

HOOFDSTUK 2 DE NATUURLIJKE HISTORIE VAN BIODIVERSITEIT

EDI GITTENBERGER

Met de populaire term 'biodiversiteit' wordt verwezen naar de enorme vormenrijkdom die het leven kenmerkt, van genen en eiwitmoleculen tot soorten van organismen en ecosystemen. De huidige biodiversiteit is het resultaat van een zeer onregelmatig, principieel onvoorspelbaar evolutionair proces, gekarakteriseerd door tal van extreem asymmetrisch verloopende ontwikkelingen. Het toeval speelt bij de evolutie een belangrijker rol dan regels en wetmatigheden. Naast het ontstaan van nieuwe vormen, is ook het verdwijnen – uitsterven door geleidelijke verandering of strikt, dat wil zeggen zonder veranderende nakomelingen – steeds een wezenlijke factor geweest. Het echte uitsterven kan min of meer incidenteel of catastrofaal gebeuren. Dit alles kan en mag evenwel geen argument zijn om het huidige massale uitsterven onder menselijke invloed als een 'natuurlijk gebeuren' te bagatelliseren. Een regeneratie van de biodiversiteit, volgend op een dramatische verarming, is ongetwijfeld ook dit keer mogelijk, maar zal naar menselijke maatstaven heel lang duren; te lang om op te wachten.

Nu de term biodiversiteit in brede kring gebruikt wordt, zeker niet uitsluitend door biologen, is het noodzakelijk zich af te vragen en te definiëren wat er gewoonlijk mee bedoeld wordt. Op deze vraag is echter geen eenvoudig, voor alle gebruikers bevredigend, antwoord mogelijk. Bij biodiversiteit gaat het in elk geval om een heel complexe zaak. De bioloog zal, als nauwst betrokken wetenschapper, bij voorgestelde definities al gauw op vakinhoudelijke problemen gaan wijzen en meer of minder sterk subjectief gekleurde nuanceringsen willen aanbrengen. Een meer pragmatisch ingestelde politicus daarentegen, die de term in het kader van het eigen partijprogramma wil benutten, heeft behoefte aan een 'hapklare brok' die kiezers overtuigt en waarbij wetenschappelijk 'gezeur' uiteraard geen rol mag spelen. De term dreigt zodoende aan het eigen succes ten onder te gaan. Dat is jammer, want zeker buiten het wetenschappelijk terrein is het woord goed bruikbaar.

Wie het over biodiversiteit heeft, bedoelt daarmee *'de vormenrijkdom die zich in de levende natuur in de loop der evolutie heeft ontwikkeld'*. Deze omschrijving heeft de vaagheid die de term 'leven' kenmerkt in zich. Daarop wordt hier niet nader ingegaan. Het tweede sleutelwoord, vormenrijkdom, in feite 'vorm', zorgt voor de grootste verschillen in opvatting. Vorm kan betrekking hebben op concrete vormen, zoals onderdelen van de achterpoot van een sprinkhaan die bij uiteenlopende sprinkhaansoorten verschillend gevormd zijn, of de vorm van radulae bij slakken, of de diverse vormen van meeldraden bij een groep van bloemplanten, etc. Men kan ook, abstracter, de vorm (structuur) van een eiwitmolecuul of een gen in gedachten hebben. 'Vormen' kan ook verwijzen naar de uiteenlopende gedragingen van soorten of de organisatievorm van een levensgemeenschap en dus de structuur van een ecosysteem betreffen. Steeds gaat het om variabele aspecten van de levende natuur. Bij de term biodiversiteit wordt echter gewoonlijk

(maar dus lang niet altijd) in de eerste plaats gedacht aan de meer of minder grote aantallen soorten van organismen die ergens voorkomen. Een 'grote biodiversiteit' betekent in dat geval eenvoudig 'veel soorten', elk met hun eigen karakteristieke, meer of minder sterk variërende kenmerken. We zullen ons vooral met dit laatste aspect van de biodiversiteit bezig houden, de soortenrijkdom, zonder ons daarbij zorgen te maken over de vraag wat we nu precies onder een soort dienen te verstaan. Taxonomen zullen in het algemeen deze benadering kiezen, dit in tegenstelling tot ecologen en genetici, die respectievelijk een hoger organisatieniveau dan wel een meer basaal genenniveau zullen prefereren.

