bestaan er zulke essenties (hij noemt ze ook wel vormen) die in de materie van elk individueel paard (min of meer gebrekkig) tot uiting komen. De wetenschap kan deze essenties ontdekken en weergeven in definities. Een klassificatie, die met de essenties van alle ertoe behorende organismen rekening houdt, is dan een volmaakte weergave van de dieperliggende werkelijkheid, een natuurlijk systeem. Deze denkwijze wordt *essentialisme* genoemd en heeft in vroeger eeuwen een beslissende invloed op de systematiek gehad. Linnaeus was sterk door deze essentialistische visie beïnvloed en stelde daarom een *typologische systematiek* op.

Tegenwoordig spelen geheel andere theoretische uitgangspunten een rol. Wij hechten grote betekenis aan de variatie en zien deze niet als gebrekkige weergave van een ideale vorm. Toch streven de meeste taxonomen nog steeds naar een natuurlijk systeem, waaronder ze dan een systeem verstaan dat een zo goed mogelijke afspiegeling van de evolutie is. In de inleiding werd in dit verband de definitie van MAYR (1969) genoemd: de ordening van organismen in groepen op basis van gelijkenis en verwantschap. Het woord verwantschap duidt op evolutie. Gelijkenis wordt opgevat als gevolg van de evolutionaire verwantschap. In de periode tussen 1930 en 1965, was de zogenaamde *evolutionaire systematiek* de leidende visie. Ze kwam rechtstreeks voort uit de synthetische theorie van evolutie, systematiek, biogeografie en geneti-



Ernst Mayr

ca (zie hoofdstuk III). In hoofdstuk IV zijn we Ernst Mayr tegengekomen als een typische vertegenwoordiger van deze benadering, die nu door vrijwel iedereen verlaten is. Mayr was vooral geïnteresseerd in soorten en soortvorming, maar hij heeft zich in verscheidene boeken ook uitgelaten over zijn visie op de systematiek van hogere categorieën. Hij sloot daarin nauw aan bij SIMPSON (1945, 1961) die criteria voor klassificatie heeft opgesteld. De belangrijkste daarvan zijn dat taxa *monofyletisch* moeten zijn, dit betekende voor hen dat ze één enkele voorouder moeten hebben gehad, en dat grenzen tussen taxa gelegd moeten worden op punten van duidelijke hiaten in morfologische reeksen. Men probeerde de vooroudertaxa te vinden door zoveel mogelijk te zoeken naar de meest primitieve vertegenwoordigers van elke groep. De studie van uitgestorven vormen, de palaeontologie, (vooral van de gewervelde dieren) speelde in deze vorm van taxonomie een grote rol.

Over het ontstaan van hiaten nog het volgende. In de loop van evolutie vinden twee processen plaats: de splitsing van soorten, *speciatie*, en het uiteengroeien van soorten in

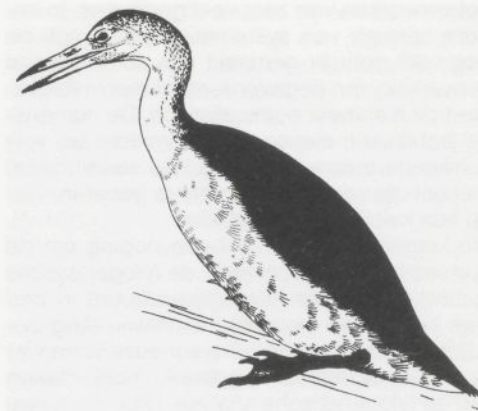
morfologisch, oecologisch en ethologisch opzicht, *differentiatie*. In veel gevallen is de differentiatie maar gering. De telkens ontstaande soorten nemen in verschillende streken of verschillende (micro-)habitats min of meer dezelfde plaats in. Als voorbeeld kunnen we denken aan dodaarsjes in verschillende delen van Europa, Azië en Australië of aan de vele op elkaar gelijkende soorten dennebomen (*Pinus*). Een enkele maal moet het zijn voorgekomen dat zich bij een soort een heel bijzondere aanpassing ontwikkelde, bijvoorbeeld warmbloedigheid, het vermogen om stikstof met behulp van wortelknolletjes vast te leggen, het vermogen om in lucht te ademen. Een dergelijke evolutionaire nieuwigheid biedt plotseling een groot aantal nieuwe bestaansmogelijkheden en kan leiden tot vrij snelle ontwikkeling van een groot aantal nieuwe soorten. Met deze ontwikkeling zal een intense selectie gepaard zijn gegaan. De aanvankelijke soorten die zo'n nieuwe adaptatie hebben vertoond gingen daarbij ten gronde om plaats te maken voor soorten bij welke de nieuwe mogelijkheid van bestaan veel duidelijker aanwezig was. Wij zien de weerspiegeling van zulke gebeurtenissen nu in de vorm van groepen organismen die duidelijk van andere groepen gescheiden zijn: zoogdieren, schildpadden, kevers, vlinderbloemigen, varens. Hoewel we aannemen dat er overgangstypen hebben bestaan, bijvoorbeeld tussen reptielen en zoogdieren, zijn deze tussenvormen nu volledig uitgestorven (missing links). Dit zou de achtergrond van de hiaten in het systeem zijn.

Het tot stand komen van een nieuw type organisme met een eigen plaats in het geheel van de natuur, zoals hierboven beschreven, noemden de evolutionaire systematici wel het binnentreden in een nieuwe *adaptieve zone*. Voor de grotere taxa van hogere categorieën kunnen we vaak vrij duidelijk de adaptieve zone karakteriseren, bijvoorbeeld vogels bewonen de lucht, walvissen zijn zoogdieren in zee. Vrijwel onmogelijk is dit bij taxa van lage categorie, genera en families. Voor evolutionaire systematici is het binnentreden van een nieuwe adaptieve zone, dat dan vaak gepaard gaat met een duidelijk hiaat in een morfologi-

sche reeks, een heel belangrijk criterium om een taxon van hogere categorie te vormen. Zoogdieren en vogels zijn beide ten opzichte van reptielen in een nieuwe adaptieve zone terecht gekomen. Dit was de reden waarom ze in traditionele klassificaties, evenals de reptielen, als *klassen* van de Vertebrata worden beschouwd.

Toch zitten hier enkele addertjes onder het gras. Het begrip adaptieve zone heeft het nadeel dat het niet is te definiëren onafhankelijk van het taxon, dat de zone bezet. Eigenlijk kan men altijd pas achteraf vaststellen dat de adaptieve zone er blijkbaar was. Dit maakt het heel moeilijk om ze onderling te vergelijken. Daardoor is het ook niet goed mogelijk om vast te stellen of de insecten een adaptieve zone bezetten die equivalent is met die van de gewervelde dieren of bijvoorbeeld alleen met die van de zoogdieren. Als we bovenstaande beschouwingen over differentiatie de basis van ons systeem willen maken kunnen we niet objectief de grenzen en ranghoogten van de taxa aangeven. Een adaptieve zone kan bovendien worden bezet door nakomelingen van twee verschillende, niet nauw verwante soorten. Bij vogels is een duikende levenswijze met de poten als belangrijkste voortstuwingsorgaan onafhankelijk geëvolueerd bij futen, zeeduikers, *Hesperornis* en misschien nog vaker. Door *convergentie*³³ is het lang niet altijd gemakkelijk om taxa op de juiste wijze met elkaar in verband te brengen. De verwantschap blijft onduidelijk en er is nauwkeurig onderzoek nodig om analogieën van homologieën te kunnen onderscheiden. Bovendien blijkt de indeling vaak sterk te berusten op traditie of op de autoriteit van bepaalde leidinggevende taxonomen. Bij nadere studie is vaak onmogelijk om overtuigende argumenten te vinden voor of tegen een bepaalde klassificatie.

In de afgelopen tientallen jaren zijn dan ook verschillende pogingen gedaan om de taxonomie een objectieve basis te geven. Aanvankelijk is gemeend dat dit het best kon geschieden door zeer veel kenmerken bij de analyse van verwantschap te betrekken. Dit is vooral gepropageerd door SNEATH & SOKAL (1973) die spraken van *numerieke taxonomie*.



Hesperornis siemensii

In hun filosofische visie blijven ze ver bij Aristoteles vandaan en menen ze dat algemene begrippen uitsluitend in de geest van de onderzoeker bestaan. In de natuur zijn er slechts individuele organismen of soorten, geen reële hogere categorieën. Deze zienswijze wordt *nominalisme* genoemd en is in feite het andere uiterste tegenover het essentialisme. Grote aantallen gegevens worden zonder dat vooronderstellingen worden gemaakt met computerprogramma's verwerkt. Omdat uitsluitend met de verschijningsvorm van een taxon (Sneath & Sokal spraken liever van OTU, operational taxonomic unit) rekening wordt gehouden noemt men deze benadering fenetisch. In strikte vormen van fenetische taxonomie wordt zelfs de vooronderstelling dat evolutie heeft plaatsgevonden vermeden. Dit houdt echter in dat homologieën en analogieën niet goed meer van elkaar kunnen worden onderscheiden. Zo loopt men de kans groepen met overeenkomstige levenswijze te vormen, die convergent zijn, niet nauw verwant. Deze prijs voor objectiviteit was te hoog en de fenetische vorm van numerieke taxonomie is door de meeste onderzoekers weer verlaten. Toch heeft haar kortstondige bloei (ruwweg van 1965 tot 1975) een belangrijke bijdrage geleverd aan de systematiek. Voor het eerst werd de mogelijkheid ontsloten tot

het verwerken van zeer veel gegevens. In andere vormen van systematiek wordt ook nu nog veel gebruik gemaakt van automatische verwerking van gegevens, maar men interpreteert dit niet meer nominalistisch. De numerieke technieken dienen als hulpmiddel om verschillende theoretisch mogelijke klassificaties met behulp van een computer te genereren en op hun kwaliteit te beoordelen.