VROEG-EVOLUTIONAIRE ONTWIKKELING

De huidige biodiversiteit is het resultaat van een zeer lange evolutionaire geschiedenis, waarin naast een zekere mate van wetmatigheid vooral ook het toeval een grote rol heeft gespeeld (RAUP 1991). De geschiedenis van het leven is een verhaal van vallen en opstaan, van massaal uitsterven gevolgd door snelle veranderingen en opbloei van nieuwe levensvormen. Daarnaast zijn er perioden met betrekkelijke rust en stabiliteit geweest. Dat alles kent geen duidelijk patroon. Er is geen regelmatige opeenvolging van evolutionaire fasen. Bovendien, wat voor één bepaalde groep van organismen geldt, hoeft niet voor alle levensvormen, voor het leven als geheel, op te gaan. Kortom, de ontwikkeling van het leven voor te stellen met de metafoor van een zich regelmatig vertakkende, evenwichtige boomkruin, is uiterst misleidend. Reductionisme is hier uit den boze. Het zoeken naar de allesverklarende toverformule, in de fysica wellicht realistisch, lijkt bij evolutiebiologische verschijnselen bij voorbaat tot mislukken gedoemd. Er zijn uiteraard ook binnen de biologie vele regels en wetmatigheden te herkennen, maar daarnaast ook vele unieke gebeurtenissen, die soms zeer belangrijke consequenties hebben gehad voor de uiteenlopende aspecten van de biodiversiteit op aarde. Op de biologische evolutie is de term contingentie van toepassing; enerzijds, terugkijkend, is het verloop ervan als een logisch samenhangend geheel te beschrijven, terwijl het proces anderzijds, een in hoge mate onvoorspelbaar karakter heeft, zeker op wat langere termijn bezien.

Er is al minstens 3,5 miljard jaar lang naast chemodiversiteit ook biodiversiteit op aarde. Opmerkelijk snel nadat de fysische omstandigheden het in theorie toelieten, ontwikkelde zich eencellig leven op aarde. Deze prokaryoten (bacteriën) waren alleen op aarde gedurende tweederde van de geschiedenis van het leven en tot op de dag van vandaag zijn ze in enorme aantallen aanwezig. Ze vormen echter verreweg het slechtst bekende gedeelte van de biodiversiteit. Hoe groot de soortenrijkdom bij deze zeer kleine organismen is, valt vooralsnog niet te zeggen. Overigens is vooral bij deze groep organismen het begrip soort niet eenvoudig te hanteren. Pas zo'n 1,6-2,1 miljard jaar geleden (KNOLL 1992) evolueerde er op basis van symbiose tussen in origine onafhankelijke

prokaryoten (MARGULIS 1981) een aanzienlijk complexere, maar nog steeds kleine levensvorm: de eencellige eukaryoten. Hoewel we inmiddels weten dat eencellige organismen soms kolonies vormen, die doen denken aan meercellig leven, kan worden gesteld dat het opnieuw heel lang duurde voordat er iets wezenlijk anders ontstond. Pas in afzettingen die iets meer dan een miljard jaar oud zijn, vinden we overblijfselen van de eerste duidelijk meercellige eukaryoten, maar het gaat daarbij om slechts een handjevol soorten.

DE EDIACARA-FAUNA EN DE CAMBRISCHE EXPLOSIE

Grote hoeveelheden fossielen zijn pas voor de zogenaamde Ediacara-fauna (0,60-0,54 miljard jaar geleden) gevonden. Inmiddels wordt vrij algemeen aangenomen dat het bij deze organismen, die tot tientallen genera en honderden soorten worden gerekend, niet om planten, fungi, of 'Vendobionta' (een verondersteld apart fylum) gaat, maar toch 'gewoon' om dieren. De opvatting dat de diverse vormen allemaal tot één fylum (of stam) gerekend moeten worden is inmiddels verlaten, terwijl men tegenwoordig bovendien aanneemt dat lang niet alle Ediacara-soorten zijn uitgestorven zonder nakomelingen. Toch wordt er nog steeds een groot verschil erkend tussen de diversiteit van deze fauna en wat na een kennelijk massale golf van uitsterven volgt, in het begin van het Cambrium, 542 miljoen jaar geleden. De zogenaamde Cambrische explosie (fig. 1) – de explosieve ontwikkeling van meercellig leven in tal van bouwplantypen, veel meer dan tijdens de Ediacara-periode – heeft iets van zijn grandeur verloren, maar het is nog steeds een opmerkelijk en raadselachtig fenomeen. Het is niet waarschijnlijk dat de explosie een 'lange lont' heeft gehad, die niet door fossielen gedocumenteerd wordt, terwijl ook de moleculaire benadering op basis van het 'moleculaire klokmodel', door het gebruik van uiterst stabiele stukken DNA disputabel is en eveneens uitgaat van onbekende fossielen. Geruime tijd kenden we deze in diverse opzichten unieke, Cambrische versnelling in de evolutie voornamelijk door fossielen uit de zogenaamde 'Burgess Shale' in Canada (fig. 2) (BOWRING ET AL.

1993, GOULD 1991), maar inmiddels is het aantal vindplaatsen uitgebreid en heeft bijvoorbeeld ook Chengjiang in China een grote bekendheid gekregen (HOU ET AL. 2004). Een herinterpretatie van de desbetreffende fossielen leidde tot het inzicht dat er destijds in het vroege Cambrium in een onwaarschijnlijk korte periode van vijf à tien miljoen jaar niet alleen vrijwel alle huidige fyyla (een groep dieren met dezelfde basaal bouwplantype, dus een zeer hoge fylogenetische rangorde) maar ook nog tal van additionele, later weer verdwenen fyyla ontstonden; een opvatting die vervolgens weer werd genuanceerd (BRIGGS & FORTEY 2005).

VOORTGANG NAAR RECENTE SOORTEN

Na het Cambrium zien we een afname in bouwplantypen, zonder een compensatie door weer nieuwe vormen van een gelijke, hoge rangorde. Men zou de evolutionaire geschiedenis na het Cambrium dan ook kunnen aanduiden als een ontwikkeling met steeds meer variaties op steeds minder thema's. Miljoenen keren kop, borststuk, achterlijf en zes pootjes (fig. 3). Bij de talloze soorten insecten zien we steeds maar weer variaties op dat ene thema. Op een lager hiërarchisch niveau zien we een vergelijkbare morfologische verarming. Zo hebben de gewervelde dieren tegenwoordig allemaal vijf vingers en/of vijf tenen aan de extremiteiten, óf een gereduceerd aantal waarbij het getal vijf alleen nog maar in de embryonale ontwikkeling te zien is. Dat was heel vroeger anders, toen waren er ook andere bouwplantypen, waarvan evenwel alleen het bouwplan op basis van het getal vijf is overgebleven. Er werd al gerefereerd aan de miljoenen aantallen soorten insecten, die systematisch een onderdeel van het fylum Arthropoda (geleedpotigen) vormen. Sommige auteurs denken daarbij aan tientallen miljoenen (ERWIN 1982, WILSON 1992). Zoals gezegd, hoeveel soorten prokaryoten er op aarde bestaan is totaal onbekend, maar dat het er veel zijn lijkt wel zeker, zelfs als niet elke soort een aantal soortspecifieke bacteriële ziekten zou hebben. Bij deze enorme aantallen steken de ons het best bekende, gewervelde dieren, zoals vissen, reptielen, vogels en zoogdieren, met in totaal slechts enkele tienduizenden soorten, pover af. Maar het kan