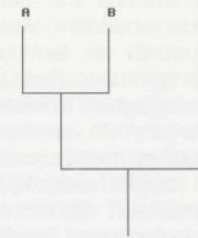
We komen nu tot een tweede poging om de systematiek te objectiveren, de *fylogenetische systematiek*. Deze heeft geresulteerd in een zeer belangrijke theoretische ontwikkeling, zodat je kunt zeggen dat elke serieuze vorm van moderne systematiek gebruik moet maken van de fylogenetische analyse. Daar zullen we ons in het vervolg van dit hoofdstuk mee bezighouden. Voor zowel de evolutionaire als de fylogenetische systematiek staat de vraag voorop wat er in de loop van de evolutie is gebeurd. De evolutionaire systematici probeerden daar achter te komen door te zoeken naar primitieve voorouders. In fylogenetische systematiek heeft men ingezien dat deze niet te vinden zijn. De enige aanwijzing over het verloop van de evolutielijnen zijn de eigenschappen die in de evolutie zijn ontstaan, de kenmerken. Door HENNIG (1950, 1966) is ontdekt dat men niet naar primitieve kenmerken moet zoeken, maar juist naar de meest recent ontstane, de *afgeleide*. Met behulp daarvan moet de verwantschap worden gereconstrueerd. Nauwe verwanten zullen namelijk veel afgeleide kenmerken gemeenschappelijk hebben. Verwantschap moet dan heel zuiver worden gedefinieerd: 'Verwantschap is de samenhang die het gevolg is van het hebben van gezamenlijke voorouders'. Die soorten zijn het nauwst verwant die het kortst geleden een unieke gemeenschappelijke voorouder hadden.

Heel pregnant komt dat tot uitdrukking in het voorbeeld van de koe, de longvis en de karp. Van deze drie zijn de koe en de longvis het meest verwant, hoewel de longvis en de karp veel meer op elkaar lijken. Longvis en koe delen namelijk een meer recente gemeenschappelijke voorouder³⁴. Ideeën over gelijkenis of hiaten in morfologische reeksen

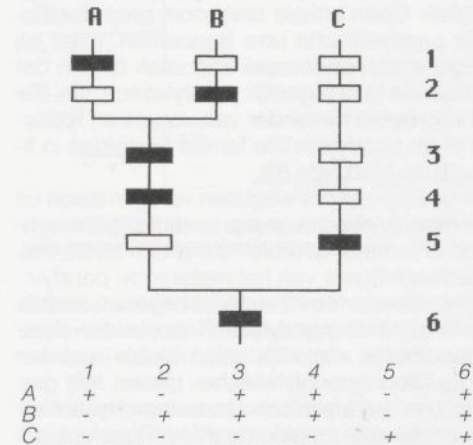
spelen in het geheel geen rol. Verwantschap kan het duidelijkst worden weergegeven in een diagram van vertakkingen, een zogenaamd *cladogram*.

Gegeven drie taxa, A, B en C, zijn er vier mogelijkheden van indeling: (AB)C, A(BC) (AC)B en (ABC). In figuur 00 is (AB)C in beeld gebracht. In dit cladogram is te zien dat A en B een stukje evolutieweg (het verticale lijntje) samen hebben afgelegd onafhankelijk van C. In die periode kan in de voorouder van A en B een kenmerk zijn opgetreden dat bij C ontbreekt. Een dergelijk 'nieuw', afgeleid kenmerk heet in de terminologie van Hennig (1950) een *apomorfie*. Een kenmerk dat in de afgeleide vorm uniek is voor A en B samen noemt Hennig een *synapomorfie* voor A en B. Hierbij moeten we ons goed realiseren dat een cladogram in theorie gemakkelijk kan worden getekend, maar dat het in de praktijk veel moeite kost om de juiste synapomorfieën te vinden. In de praktijk van het onderzoek zien we alleen de taxa A, B en C en niet de relatie. Die moet door studie van de kenmerken worden vastgesteld.

Wanneer we bij studie van de kenmerken een synapomorfie vinden, is dat het beste bewijs, dat A en B samen dezelfde voorouder hebben gehad en dus elkaars naaste verwanten, elkaars zustersoorten, zijn. A en B hebben uiteraard ook vele kenmerken die ze delen met C of met nog andere organismen. Dat zijn kenmerken die ontstaan zijn voordat de lijn (AB) zich aftakte van C. Zulke 'oude' kenmerken worden primitief genoemd of, met een minder beladen term van Hennig, plesiomorfieën. Het bezit van veren is een synapomorfie voor de vogels, waaruit we afleiden dat ze allemaal nauwer aan elkaar verwant zijn dan één van hen met andere gewervelde dieren. Bij het beantwoorden van de vraag of de mezen meer verwant zijn aan de lijsters dan aan de vinken speelt het bezit van veren geen enkele rol. Op dat niveau is het een *symplesiomorfie*, een gezamenlijk primitief kenmerk. In hoofdstuk II kwamen we een vergelijkbaar onderscheid tegen bij de bespreking van het begrip homologie op verschillend niveau. Homologieën hebben slechts op één niveau in een klassifi-



Figuur 2: Schematische weergave (cladogram) van drie taxa, waarbij A en B nauwer met elkaar verwant zijn dan één van beiden met C.



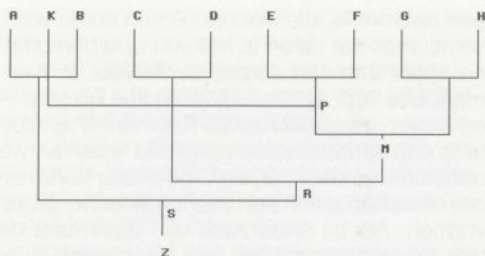
+ = apomorfie - = plesiomorfie

Figuur 3: Cladogram waarbij de verwantschapsrelatie (AB)C wordt ondersteund door twee synapomorfieën. De apomorfieën zijn als zwarte blokjes, de plesiomorfieën als witte getekend. Kenmerkenverdeling van de soorten in figuur 3:

catie betekenis voor de taxonomie. Dat is het niveau waarop ze als synapomorfie optreden. In de figuur 3 zijn de kenmerken die met hetzelfde nummer zijn aangeduid homologe kenmerken die samen een reeks van twee stappen vormen. De oudste stap is het plesiomorfe kenmerk, de latere het apomorfe. We zien dat 3 en 4 synapomorf zijn voor A en B. In kenmerk 1 bestaat verschil tussen A en B en komt B met C overeen. Dit heeft echter geen invloed op onze indeling, want kenmerk 1 is zowel in B als in C een plesiomorfie. A heeft hier iets eigens,

een apomorfie, die slechts bij één taxon voorkomt, voor dat taxon is het een autapomorfie. Kenmerk 2 is een *autapomorfie* voor B. Kenmerk 5 is voor C een autapomorfie en voor A en B een *symplesiomorfie*. Kenmerk 6 tenslotte is een synapomorfie op grond waarvan we concluderen dat A, B, en C bij elkaar horen en ook tezamen weer een *monofyletische groep* vormen. Als bij onderzoek van deze taxa de hier gegeven verdeling van kenmerken voor de dag komt is de indeling (AB)C zonder problemen bevestigd. Moeilijkheden kunnen ontstaan als er een synapomorfie voor A en C gevonden wordt. Dan hangt de keuze tussen (AB)C en (AC)B weer af van een nadere analyse.