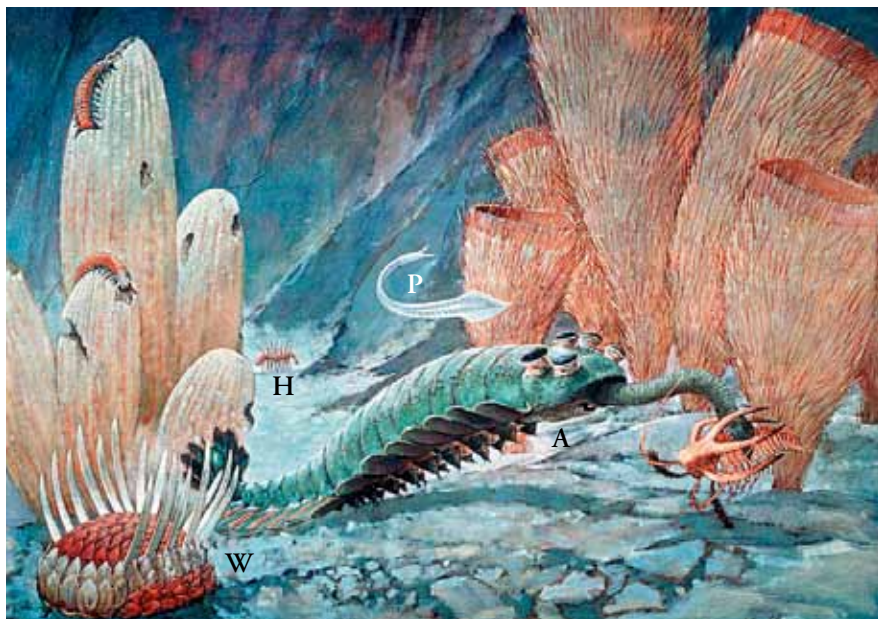
Figuur 1

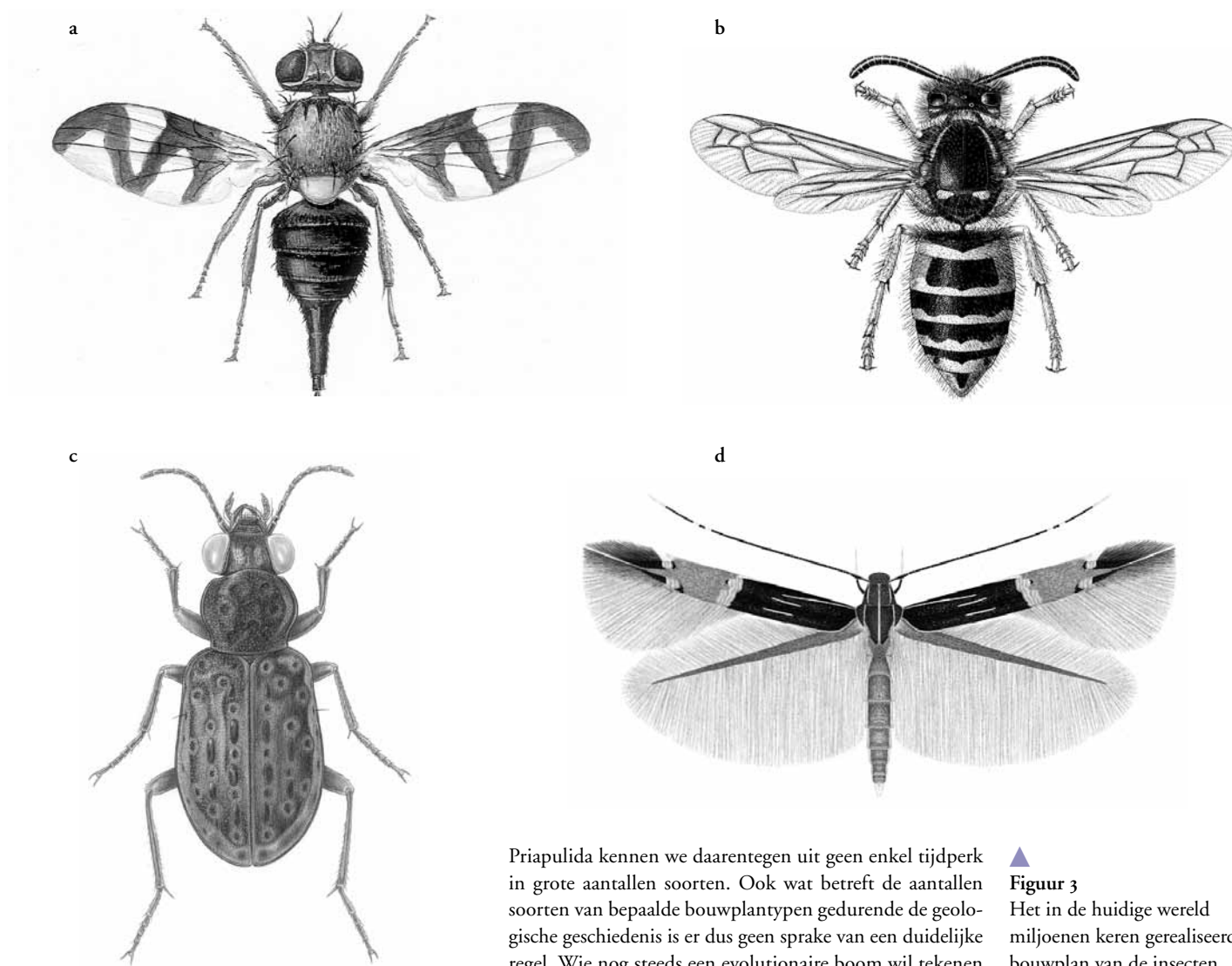
Reconstructie van het mariene milieu tijdens de Cambrische explosie, met enkele soorten uit de Burgess Shale. (P) *Pikaia* is de vroegste vertegenwoordiger van de Chordata. (A) *Anomalocaris*, waarvan de classificatie nog steeds een probleem is; mogelijk moet voor dit geslacht een nieuw fylum worden ingevoerd. (H) *Hallucigenia* bleek tot het weinig bekende fylum Onychophora te behoren. (W) Ook de indeling van *Wiwaxia* is problematisch. Mogelijk gaat het hierbij om een aparte klasse van weekdieren zonder schelp.



Figuur 2

De beroemde opgravingslocatie Burgess Shale in de Canadese Rocky Mountains.





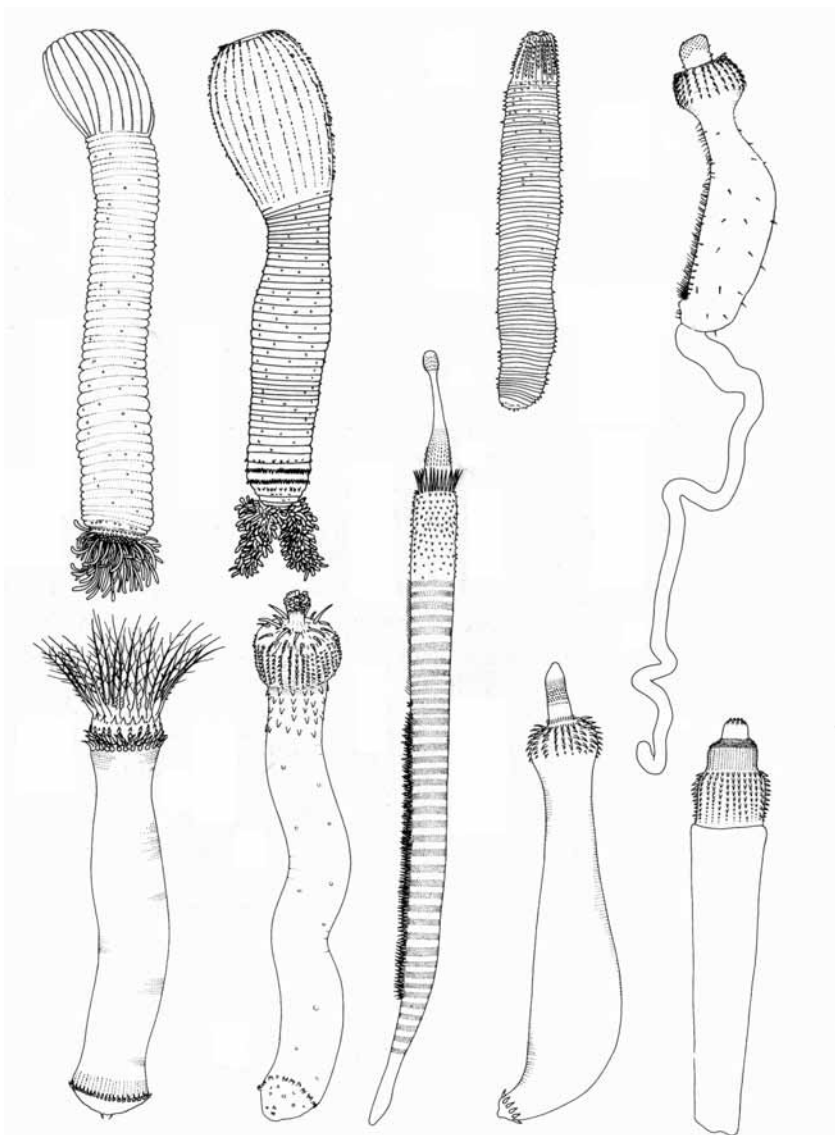
nog extremer. Het fylum Priapulida, wormachtige zeebeestjes, is enerzijds uiterst succesvol gebleken, gelet op het al bijna 0,6 miljard jaar lang vrijwel ongewijzigd gebleven bouwplan (fig. 4). Anderzijds, afgemeten aan soortenaantallen, is het een zielig groepje, met wereldwijd nog geen 20 bekende soorten. In het fylum Placozoa wordt zelfs maar één soort geplaatst. Wie dus een systematisch verantwoorde boom van het leven wil tekenen, met hoofdtakken voor de fylna in de kruin, zal de dikte van die takken sterk verschillend moeten maken als die dikte de desbetreffende aantallen soorten enigszins zou moeten aanduiden. Er zijn fylna met miljoenen soorten, maar er zijn er ook met één of een handjevol. Ook op dit punt is de evolutie uiterst asymmetrisch.