In de concrete studie van taxa is het vaak lang niet gemakkelijk om te weten of men met apomorfieën of plesiomorfieën te doen heeft. Een belangrijke methode om dit probleem op te lossen is vergelijking met een andere monofyletische groep die nauw aan (AB)C verwant is, met een Engelse term meestal *outgroup* genoemd. Als van een reeks van twee homologe kenmerken het ene alleen in de groep die we bestuderen voorkomt (de ingroup, in het voorbeeld zouden dat dus A, B en C zijn) en het andere zowel in de ingroup als in de outgroup, dan is het eerste binnen de ingroup een apomorfie. Toch komt het nog regelmatig voor dat verschillende kenmerken met elkaar in conflict zijn. Een mogelijkheid om zo'n conflict op te lossen is de vaststelling dat het dwarsliggend kenmerk geen homologie is, maar een analogie. Men gebruikt daarvoor dan de term *convergentie*, tegenwoordig spreekt men ook vaak van *homoplasie*. Om dit te kunnen weten moet het kenmerk heel grondig worden bestudeerd, bijvoorbeeld in zijn gedetailleerde structuur, in zijn embryonale ontwikkeling enz. In Figuur 4 is een geval van convergentie in beeld gebracht. Men moet zich voorstellen dat op de horizontale as de differentiatie is uitgezet, op de verticale de tijd. Taxon K lijkt door convergentie heel veel op de taxa A en B. Toch is duidelijk dat een taxon dat alleen A, B en K omvat niet natuurlijk is, omdat het geen monofyletische groep vormt. Een of andere auteur, die vooral op fenetische overeenkom-



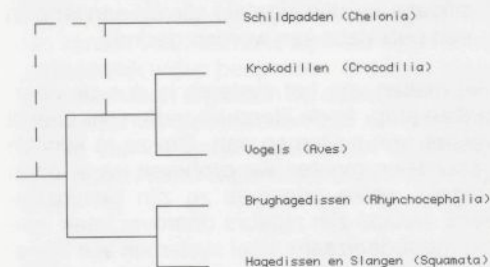
Figuur 4: Cladogram, waarin taxon K convergent gelijk op taxon A en taxon B. Hypothetische voorouders zijn aangegeven bij P, M, R en S.

sten lette, heeft A, B en K samen in één familie gezet, A, B, en K zijn dan genera. Organismen van verschillende herkomst zijn in deze familie op grond van overeenkomsten in lichaamsbouw of levenswijze bij elkaar geplaatst. Zo'n taxon noemen we *polyfyletisch* (letterlijk 'meerstammig'). In een cladogram is een polyfyletisch taxon te herkennen doordat we gaande van één van de erin opgenomen ondergeschikte taxa (in dit geval van K naar A en B via P, M, R en S) meer dan één splitsingspunt passeren dat rechtstreeks leidt naar uitgesloten taxa. Van punt P kunnen we bij de familie (EF) komen die niet tot (AKB) behoort, van M naar (GH), van punt R naar (CD). Een familie (EFK) mogen we daarentegen *monofyletisch* (éénstammig) noemen. Ook (EFKGH) is een monofyletische groep. Alle er in opgenomen taxa stammen af van één hypothetische voorouder in punt M. CDKEFGH is monofyletisch vanuit voorouder R, ABCDKEFGH vanuit voorouder S. Maar wat zeggen we van ABCDKEF, zonder GH erbij? Vroeger zouden we daar zonder problemen het woord monofyletisch hebben gebruikt, er is namelijk sprake van één voorouder in punt S. Tot ongeveer 1970 treffen we in de literatuur dan ook veel groepen aan van dit karakter, bestaande uit een groot aantal, maar niet alle afstammelingen van één voorouder. In de fylogenetische systematiek worden zulke niet strikt monofyletische groepen met een andere term aangeduid en wordt het woord 'monofyletisch' gereserveerd voor groepen die niet alleen van één voorouder af

stammen, maar die ook alle afstammelingen van die voorouder omvatten. Voor een groep als ABCDKEF wordt de term *parafyletisch* (naaststammig) gebruikt. Een parafyletisch taxon is in een cladogram te herkennen doordat men gaande van één van de erin opgenomen ondergeschikte taxa (bijvoorbeeld KEF) naar de andere (bijvoorbeeld AB) slechts één splitsingspunt passeert dat rechtstreeks leidt naar een uitgesloten taxon. Dat is in dit geval dus punt M, leidend naar GH. Meer in het algemeen kan men zeggen dat een parafyletisch taxon een monofyletisch taxon is waaruit één of meer monofyletische groepen zijn weggelaten. Geen enkele taxonoom gaat doelbewust parafyletische taxa benoemen, maar bij fylogenetisch onderzoek kan vaak blijken dat bestaande taxa eigenlijk parafyletisch zijn. Zie het voorbeeld hieronder van vogels en reptielen of de parafyletische familie Pongidae in figuur 6 op bladzijde 69.

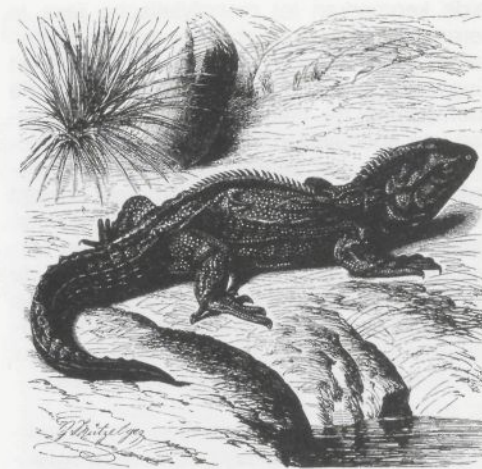
Een gevolg van het weglaten van één taxon uit een monofyletische groep is, dat er geen synapomorfie meer overblijft die alleen bij de vertegenwoordigers van het resterende parafyletische taxon en verder nergens anders voorkomt. Het parafyletisch taxon zal deze synapomorfie namelijk altijd delen met het weggelaten monofyletische taxon. Wij beschouwen parafyletische taxa daarom als niet-natuurlijke taxa en geven ze liever geen plaats in onze systematiek. Oudere taxonomen namen een soepeler standpunt in. Dit was een direct gevolg van het feit dat zij hun klassificaties niet uitsluitend op grond van scherp gedefinieerde verwantschap opbouwden. Zij beschouwden parafyletische taxa (die ze niet eens zo noemden) als natuurlijk in gevallen waarin het ondergeschikte taxon dat uit zo'n groep werd afgezonderd (in Figuur 4 dus GH) een grote stap in de evolutie had gemaakt en een nieuwe adaptieve zone had bezet. Een fylogenetische klassificatie geeft duidelijk weer waar de splitsingen van de evolutionaire lijnen gelegen zijn. Deze zijn er zonder moeite uit af te lezen. Een klassificatie, die ook parafyletische taxa bevat, is meestal eenvoudiger en laat ook iets zien van de diversiteit die is ontstaan. Het verloop van de verwantschaps-

lijnen is er echter niet meer uit af te lezen. Eigenlijk is er niets direct uit af te lezen, je hebt daarvoor altijd ook de cladogrammen nodig waarop de klassificatie is gebaseerd. De meest bekende illustratie van dit verschil in klassificatie tussen de fylogenetische en de vroegere systematiek is de rangschikking van reptielen en vogels (Figuur 5, naar MAYR, 1974; HENNIG, 1975). Traditioneel worden vogels en reptielen beschouwd als twee naast



Figuur 5: Cladogram waarin de plaats van de vogels tussen de reptielen is aangegeven.

elkaar staande klassen. Over het verloop van de evolutielijnen bestaat geen verschil van mening (al is de plaats van de schildpadden nog niet zeker), wel over de ranghoogte. De klasse reptielen (traditioneel bestaande uit Chelonians, Rhynchocephalia, Squamata en Crocodylia) is geen monofyletisch maar een parafyletisch taxon. Slechts wanneer de vogels erin worden opgenomen ontstaat een monofyletisch taxon (Sauropsida). Krokodillen en vogels vormen samen eveneens een monofyletisch taxon (Archosauromorpha). In het systeem van de Vertebrata moeten we nu ofwel de reptielen (Reptilia) met de vogels (Aves) in één klasse Sauropsida plaatsen of wel de Reptilia in vier klassen verdelen. Vertegenwoordigers van de evolutionaire systematiek hadden hier bezwaar tegen omdat op die manier taxa zouden worden gecreëerd die geen relatie hebben met manier waarop we vroeger gewend waren systematiek te bedrijven. Maar het is nu juist een kenmerk van elke wetenschap dat oudere inzichten worden verlaten en vervangen door theoretisch beter



Tuatara

gefundeerde. We zien hier een voorbeeld van het in hoofdstuk I en II reeds genoemde principe dat de wetenschappelijke nomenclatuur woorden tot termen maakt met een zo nauwkeurig mogelijk bepaalde betekenis. In het dagelijks spraakgebruik mag men natuurlijk gewoon over reptielen blijven praten, maar het is goed zich te realiseren dat dit geen monofyletische groep is. Sommige reptielen delen meer apomorfieën met vogels of zoogdieren dan met andere reptielen.

De situatie in de systematiek is op dit moment zo, dat voor vele groepen nog slechts evolutionaire klassificaties beschikbaar zijn. Men komt ze in de literatuur vaak tegen. Wel worden er steeds meer fylogenetische analyses uitgevoerd, maar het zal nog lang duren voor een fylogenetische klassificatie van het gehele planten- en dierenrijk beschikbaar is. Ook dan zullen voor niet strikt wetenschappelijke toepassingen (bijvoorbeeld natuurbeschermingswetgeving of het groeperen in dierentuinen) groepen als reptielen en mensapen gewoon gebruikt kunnen worden.

Het belangrijkste winstpunt van de fylogenetische systematiek is de heldere formulering van probleemstellingen en de duidelijke bepaling van de betekenis van begrippen. Ook vroeger probeerde men organismen met afge-

leide kenmerken tot monofyletische taxa te verenigen, maar dat gebeurde zelden op een helder geformuleerde wijze. Vaak speelde het Fingerspitzengefühl van de taxonoom de voornaamste rol. Vele taxa werden op het gezag van specialisten in het systeem opgenomen, zonder dat daarop eigenlijk kritiek mogelijk was. Nu zijn verschillen van inzicht bespreekbaar geworden. De fylogenetische methode van kenmerkanalyse biedt een verdieping en verrijking van het arsenaal van de taxonomische methodiek. Alle nadruk valt op het vaststellen van het cladogram en dat vereist intensief biologisch onderzoek. SZALAY (1977) geeft daarvan een aardig overzicht:

- Men doet vele waarnemingen om kenmerken te vinden, te herkennen en te omgrenzen.
- Deze kenmerken moeten niet alleen voor de specialist in kwestie, maar ook voor anderen waarneembaar en herkenbaar zijn. Pas dan hebben we de beschikking over gegevens die een objectieve en tussen verschillende onderzoekers uitwisselbare basis voor de systematische analyse kunnen vormen.
- Vervolgens moet vastgesteld worden of de toestanden van het kenmerk die we bij verschillende organismen vinden vergelijkbaar (homoloog) zijn.

- Dan moet men een idee krijgen hoe de verschillende toestanden van het kenmerk van plesiomorf naar apomorf geordend zijn.
- Als dit voor vele kenmerken is gedaan en als er overeenstemming is (of als de discordanties zijn 'wegverklaard') kunnen we als hypothese van verwantschap een cladogram tekenen.
- Uit dit cladogram kan dan volgens bepaalde spelregels (verschillend voor evolutionaire en fylogenetische systematiek) een klassificatie worden afgeleid, die als een tabel in een publicatie kan worden gedrukt.

Het maken van het systeem is dus de allerlaatste stap. In de literatuur treffen we allerlei versies van systemen aan. Om ze te kunnen beoordelen moeten we proberen na te gaan volgens welke principes ze zijn geconstrueerd. Helaas zijn auteurs daarover vaak weinig mededeelzaam. Veel systemen zijn hopeeloos verouderd en kunnen niet meer veilig als grondslag voor verder onderzoek worden gebruikt. Er blijft voor de systematiek dus werk aan de winkel.

VII. De evolutie van de mens

De mens is een biologische soort die tot het dierenrijk behoort. Deze uitspraak is juist, zolang we niet doen of daarmee alle aspecten van de mens zijn belicht. De mens is ook een cultureel wezen, een sociaal wezen, iemand met rechtsgevoel en levensovertuiging. Dat zijn kanten van het mens zijn, die we hier niet nadrukkelijk willen bespreken. Impliciet zijn ze misschien toch ergens in de discussie aanwezig omdat we zelf mensen zijn en omdat de kennis van de geschiedenis van de biologische soort *Homo sapiens* tot onze cultuur behoort.

De plaats van de mens tussen de primaten

Onze naaste verwanten in het dierenrijk zijn de mensapen die gewoonlijk in de familie Pongidae worden geplaatst. Met de mensapen en andere apen behoort *Homo sapiens* tot

Tabel 2. Een klassificatie van de primaten volgens de evolutionaire systematiek (naar SIMPSON, 1945).

Orde	Primates	-primaten
Suborde	Prosimii	-halfapen
Suborde	Anthropoidea	-apen
Superfamilie	Ceboidea	-apen Nieuwe Wereld
Superfamilie	Cercopithecoidea	-apen Oude Wereld
Superfamilie	Hominoidea	-mensapen en mens
Familie	Pongidae	-mensapen
Subfamilie	Hylobatinae	-gibbons
Genus	<i>Hylobates</i>	-gibbon
Genus	<i>Symphalangus</i>	-siamang
Subfamilie	Ponginae	-echte mensapen
Genus	<i>Pongo</i>	-orang oetan
Genus	<i>Pan</i>	-chimpansee
Genus	<i>Gorilla</i>	-gorilla
Familie	Hominidae	-mensachtigen
Genus	<i>Homo</i>	-mensen
Soort	<i>Homo sapiens</i>	-mens

de orde Primates van de klasse der Zoogdieren. Deze orde wordt door SIMPSON (1945) ingedeeld zoals aangegeven in Tabel 2.

Dit is een evolutionaire klassificatie. Ter vergelijking volgt in Tabel 3 een fylogenetische klassificatie, ontleend aan WILEY (1981). Duidelijk blijkt dat het vermijden van parafyletische groepen in de klassificatie meer categoriën en een fijnere indeling noodzakelijk maakt. In die zin is de fylogenetische klassificatie dus ingewikkelder. Anderzijds is het schetsen van de evolutielijnen aan de hand van deze indeling veel gemakkelijker, zoals Figuur 6 laat zien.

Het cladogram wijst er reeds op dat we niet moeten denken dat *Homo sapiens* afstamt van de recente mensapen. Wel impliceert dit systeem dat mensapen en mens een gezamenlijke voorouder hebben gehad die niet ook tevens de voorouder was van andere nog levende dieren (op niveau van de superfamilie Hominoidea). Dit blijkt onder andere uit het feit dat deze soorten in morfologisch en bijvoorbeeld ook serologisch opzicht bepaalde kenmerken met de mens gemeenschappelijk hebben, die we verder in het recente dierenrijk niet aantreffen. We kunnen nu de vraag stellen hoe lang het minstens geleden moet zijn dat mens en mensapen een gemeenschappelijke voorouder hadden. Daarnaast kunnen we ons afvragen of er nog iets naders te zeggen is over de vraag wat voor een wezen dat kan zijn geweest? Tenslotte kunnen we ook nagaan wat er bekend is van is van de lotgevallen van de evolutielijn die naar *Homo sapiens* voert nadat deze zich had afgesplitst van de Pongini en Panini.

Voor een antwoord op de vraag wat voor wezen de vroege voorouder van de lijn naar de mens was kijken we even naar de fossiele Anthropoiden die in het Tertiair hebben geleefd. Met name uit het Mioceen, ongeveer 20-



Orang oetang en gibbon

Tabel 3. Een klassificatie van de primaten volgens de fylogenetische systematiek (naar WILEY, 1981).

Orde	Primates
Suborde	Plesitarsiiformes
Infraorde	Tarsiiformes
Familie	Omomyidae
Genus	<i>Tarsius</i> (spookdiertje)
Suborde	Simiolemiformes
Infraorde	Stepsirhini (halfapen)
Superfamilie	Lorisoidea
Familie	Lorissidae
Familie	Galagidae
Superfamilie	Lemuroidea
Familie	Lemuridae
Superfamilie	Indrioidea
Familie	Daubentonidae
Familie	Indriidae
Infraorde	Anthropoidea
Superfamilie	Platyrrhinoidea (apen Nwe Wereld)
Familie	Cebidae
Familie	Callitrichidae
Superfamilie	Catarrhinoidea (apen Oude Wereld)
Familie	Cercopithecidae
Superfamilie	Hominoidea
Familie	Hylobatidae
Familie	Hominidae
Tribus	Pongini (orang oetan)
Tribus	Panini
Genus	<i>Pan</i> (chimpansee)
Genus	<i>Gorilla</i>
Tribus	Hominini
Genus	<i>Homo</i>

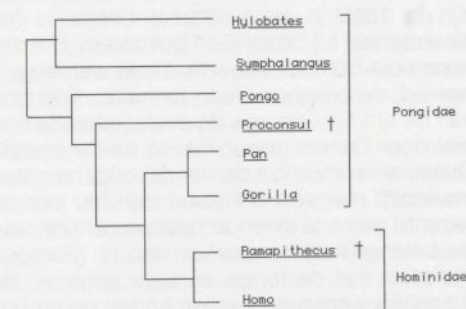
10 miljoen jaar geleden zijn vrij veel fossiele Primates bekend, die men tot de Hominoidea rekent. Dit zijn bijvoorbeeld *Limnopithecus* uit Oost Afrika, die qua schedelbouw op de gibbons lijkt. Uit het Pliocene van Europa is een latere verwant van de gibbons bekend: *Pliopithecus*. Deze had echter nog niet de extreem lange armen die voor de in bomen slingerende gibbons kenmerkend zijn.

Een tweede type Miocene fossielen rekent men tot het genus *Proconsul*. Deze wordt in verband gebracht met de chimpansee en de gorilla. De splitsing tussen de gibbons en de overige mensapen was dus 20 miljoen jaar geleden al aanwezig. *Proconsul* miste een aantal

kenmerken die voor deze grote mensapen karakteristiek zijn, zoals de lange armen voor voortbeweging door boomkruinen (brachiatie), de zware wenkbrauwwallen boven de ogen en de brede onderkaak met grote snijtanden. Deze verschillen tussen *Proconsul* enerzijds en de chimpansee en gorilla anderzijds wijzen erop dat in de lijn naar de mensapen de evolutie niet heeft stilgestaan en dat zij zich in zekere opzichten verder van de gemeenschappelijke voorouder hebben verwijderd dan de mens.

Men zou kunnen denken dat *Proconsul* zich bevindt op de ontwikkelingslijn naar *Homo sapiens*. Dat is echter onwaarschijnlijk omdat hetzelfde in Afrika en Zuid Azië nog andere Hominoidea leefden, aangeduid met namen als *Kenyapithecus* en *Ramapithecus* die meer apomorfie kenmerken met de mens deelden. Er bestonden dus verschillende typen mensapen, maar de fossielen geven verder geen antwoord op de vraag wanneer de splitsing tussen orang oetan, chimpansee, gorilla en mens dan heeft plaats gehad. Er is nogal een groot hiaat in de reeks van gevonden overblijfselen.