Een ander opmerkelijk verschijnsel dat aan het licht komt wanneer de biodiversiteit in uiteenlopende geologische tijdperken wordt vergeleken, betreft de soortenaantallen binnen diverse groepen van organismen. Die aantallen kunnen in de loop van de tijd zeer sterk wisselen. Er kan bijvoorbeeld een echte bloeiperiode geweest zijn. Zo leefden er ooit talrijke soorten inktvissen met stevige schelpen. Momenteel zijn er van die groep alleen nog maar een handjevol *Nautilus*-soorten over. De al eerder genoemde

Priapulida kennen we daarentegen uit geen enkel tijdperk in grote aantallen soorten. Ook wat betreft de aantallen soorten van bepaalde bouwplantypen gedurende de geologische geschiedenis is er dus geen sprake van een duidelijke regel. Wie nog steeds een evolutionaire boom wil tekenen en daarin soortenaantallen wil visualiseren, moet de takken niet alleen zeer sterk in dikte laten verschillen, maar bovendien een voor echte bomen hoogst onnatuurlijke vorm geven: na een zeer dik gedeelte kunnen ze soms nog ver doorlopen als heel dun takje.

Er werd al op gewezen dat de Priapulida vrijwel niet in bouwplan zijn veranderd sinds hun ontstaan. Men bedenke daarbij dat gedurende dezelfde periode een sterk op een lancetvisje lijkend beestje, *Pikaia*, de aanzet was tot een evolutie die later onder andere *Homo sapiens* zou voortbrengen. Uiteenlopende evolutielijnen vervolgend, kan men dus sterk verschillende evolutiesnelheden, tot vrijwel stilstaand, aantreffen. Behalve de genoemde verschillen tussen evolutielijnen, kunnen er ook binnen eenzelfde lijn perioden met snelle veranderingen worden waargenomen, afgewisseld door relatief langdurige stabiliteit. Dit soort waarnemingen is uiteraard steeds indirect; het gaat daarbij om vondsten van fossielen, die onderling met elkaar in verband worden gebracht. Daarom zijn er soms uiteenlopende interpretaties mogelijk. Nadat aanvankelijk de gemoederen binnen de wereld der paleontologen enigszins verhit waren geraakt met betrekking tot de vraag naar het waarheidsgehalte van enerzijds een beeld van kortstondige verandering en langdurige stabiliteit en anderzijds een model met langzame,

▲ **Figuur 3**
 Het in de huidige wereld miljoenen keren gerealiseerde bouwplan van de insecten bestaat uit kop, borststuk met zes pootjes, en achterlijf. Het wordt hier geïllustreerd met vertegenwoordigers van de vier grootste insectenordes:
 a. een vlieg (Diptera)
 b. een vliesvleugelige (Hymenoptera)
 c. een kever (Coleoptera)
 d. een vlinder (Lepidoptera)



▲ **Figuur 4**
Het fylum Priapulida is gedurende zo'n 0,6 miljard jaar niet of nauwelijks van het aanvankelijke bouwplan gaan verschillen; er lijken vrijwel geen evolutionaire veranderingen te zijn opgetreden.