Op grond van de morfologie is vast te stellen dat de menselijke lijn zich van de mensapen afsplitste na de splitsing in een Afrikaanse (gorilla en chimpansee) en een Aziatische groep (orang oetan). Ook onderzoek van serumreacties, aminozuurvolgorde in eiwitten en chro-



Figuur 6. Cladogram van de superfamilie Hominoidea volgens de fylogenetische systematiek (naar WILEY 1981).

mosomenpatroon (karyotype) maken een vroege afsplitsing van *Pongo* waarschijnlijk. We krijgen dan een beeld waarbij chimpansee en gorilla elkaars zustersoort zijn en samen de zustergroep van de mens. Dit laatste berust vooral op interpretatie van de morfologie. Uit biochemisch werk zou ook kunnen worden afgeleid dat mens en chimpansee elkaars zustersoort zijn, terwijl de gorilla dan een iets oudere zijtak zou representeren. De keuze tussen de mogelijkheden is thans nauwelijks te maken (ANDREWS, 1987).

Op de vraag hoe de oudst bekende vertegenwoordiger van de Hominidae er heeft uitgezien kan nu het beste geantwoord worden: mensachtiger dan vroegere onderzoekers zoals Haeckel en Dubois dachten. De schedelinhoud was vermoedelijk niet groter dan van de tegenwoordige chimpansee en gorilla, maar de typische specialisaties van deze apen ontbraken. Voorzover die wel bij de orang oetan aanwezig zijn moeten we dat opvatten als een geval van parallelle of convergente ontwikkeling.

Vondsten van fossiele mensen

Wij bespreken nu enkele van de bekendste vondsten van Hominidae in de historische volgorde waarin ze aan het licht zijn gekomen. De eerste beschreven fossiele mensenresten zijn in 1856 in de Feldhofer Grotte in het Neanderthal bij Düsseldorf gevonden. Het zijn resten die *Homo neanderthalensis* werden genoemd, de bekende Neanderthaler. Ten tijde van de ontdekking was de evolutietheorie nog niet door Darwin gepubliceerd en de meeste Duitse anatomen die de vondst onderzochten meenden met een afwijkend individu van de recente mens te doen te hebben. Enkele van de belangrijkste kenmerken van *H. neanderthalensis* zijn de lange en lage schedel, de duidelijke wenkbrauwwallen en het ontbreken van een kin. Na de vondst bij Düsseldorf zijn op vele plaatsen in Europa en in het Midden-Oosten andere skeletresten van de Neanderthaler gevonden en ook voorwerpen die

kenmerkend zijn voor zijn cultuur, D-vormige vuursteenscherven met één snijkant. Deze cultuur wordt naar één van de vindplaatsen Mousterien genoemd. *Homo neanderthalensis* was in Europa de typische ijstijdmens, die leefde tijdens het hoogtepunt van het laatste glaciaal om 70.000-50.000 jaar geleden vrij abrupt plaats te maken voor een type, dat anatomisch geheel binnen de variatie van *Homo sapiens* valt (Cro-Magnon mens). Van dit laatste type is een grote verscheidenheid van steentijd culturen bekend. Zij waren ook de makers van de prachtige grottschilderingen die in Frankrijk en Spanje zijn gevonden.

De Duitse evolutionist Haeckel was er vast van overtuigd dat de mens zich uit mensaapachtige voorouders had ontwikkeld. Hij waagde het er zelfs op een reconstructie te maken van de oermens. In zijn verbeelding was dit een wezen dat in bijna al zijn kenmerken intermediair

was tussen de mens en de chimpansee. Hij noemde het *Pithecanthropus* en voorspelde dat die wellicht in Zuid Oost Azië zou zijn te vinden.

De Nederlandse arts Dubois was zo gefascineerd door dat idee dat hij besloot op Java naar de oermens te gaan zoeken. Hij had een bijna onvoorstelbaar geluk want hij vond bij Trinil tussen 1890 en 1892 verscheidene resten van een uitgestorven mensentype dat hij *Pithecanthropus erectus*, rechtopgaande aapmens noemde. Von Koenigswald heeft in de dertiger jaren nog diverse andere fossielen op Java gevonden. Ook in China zijn sterk op de Javamens gelijkende fossielen ontdekt die aanvankelijk *Sinanthropus pekinensis* werden genoemd. Tegenwoordig rekent men al deze vormen tot het genus *Homo* en beschouwt men de Peking-mens hoogstens als subspecifiek verschillend van de Java-mens. Deze fossielen moeten dan resp. *H. erectus pekinensis* en *H. erectus erectus* heten. Ze zijn gekenmerkt door sterke wenkbrauwwallen, een laag voorhoofd, een geknikt achterhoofd en een schedelinhoud van 750 tot 900 cc. De schedelinhoud van de Neanderthaler is gelijk aan die van de moderne mens, 900-2100 cc. Van de Java-mens zijn geen werktuigen gevonden, maar wel van de Peking-mens. Deze kende ook het vuur. Er is een duidelijke neiging onder anthropologen om bij de vraag tot welk genus een bepaald fossiel moet worden gerekend vooral op culturele resten af te gaan. Bezit van cultuur betekent dan behoren tot het genus *Homo*. *Homo erectus* wordt gedateerd op 500.000-300.000 jaar geleden.

Vanaf 1924 waren intussen in Zuid-Afrika vele vondsten gedaan van wezens met een in vele opzichten zeer menselijk uiterlijk, vrij hoge schedel, lichte wenkbrauwwallen en een skelet dat duidelijk wijst op rechtoplopen (bipede gang). De kaken en tanden zijn echter heel zwaar en de herseninhoud komt niet boven de 700 cc. Deze groep duidt men thans gewoonlijk aan met de genusnaam *Australopithecus* en men onderscheidt twee typen, een fijner gebouwde *A. africanus* en een zwaarder gebouwde *A. robustus*. Deze laatste heeft een beenkam in de lengterichting over de schedel

voor de aanhechting van de zware kauwspieren. Later zijn ook in Oost Afrika vertegenwoordigers van *Australopithecus* gevonden. Nog regelmatig komen nieuwe fossielen van deze groep tevoorschijn die dan weer tot een levendige discussie in de literatuur leiden waar precies de lijn naar de huidige mens ontspringt. Over de vraag of *Australopithecus* ook een cultuur van geprepareerde stenen werktuigen kende is het laatste woord nog niet gesproken. In Oost Afrika zijn bij de fossielen wel resten van een vuistbijlen cultuur gevonden, maar dat levert geen beslissend argument (zie onder). De soorten van *Australopithecus* hebben zeer lang bestaan, van ongeveer 3 tot ongeveer 1 miljoen jaar geleden.

De laatste vondsten die licht werpen op de vroege geschiedenis van de mens zijn in de zestiger jaren in Oost Afrika gedaan in de omgeving van Lake Rudolf. In 1960 vond L.S.B. Leakey een op 1,8 miljoen jaar gedateerd fossiel met een hersenvolume dat lag tussen *Australopithecus* en *H. erectus*, met vrij licht gebouwde schedelbeenderen, met de grootste breedte van de schedel parietaal, zoals bij de recente mens en met een mensachtig skelet van hand en arm. De vuistbijlen cultuur, die men eerst aan de Oostafrikaanse *Australopithecus* had toegeschreven kan nu beschouwd worden als voortbrengsel van dit mensachtige type, door Leakey *Homo habilis*, de handige mens, genoemd. Verrassend was een vondst rond 1970 van de schedel die bekend staat als KNM-ER 1470 en die op 2 1/2 miljoen jaar oud wordt geschat. Dit exemplaar zou misschien het allervroegste optreden van *H. habilis* kunnen betekenen.

Wanneer we nu de geschiedenis nog even overzien blijkt dat de aapmens van Haeckel en Dubois van het toneel is verdwenen. Zelfs vermeende 'aapachtige' kenmerken van *H. erectus* en *H. neanderthalensis* blijken eerder specifieke specialisaties van deze vormen te zijn dan uit het verleden meegebrachte herinneringen aan de aap. Reeds op een betrekkelijk vroeg stadium in de evolutie (misschien zo'n 9 miljoen jaar geleden) is er een lijn te onderkennen die naar de mens voert. Deze lijn is



Titelpagina van Haeckel's Anthropogenie

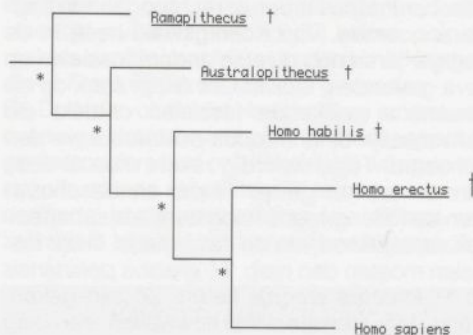


Een oude reconstructie van de Neanderthaler



Afbeelding van de Java-mens door Dubois

vooral gespecialiseerd in het niet-gespecialiseerd zijn. De mens treedt zijn milieu niet tegemoet met aanpassingen van zijn anatomie en fysiologie maar met zijn cultuur, waardoor hij thans zonder twijfel de diersoort met het meeste evolutionaire succes is. Of dit ook op een succes voor de evolutie als geheel en voor onze planeet zal uitlopen moet worden afgewacht.



Figuur 7. Cladogram van enkele fossiele Hominini.

* De verschillende splitsingspunten moeten volgens deze hypothese bezet zijn geweest door resp. *Ramapithecus*-achtige, *Australopithecus*-achtige, *Homo habilis*-achtige en *H. erectus*-achtige vormen.

Figuur 7 vat de ontwikkeling van de mensenlijn sedert *Ramapithecus* in heel grove lijnen samen. De verschillende fossiele vormen zijn niet in een rechtstreekse lijn gezet. Steeds is een voorgaande soort opgevat als zustergroep van het geheel van volgende vertakkingen. Wat we hier zien is slechts één van de mogelijkheden. In de literatuur zal men vele andere schema's aantreffen. De Neanderthaler is niet apart vermeld. Tegenwoordig overheerst de opinie dat deze conspecifiek is met de recente mens en *Homo sapiens neanderthalensis* moet heten.

Geciteerde en aanbevolen literatuur

- ADRIAANSE, A. 1947. *Ammophila campestris* Latr. und *Ammophila adriaansei* Wilcke. *Behaviour* 1: 1-34.
- ANDREWS, P. 1987. Aspects of hominid phylogeny. pag 23-53 in: C. Patterson (ed) *Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?* Cambridge University Press, Cambridge.
- DOBZHANSKY, TH., AYALA, F.J., STEBBINS, G.L. & VALENTINE, J.W. 1977. *Evolution*. San Francisco.
- HENNIG, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Illinois.
- HENNIG, W. 1975. "Cladistic analysis or cladistic classification?": a reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool.* 24: 244-256.
- HEIJ, C. J. 1985. Comparative ecology of the house sparrow *Passer domesticus* in rural, suburban and urban situations. Proefschrift Vrije Universiteit.
- HUXLEY, J. (ed.). 1940. *The new systematics*. London.
- HUXLEY, J. 1974. *Evolution: The modern synthesis*. 3rd ed. George Allen & Unwin, London.
- IHLE, J. E. W. et al. 1941. *Leerboek der vergelijkende ontleedkunde van de Vertebraten*. Oosthoek, Utrecht.
- KEETON, W. T. & GOULD, J. L. 1986. *Biological Science*, 4th edition. Norton & Co, New York, London.
- LEVER, J. 1973. *Geïntegreerde biologie*. Oosthoek, Utrecht.
- MAYR, E. 1969. *Principles of systematic zoology*. New York.
- MAYR, E. 1970. *Populations, species and evolution*. Cambridge, Mass.
- MAYR, E. 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? *Z. zool. Syst. Evolutionsforschung* 12: 94-128.
- MAYR, E. & PROVINE, W.B. (eds) 1980. *The evolutionary synthesis*. Cambridge, Mass.
- PATERSON, H. E. H. 1985. The recognition concept of species. Pp 21-29 in: Vrba, E. S. (ed) *Species and Speciation*. Transvaal Museum Monograph 4, Transvaal Museum, Pretoria.
- SALOMONSEN, F. 1955. The evolutionary significance of bird migration. *Dan. Biol. Medd.* 22: 1-62.
- SIMPSON, G. G. 1945. *The principles of classification and a classification of mammals*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85: 1-350.
- SIMPSON, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. 1973. *Numerical taxo-*

nomy. San Francisco.

- SZALAY, F.S. 1977. Ancestors, descendants, sister groups and testing of phylogenetic hypotheses. *Syst. Zool.* 26: 12-18.
- VOOUS, K.H. 1959. Individual and geographical variation in the song-thrush *Turdus philomelos* Brehm. *Ardea* 47: 28-41.
- VOOUS, K.H. & VAN MARLE, J.G. 1953. The distributional history of the nuthatch *Sitta europaea* L. *Ardea* 41, extra nummer.
- VOOUS, K.H. & PAYNE, H.A.W. 1965. The grebes of Madagascar. *Ardea* 53: 9-31.
- WHITE, G. 1789. *The natural history of Selbourne* (verschenen in vele edities).
- WHITE, M.J.D. 1978. *Modes of speciation*. San Francisco.
- WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics*. New York.

Dankwoord

Met dank aan: K. Bachmann, A.D.J. Meeuse en S.A. Ulenberg voor bijdragen aan de tekst; aan D.A.G. Buizer voor zijn idee om dit boek te maken; aan F.F.J.M. Pieters voor hulp met de figuren en aan T.G. Prins voor het typen van het manuscript.

Noten

1. DNA is de stof waarin de instructies voor de opbouw van een levend wezen zijn vastgelegd. Het vormt een soort programma voor de ontwikkeling van een organisme. In elke cel is het hele programma aanwezig in de zogenaamde chromosomen, maar alleen dat gedeelte dat voor die cel van betekenis is wordt uitgevoerd.

2. Volgens de legende riep Archimedes van Syracuse 'heureka' (gevonden) toen hij de wet van de opwaartse druk ontdekte. Het woord heuristisch duidt erop dat iets ons op een creatief idee brengt.

3. Vergelijk het gebruik van het woord 'diagnose' in de geneeskunde. Ook een arts herkent een ziekte aan bepaalde kenmerken, de symptomen.

4. Als er in dit verband sprake is van 'meest recente gemeenschappelijke voorouder' dan gaat het allerm minst om een soort die recent geleefd heeft, maar om een soort uit een ver verleden, voordat de evolutielijnen die zouden leiden naar zoogdieren enerzijds en naar vogels anderzijds uit elkaar waren gegaan.

5. Een parallel uit de staatsinrichting is de volgende: als 'provincie' een categorie is, dan is Gelderland een taxon van de categorie provincie. Gelderland omvat meerdere taxa van de categorie 'gemeente'.

6. Linnaeus hield zichzelf dus nog niet aan die regel, die dan ook eerst veel later werd opgesteld, toen de vele synoniemen de nomenclatuur bijna onbruikbaar dreigden te maken.

7. Voorbeelden: Hortus Malabaricus van Van Rheede tot Drakenstein (ca. 1637 - 1691); het Amboinsch Rariteitenkabinet van Rumphius (ca. 1627 - 1703) en zijn Herbarium Amboinense; in de Kaapkolonie organiseerde de gouverneur Van der Stel (1639 - 1712) expedities waar artiesten aan deelnamen; bekend werk is ook het werk van Merian (1647 - 1717), Suriname.

8. Zie hierover verder blz. 54.

9. Het woord 'populatie' wordt in de biologie met ietwat verschillende betekenissen gebruikt. In verband met de systematiek verstaan we eronder alle organismen van één soort die tezamen in een bepaald gebied leven (zie blz. 48).

10. De definitie van de term 'niche' wordt bij oecologie behandeld; hier volstaan we met de opmerking dat het een korte manier van zeggen is voor al de relaties van een soort: voedsel, predatoren, leefgebied enz.

11. De soorten van het genus *Artemia* komen voor in lagunes die nu eens door de zee worden overstroomd, dan weer uitdrogen, waardoor het zoutgehalte enorm stijgt. Soms valt er een zware bui, waardoor het zoutgehalte ver beneden dat van zeewater daalt.

12. White hield zich dus nog niet aan de conventie dat genusnamen met een hoofdletter worden geschreven.

13. De derde soort, degene die White niet te pakken kon krijgen, is de fluit *Phylloscopus sibilatrix*.

14. Gewichten zijn daarentegen meestal niet normaal verdeeld. Zeer zware individuen komen meer voor dan zeer lichte. De grafiek is scheef naar rechts.

15. Door parthenogenese kan een populatie zich onder gunstige omstandigheden razend snel voortplanten. Men kent dit verschijnsel ook van bladluizen die de groeiende scheuten van een plant in enkele dagen kunnen overdekken. Als de omstandigheden minder gunstig worden ontwikkelen zich weer mannetjes.

16. Bij Hymenoptera (vliesvleugelige insecten: bijen, wespen, mieren) zijn de wijfjes diploïd, de mannetjes haploïd. Deze laatste worden uit onbevuchte eieren geboren.

17. De herhaling van het epitheton specificum wijst erop dat de gehele soort ooit haar naam heeft gekregen op grond van een type-exemplaar uit Scandinavië. Dat is niet zo verwonderlijk, omdat Linnaeus een Zweed was en namen gaf aan de dieren uit zijn omgeving.

18. Zie voor een wat uitvoeriger behandeling van natuurlijke selectie blz. 54.

19. Een voorbeeld hiervan is de situatie bij Australische sprinkhanen van het genus *Vandiemena*, zie blz. 52.

20. Hierbij moet worden opgemerkt, dat deze benadering vooral is toegepast op gewervelde dieren en sommige groepen van insecten, bijvoorbeeld vlinders. Tegenwoordig gaan stemmen op het begrip ondersoort af te schaffen en slechts clines of (wanneer er een hiaat tussen de populaties is) aparte soorten te herkennen.

21. De Palaearctis is één van de grote biogeografische regio's. Ze omvat Europa, Noord-Afrika en het deel van Azië dat buiten de tropen is gelegen, zuidwaarts tot de Himalaya.

22. Als men spreekt van selectiedruk bedoelt men dat dieren met bepaalde eigenschappen beter

overleven of meer nakomelingen krijgen dan andere.

23. Een endemische soort is een soort die tot een betrekkelijk klein gebied beperkt is. Vooral in eilandgebieden vindt men veel endemische soorten (endemien). Hawaï en Galapagos zijn bekende voorbeelden.