▶▶ **Figuur 5**
Huisjes van slakken uit het bijzonder soortenrijke genus *Achatinella* (afgebeeld zijn vormen van *A. fulgens* uit de collectie van NCB Naturalis) waren vroeger zeer algemeen op het eiland Oahu (Hawaii), maar deze dieren zijn gedurende de laatste eeuw grotendeels uitgestorven.

geleidelijke veranderingen, zijn velen er inmiddels van overtuigd dat het bij deze contrasterende evolutiemodellen in feite om extremen gaat. Deze extremen kunnen inderdaad voorkomen, naast meer intermediaire situaties (VON VAUPEL KLEIN 1994). Ook hier past geen reductionistisch wereldbeeld en is er geen simpele regel op te stellen.

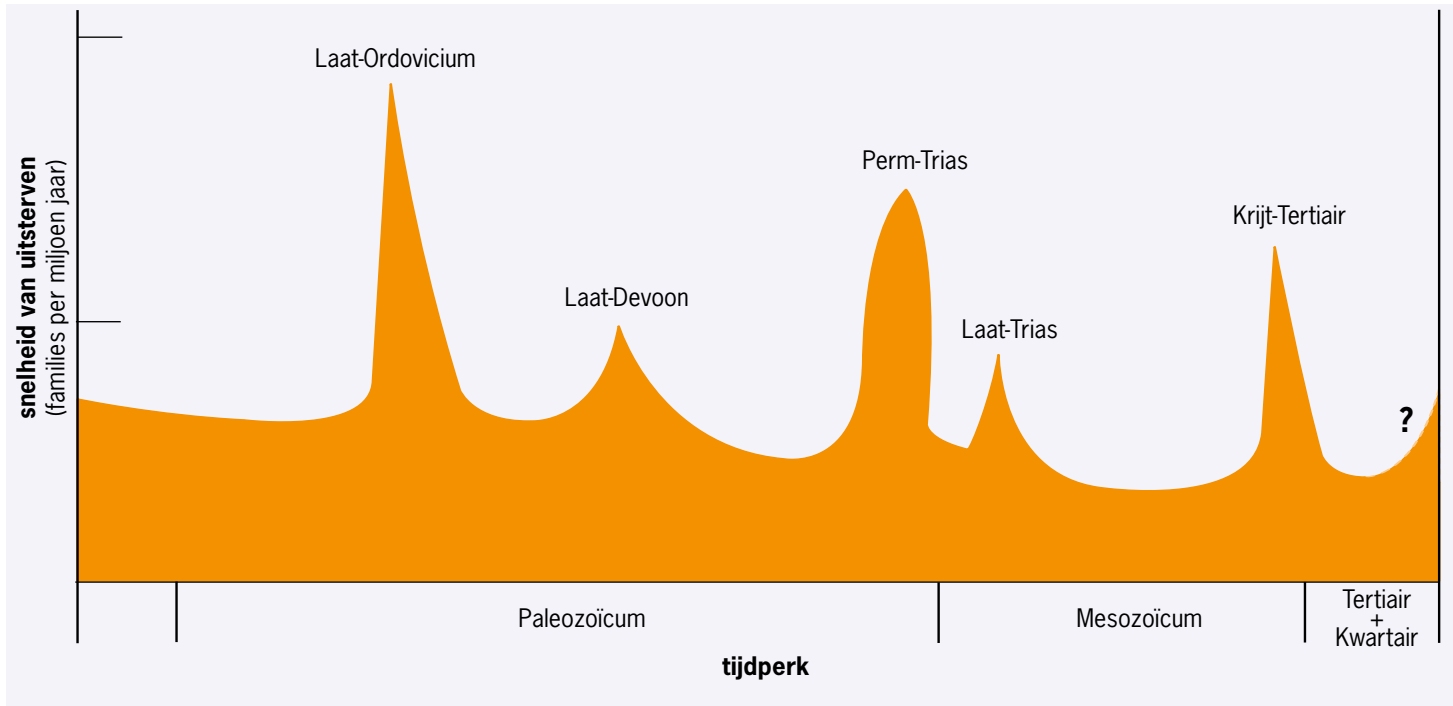
DE HUIDIGE UITSTERVINGSGOLF

De evolutie van de biodiversiteit blijkt een uiterst heteroog beeld op te leveren, in meer dan één opzicht. Het is een vallen en opstaan, met extreme asymmetrieën. Meer of minder omvangrijke golven van uitsterven, op basis van endo- en/of exogene invloeden hebben zich in de loop van de geologische geschiedenis op aarde herhaaldelijk voorgedaan. Het massale uitsterven op basis van de gevolgen van de botsing met een meteoriet, aan het einde van het Krijt, 65 miljoen jaar geleden, spreekt daarbij zeer tot de verbeelding. Het zou bijzonder triest en misplaatst zijn, wanneer ons inzicht met betrekking tot het verloop van de evolutie – in letterlijke zin de natuurlijke historie van de biodiversiteit dus – werd misbruikt om het huidige catastrofale uitsterven onder menselijke invloed te bagatelliseren. Het is