24. Het is enigszins ironisch dat de auteur die op het belang van homogamie heeft gewezen (PATERSON, 1985) nu juist niets van speciation by reinforcement wil weten.

25. Als zo'n milieu ontstaat kan de hybride ineens betere overlevingskansen hebben dan de ouders en kan door hybridisatie een ontwikkeling naar een nieuwe soort in gang worden gezet. Dit komt bij planten zeker voor.

26. Toeval is belangrijker naarmate de populatie kleiner is.

27. Bijvoorbeeld als alleen de grootste en de kleinste individuen van een populatie en grote levenskansen hebben.

28. Monofage insecten zijn insecten die op één enkele plantensoort als voedselplant zijn aangewezen.

29. Dit model van sympatrische speciatie wordt momenteel in de vakgroep Systematiek, Evolutie en Palaeobiologie van de Universiteit van Amsterdam onderzocht aan stippelmotten van het genus *Yponomeuta*.

30. Bij de mens zien we dat in onze tijd op bijna angstaanjagende manier gebeuren.

31. Tegenwoordig wordt de theorie van 'punctuated equilibria' nogal wat opgang. De theorie stelt dat soorten lange tijd constant blijven en nu en dan in een betrekkelijk korte periode vrij grote veranderingen doormaken, vaak gepaard aan speciatieprocessen.

32. De rups van de koninginpage *Papilion machaon* werd vroeger vaak aangetroffen op het loof van worteltjes *Daucus carota*, behorende tot de Umbelliferae, schermbloemigen.

33. Convergentie is een overeenkomst in lichaamsbouw die verklaard wordt door een overeenkomst in levenswijze, niet door afstamming van dezelfde voorouders.

34. Zie voetnoot 4.

Index van termen

Achter elke term is opgegeven op welke bladzijde duidelijk wordt gemaakt wat met de betreffende term wordt bedoeld.

adaptieve zône 60
 allopatrisch 33
 allopatrische speciatie 48
 analoog 16
 apomorfie 62
 autapomorfie 63
 binaire naamgeving 20
 biochemische kenmerken 14
 biochemische systematiek 55
 biodiversiteit 10
 biologisch soortbegrip 31
 categorie 18
 cladogram 62
 clinale variatie 42
 co-evolutie 57
 conspecificiteit 39
 continue variatie 38
 convergentie 16, 61, 63
 Darwin 27
 diagnostisch 14
 diapause 45
 discontinue variatie 39
 disjunct 41
 dispersie 52
 disruptieve selectie 53
 endemische soort 50
 epitheton specificum 20
 essentialisme 59
 evolutionaire biologie 11
 evolutionaire systematiek 59
 fenetische taxonomie 61
 functionele biologie 11
 fylogenetische systematiek 62

genepool 32
 genetic drift 54
 genetische variatie 38
 geografisch ras 40
 geografische variatie 39
 hiërarchische indeling 18
 homeostase 44
 homogamie 51
 homologe organen 15
 homoplasie 16, 63
 Hugo de Vries 29
 idealistische morfologie 27
 industrie-melanisme 56
 infraspecifiek 39
 interbreeding 31
 isofenen 41
 isolatiemechanismen 51
 kenmerken 14
 klassificatie 9
 kwalitatieve variatie 39
 kwantitatieve variatie 38
 Lamarck 26
 Linnaeus 24
 Mendel 27
 meristische variatie 38
 monofyletische groep 63
 monotypisch 19, 41
 mutatie 29
 natuurlijk systeem 9
 natuurlijke selectie 54
 niet-genetische variatie 37
 niveau van homologie 16
 nomenclatuur 20
 nominalisme 61
 numerieke taxonomie 61
 oecogeografische regels 42
 oecotypen 38, 45

ondersoort 40
 operationeel 16, 32
 organismen 7
 outgroup 63
 parafyletisch 64
 parapatrische speciatie 52
 plesiomorfie 62
 polyfyletisch 64
 polymorfie 39
 polyploide soortvorming 53
 polytypisch 19, 41
 populatie 27, 32, 38
 primaire intergradatie 43
 prioriteitsregel 20
 reproductieve isolatie 32
 scala naturae 25
 secundaire intergradatie 43
 selectie-druk 48
 seksuele dimorfie 39
 sibling species 34
 soort 18
 soortvorming (speciatie) 48
 stabiliserende selectie 56
 subspecies 40
 sympatrisch 31, 33
 sympatrische speciatie 52
 symplesiomorfie 63
 synapomorfie 62
 synthetische theorie 29, 54
 systematiek 17
 taxon 18
 taxonomie 17
 typologische syst. 24, 46, 59
 verschuivende selectie 56
 verwantschap 10
 vicariantie 52
 zustersoort 62

Bronvermelding illustraties

- 8 *Een vogelvleugel vergeleken met een vleermuisvleugel*: Dodzhansy, Th., F.J. Ayala, G.L. Stebbins & J.W. Valentine. 1977. *Evolution*. W. Freeman and company, San Francisco. Pag. 265
- 9 *Els*: Stelt, H. van der. 1989. *De bomen in Artis en Hortus*. Artis/Hortus Botanicus Plantage/De Oude Stad, Amsterdam. Pag. 28 (Zwarte els)
Ara: Schlegel, H. 1863. *De dierentuin van het Zoölogisch Genootschap Natura Artis magistra te Amsterdam*. De vogels. Gebroeders van Es, Amsterdam. Pag. 80 (Hyacintara)
Paddestoel: Heimans, E. & J.P. Thijsse. 1901. *In het bosch*. W. Versluys, Amsterdam. Pag. 177 (Laccaria laccata var. amethystina)
Honingbij: Brockhaus' Conversations-Lexicon. 1882. *Allgemeine deutsche Real-Encyclopädie*. 13e Auflage, 3er Band. Plaat t.o. pag. 26
Karper: Brockhaus' Conversations-Lexicon. 1882. *Allgemeine deutsche Real-Encyclopädie*. 13e Auflage, 6er Band. Plaat tussen pag. 840 en 841
- 10 *Spintmijt, roofmijt*: Prof. dr. M.W. Sabelis, Sectie Populatiebiologie, Faculteit der biologie, Universiteit van Amsterdam
- 12 *Zoogdieren*: Beddard, F.E. 1902. *The Cambridge Natural History*. Mammalia. Macmillan & Co Ltd, London. Giraf pag. 302; orca pag. 341; katfret pag. 429
- 14 *Kluut*: MacGillivray, W. 1852. *A History of British Birds, indigenous and migratory*. Vol. IV. William S. Orr & Co, London. Pag. 306
Kuifmees: MacGillivray, W. 1839. *A History of British Birds, indigenous and migratory*. Vol. II. Scott, Webster & Geary, London. Pag. 454
- 15 *Reptiel*: Owen, R. 1866. *On the Anatomy of Vertebrates*. Vol. I. Longmans, Green & Co, London. Pag. 148 (Python)
Zoogdier: Ihle, J.E.W., P.N. van Kampen, H.F. Nierstrasz & J. Versluys. 1924. *Leerboek der vergelijkende ontleedkunde van de Vertebraten*, Deel II. Oosthoek, Utrecht. Pag. 353 (Hond)
- 17 *Handen van Primaten*: Brehm, A.E. 1876. *Thierleben*. Allgemeine Kunde des Thierlebens. 2e Auflage, 1er band. Bibliografisches Institut, Leipzig. Pag. 44
Kreeft: Russell, E.S. 1962. *The Diversity of Animals*. An evolutionary study. Bibliotheca Biotheoretica 9:1-151. E.J. Brill, Leiden. Pag. 7
- 19 *Aardvarken*: Schlegel, H. 1870. *Het aardvarken Orycteropus capensis*. Jaarboekje Kon. Zoöl. Gen. Natura Artis Magistra: 143-149. M. Westerman & Zn, Amsterdam. T.o. pag. 144
Eik: Heukels, H., W.H. Wachter & J.S. van Ooststroom. 1949. *Geïllustreerde schoolflora van Nederland*. P. Noordhoff, Groningen, Batavia. Pag. 149
- 21 *Wielewaal*: Bewick, T. 1797. *History of British Birds*. Vol. I. Beilby & Bewick, Newcastle. Pag. 20 supplement
- 22 *Gele gentiaan*: Dodonaeus, R. 1583. *Stirpium historiae pemptades sex sive libri XXX*. Ex officina Christophori Plantini, Antverpiae. Pag. 340
- 23 *18e eeuwse kabinet*: Velten, J. 1701. *Manuscript: Wonderen der Natuur*. Coll. Artis-Bibliotheek. Pag. 180 (Kabinet van Levinus Vincent)
- 26 *Linnaeus*: Portrettencollectie Artis-Bibliotheek. Naar olieverfschilderij uit 1739 van J.H. Scheffel, Linneanska Stiftelsen på Hammerby
Darwin: Portrettencollectie Artis-Bibliotheek
Lamarck: Portrettencollectie Artis-Bibliotheek
- 28 *Stamboom*: Haeckel, E. 1891. *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte der Menschen*. Keimes- und Stammesgeschichte. 4e Auflage. Wilhelm Engelmann, Leipzig. Tussen pag. 472 en 473
- 33 *Artemia, pekelkreeftje*: Kuenen, D. & L.G.M. Baas Becking. 1938. *Historical notes on Artemia salina* (L.). *Zoölogische Mededeelingen* 20 : 222-230. Pag. 228, naar Joly 1840
- 34 *Fluiter, fitis, tijftja*: Yarrell, W. 1845. *A History of British Birds*, vol. I. John van Voorst, London. resp. pag. 324, 329 en 335
- 35 *Ammophila*: Baerends, G.P. 1941. *Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe Ammophila campestris* Jur. *Tijdschrift voor Entomologie* 84 : 68-275. Pag. 85 en 86
- 37 *Beuk*: Heimans, E. & J.P. Thijsse. 1901. *In het bosch*. W. Versluys, Amsterdam. Pag. 124
Hermelijn: Brink, F.H. van de. 1955. *Zoogdierengids van Europa*. Elsevier, Amsterdam, Brussel. T.o. pag. 127

- 38 *Watervlooiën*: Schram, F.R. 1986. Crustacea. Oxford University Press, New York, Oxford. Pag. 388
- 39 *Gebilde zeekoet*: Yarrell, W. 1845. A History of British Birds. Vol. III, 2nd ed. John van der Voorst, London. Pag. 458
- Gewone zeekoet*: Bewick, T. 1804. History of British Birds. Vol. II. Beilby & Bewick, Newcastle. Pag. 75
- 40 *Huismus*: Zweeres, K. & R. Stuurman. 1949. Vogel, wie ben je? Ploegsma, Amsterdam. Pag. 18
- Achatinella*: Pilsbry, H.A. 1914. Manual of Conchology, structural and systematic with illustrations of the species. Second series, vol. 22. Conchological Department, Academy of Natural Sciences of Philadelphia. T.o. pag. 417
- 42 *Papegaaiduiker*: Yarrell, W. 1845. A History of British Birds. Vol III, 2nd Ed. John van Voorst, London. Pag. 469
- 43 *Oren van vossen*: Ellis, W.N. 1988. Biogeografie. St. Uitg. KNNV, Utrecht (WM 190). Pag. 17
- 44 *Kirtlandzanger*: Halliday, T. 1978. Vanishing Birds. Their natural history and conservation. Sedgwick & Jackson, London. Pag. 114
- 45 *Drongo*: Balen, J.H. van. z.j. De dierenwereld van Insulinde in woord en beeld, II De vogels. W.J. Thieme & Cie, Zutphen. Pag. 542
- 46 *Bouteloua*: Hitchcock, A.S. 1935. Manual of the Grasses of the United States. Misc. Publ. US Dept. Agr. 200 : 1-1040. Pag. 514
- 47 *Boomklever*: Voous K.H. & J.G. van Marle. 1953. The distributional history of the nuthatch, *Sitta europaea* L. Ardea 41 : 1-68. Pag. 63
- Palaeoarctis*: Ellis, W.N. 1988. Biogeografie. St. Uitg. KNNV, Utrecht (WM 190). Pag. 92
- 49 *Groene specht*, *Grijskopspecht*: Naumann, J.F. 1826. Johann Andreas Naumann's Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, nach eigenen Erfahrungen entworfen. 5er Theil. Ernst Fleischer, Leipzig. Resp. t.o. pag. 270 en 286
- 50 *Dodaars*: Teixeira, R.M. 1979. Atlas van de Nederlandse broedvogels. Natuurmonumenten, 's Graveland. Pag. 29
- 57 *Vijg en vijgwesep*: Wiebes, J.T. 1976. A short history of fig wasp research. Gardens' Bulletin 29 : 207-232. Pag. 215
- 58 *Koninginnepage*: Ritzema Bos, J. 1882. Landbouwdierkunde. Nuttige en schadelijke dieren van Nederland. 2e deel. J.B. Wolters, Groningen. Pag. 295
- 60 *Mayr*: Snow, D.W. (ed.). 1967. Proceedings of the XIV International Ornithological Congress. Oxford 24-30 July 1966. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh. T.o. pag. xiv
- 61 *Hesperornis siemensii*: Swinton, W.E. 1958. Fossil birds. Trustees of the British Museum, [London]. Pag. 31
- 65 *Tuatara*: Brehm, A.E. 1878. Thierleben. Allgemeine Kunde des Tierreichs. 2e Auflage. Dritte Abteilung. 1er Band. Bibliografisches Institut, Leipzig. Pag. 147
- 68 *Orang oetan*, *gibbon*: Brehm, A.E. 1876. Thierleben. Allgemeine Kunde des Tierreichs. 2e Auflage. 1er Band. Bibliografisches Institut, Leipzig. T.o. pag. 47
- 72 *Neanderthaler*: Boule, M. 1921. Les hommes fossiles. Eléments de paléontologie humaine. Masson et cie, Paris. Pag. 227
- 72 *Javamens door Dubois*: Dr John de Vos, Collectie Dubois, Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden.

Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging

Vereniging voor veldbiologie

De KNNV is een van de oudste (1901) en grootste verenigingen in ons land op het gebied van natuurstudie en -bescherming. De doelstelling is verbreiding van de kennis van de natuur in de ruimste zin van het woord, het meewerken aan acties gericht op natuurbescherming en het aankweken van liefde voor de natuur.

Er zijn 55 afdelingen met gezamenlijk ruim 9500 leden. Deze ontvangen tien maal per jaar het interessante tijdschrift 'Natura', met nieuwtjes over de vereniging, maar vooral met prettig leesbare artikelen over de natuur.

Werkgroepen op het gebied van mossen, Europese orchideeën, herpetologie, het strand enz. bieden de mogelijkheid om dieper op bepaalde aspecten van de natuur in te gaan. Vaak ontmoeten vakmensen en amateurs elkaar in deze werkgroepen!

De 'Landelijke Jongeren' is er voor leden van 20 tot 30 jaar. Zij organiseert eigen activiteiten en geeft een eigen blad uit.

De vereniging organiseert jaarlijks binnen- en buitenlandse kampen onder deskundige leiding. De afdelingen organiseren, naast lezingen op gebied van natuur, milieu en landenschap, ook excursies naar natuurgebieden in de eigen omgeving.

Voor inlichtingen over de vereniging en haar afdelingen kunt u zich wenden tot 'De Veldwinkel'

KNNV Uitgeverij

De KNNV Uitgeverij bouwt voort op een lange traditie. De eerste uitgave in de 'Natuurhistorische Bibliotheek' verscheen in de jaren '20, de eerste 'Wetenschappelijke Mededeling' in 1949. Sindsdien verschenen er ruim vijftig titels in de 'Bibliotheek' en ruim tweehonderd in de 'Mededelingen'.

Zeker tweehonderdduizend boeken en boekjes vonden hun weg naar afnemers in binnen- en buitenland. Dit enorme succes danken we vooral aan de belangeloze inzet van de auteurs en aan de subsidies, die we voor veel uitgaven ontvingen. Hierdoor kon de prijs van onze boeken laag blijven, ook nu nog!

De uitgeverij publiceert origineel werk op het gebied van de Nederlandse flora en fauna, maar kent ook uitgaven op het gebied van landschapsbeschrijvingen in binnen- en buitenland, natuurbescherming en handleidingen voor veldbiologisch onderzoek.

Mocht u geïnteresseerd zijn in onze uitgaven, dan kunt u de lijst van leverbare titels aanvragen.

Ook uitverkochte titels leveren we u als fotokopie tegen kostprijs.

Wilt u ons blijvend steunen en verzekerd zijn van ontvangst van onze uitgaven, dan kunt u een abonnement nemen op alle nieuwe publicaties, of op een deel ervan, bij voorbeeld alleen de insektennummers of de botanische nummers.

U kunt onze uitgaven inzien in 'De Veldwinkel'.



'De Veldwinkel'
Oudegracht 237
3511 NK Utrecht
telefoon: (030) 2333 544

KNNV Uitgeverij
Oudegracht 237
3511 NK Utrecht
telefoon: (030) 2314 797
telefax: (030) 2368 907

KINNY LUGGAGE

D. KINNY LUGGAGE (1971) is a collection of 100 photographs of the author's travels in the United States and Canada. The photographs are arranged in a grid-like fashion, with each photograph accompanied by a short caption. The captions are written in a simple, sans-serif font, and the overall layout is clean and minimalist. The photographs show a variety of landscapes, including mountains, forests, and cities, as well as people in various settings. The collection is a visual diary of the author's experiences, capturing the beauty and diversity of the North American continent.



KINNY LUGGAGE
1011 1st Street
London, Ontario N6A 1A1
Phone: (519) 328-5000

KINNY LUGGAGE
1011 1st Street
London, Ontario N6A 1A1
Phone: (519) 328-5000

Een gierzwaluw is geen familie van de zwaluw en de heggemus is geen mus.

De natuur op orde geeft in een kort bestek inzicht in de vorming van soorten en de wijze van het op naam brengen van die soorten. Het boek is een ontdekkingsstocht in de geschiedenis van de natuur en geeft antwoord op vragen over evolutie en systematiek. Het boekje *De natuur op orde* is een uitstekende inleiding voor biologiestudenten en natuurliefhebbers. Het is ook een goede leidraad bij cursussen over de natuur.