beslist een feit dat er al vijf keer in de evolutionaire geschiedenis sprake is geweest van een massaal uitsterven (fig. 6). Daarmee is het leven op aarde nooit helemaal verdwenen. Die constatering mag evenwel niet tot de conclusie leiden dat het door de mens veroorzaakte uitsterven van soorten in feite onbelangrijk is, dat het om een natuurlijk verschijnsel gaat en dat het leven zich wel weer zal herstellen. Men dient egocentrisch, in positieve zin hier, te beseffen dat de herstelfase naar menselijke maatstaven heel lang, veel te lang, zou gaan duren, zo het er al van komt. Al die tijd zou het leven voor de mens in een biologisch sterk verarmde en daardoor (o.a.) slecht gebufferde wereld, wel eens weinig aangenaam kunnen zijn, waarbij men hoogstens het 'wat niet weet, dat niet deert' kan aanvoeren. De paleontoloog en de evolutiebioloog denken in vele duizenden, zo niet miljoenen jaren, naar analogie van het evolutionaire verleden, waarbij een miljoentje meer of minder er ook niet zo veel toe doet. Dat zijn heel wat op betere tijden wachtende menselijke generaties te veel.

Soms wordt gesteld dat het met de huidige achteruitgang in biodiversiteit, het uitsterven onder menselijke invloed, nog wel meevalt. Dat is een gevaarlijke vergissing. Men zou nog kunnen stellen dat er van de ruim 4000 soorten recente zoogdieren, of de ruim 9000 soorten vogels de laatste jaren geen grote aantallen meer uitsterven. Dan kijken we evenwel uitsluitend naar de meest populaire gewervelden, die bij beschouwingen over biodiversiteit en natuurbescherming altijd veel aandacht krijgen en relatief 'goed af' zijn. Eén bedreigde vogelsoort kan de gemoederen sterker in beweging zetten dan honderd uitgestorven soorten vissen, om van slakkensoorten maar helemaal te zwijgen. Het uitsterven van enkele honderden soorten vissen (Cichlidae) uit het Victoriameer (GOLDSCHMIDT 1994) en het vrijwel





geruisloos voor altijd verdwijnen van zo'n 600 soorten endemische landslakken van Hawaïi, gedurende respectievelijk de laatste tien en 100 jaar, maken dit duidelijk (fig. 5) (GITTENBERGER 1989).

De natuurhistorische musea in de wereld hebben grote aantallen feitelijk recente, maar inmiddels uitgestorven, diersoorten in hun collecties. Laat daar geen twijfel over bestaan. Ongetwijfeld zijn tal van relatief onopvallende diersoorten onder invloed van de mens uitgestorven zonder dat ze ergens in een natuurhistorische collectie terecht kwamen. Dit aantal groeit nog steeds, want er zijn veel te veel soorten op

aarde om door het relatief kleine en nog slinkende aantal systematici in de wereld allemaal binnen afzienbare termijn beschreven te worden. Dat betekent dat ons beeld van de biodiversiteit fragmentarisch is en altijd zal blijven. We kunnen slechts hopen dat de huidige meer algemeen maatschappelijke bewustwording van de problematiek zal resulteren in een beter gecoördineerde aanpak van het systematische en biogeografische onderzoek, met als resultaat een completere momentopname van het product van miljarden jaren evolutie, de actuele biodiversiteit, en bovenal een betere bescherming daarvan.



Figuur 6

De vijf meest opvallende, massale golven van uitsterven, zoals die door de paleontologen op basis van vondsten van fossielen worden gereconstrueerd. Het moet nog blijken hoe heftig de huidige door de mens veroorzaakte uitstervingsgolf zal zijn.

