

De volgorde van vogelsoorten, of: plezierige diersystematiek

door prof. K.H. Voous,
Biologisch Laboratorium, Vrije Universiteit,
Amsterdam;
Zoölogisch Museum, Universiteit van
Amsterdam.

Inleiding: 'dorre' soortenlijsten

Aan een systematische soortenlijst van welke diergroep ook valt als het goed is meer te beleven dan men op het eerste gezicht denkt. Soms lijkt het evenwel chaotisch.

Om met een eenvoudig voorbeeld te beginnen. Er zijn vier (of misschien vijf) soorten 'zeeduikers' (*Gavia*) op de wereld, tezamen vormende de familie *Gaviidae*: (alfabetisch) Geelsnavelduiker, IJsduiker, Parelduiker, Roodkeelduiker. Hun voorkomen is beperkt tot de koude streken van het Noordelijk Halfrond. Theoretisch kan men deze 4 soorten op 24 manieren achter elkaar rangschikken. In 34 boeken die ik er op nasloeg vond ik daarvan niet meer dan 6 combinaties. Klaarblijkelijk zijn de wel gebruikte combinaties niet 'toevallig' tot stand gekomen en hebben de auteurs bedoeld er iets mee te zeggen, voor zover zij althans niet elkaar hebben nageschreven.

Een ander geval: welke soort uit de familie der zangertjes (*Sylviidae*, zonder de *goudhaantjes*) wordt in de Europese handboeken, gidsen en faunalijsten in de systematische volgorde het eerst en welke het laatst genoemd? Ik maakte daarvan een volgend overzicht:

Eerste soort van de lijst: Cettis Zanger (8x), Tjiftjaf (6x), Fitis (2x), Sperwergrasmus (1x), Sprinkhaanrietzanger (1x).

Laatste soort van de lijst: Bladkoninkje (4x), Fitis (4x), Provençaalse Grasmus (3x), Waaiersaartrietzanger (3x), Braamsluiper (2x), Kleine Zwartkop (1x), Waterrietzanger (1x).

In de genoemde gevallen ging het alleen nog maar om resp. 4 en ca 37 soorten, zodat men zich terecht kan afvragen hoe groot dan wel de chaos zal zijn bij een overzicht van alle 9000 vogelsoorten, of nog erger, van de omstreeks 1 miljoen diersoorten die thans de

aarde bewonen. Toegegeven: de systematiek der dieren lijkt soms inderdaad een chaos, want de indelingsprincipes zijn onderling zeer verschillend en hun toepassing is vaak onzeker, zulks ten ongerieve en soms tot wanhoop van hen die soortenlijsten moeten gebruiken of willen raadplegen. Gelukkig kan men de situatie beter beschrijven als ogenschijnlijke wanorde waarin orde geschapen kan worden. Zonder ook maar enigszins een overzicht te willen aanbieden van algemene ordeningsprincipes, wil ik alleen maar trachten hier enkele theoretische problemen en praktische moeilijkheden te bespreken, die aan het opstellen van systematische soortenlijstjes van vogels zijn verbonden én waarvan men zich bij gewone waarnemingen in het veld volledig rekenschap kan geven. Wat hieronder over soortenlijsten volgt is daarom geen verhandeling over systematiek. Het is een gewoon relaas van wat men met wat nadenken bij het waarnemen en herkennen van vaak heel gewone vogelsoorten in de natuur zelf kan ervaren.

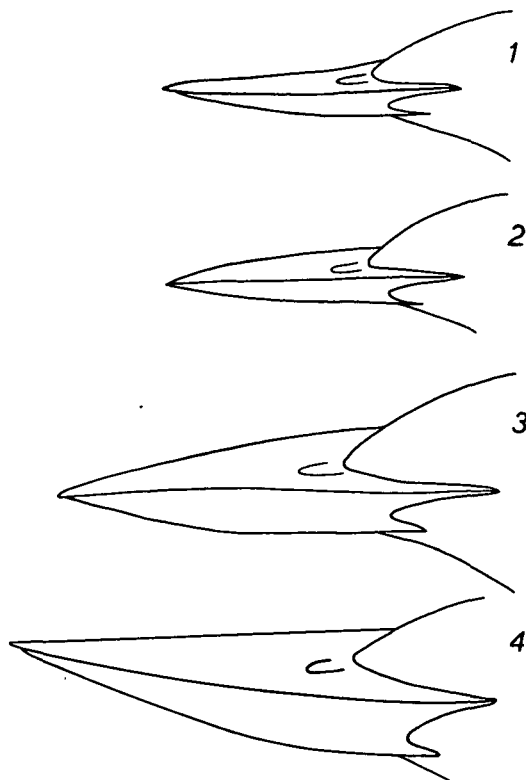
Theorieën van ontwikkelingslijnen

De meeste recente auteurs zien het als een ideaal om de soorten te rangschikken van 'eenvoudig' naar 'ingewikkeld', van 'oorspronkelijk' (primitief) naar 'afgeleid', van 'minder' naar 'meer gespecialiseerd'. Het zijn allemaal bekende begrippen in de evolutionistische biologie. Maar wat betekenen zij eigenlijk en hoe kunnen zij in de praktijk worden gehanteerd? Want daarop zal het in dit geval aankomen.

De duikers: hoeveel ontwikkelingslijnen?

Om bij de duikers te blijven (Fig. 1): moet de Roodkeelduiker op grond van zijn voor vo-

gels uitzonderlijk 'opgewipte' ondersnavel als meer gespecialiseerd worden beschouwd dan de Parelduiker, die een gewone, dolk-vormige, rechte snavel heeft? Dat zou betekenen, dat uitsluitend de specialisatie op ander voedsel (waarschijnlijk meer op of bij de bodem levende vissen) al een evolutionistisch gegeven oplevert voor een 'afgeleide', 'meer gespecialiseerde' toestand. Maar is de Parel-duiker in dit opzicht werkelijk minder gespecialiseerd? En hoe zit het met de ingewikkeldheid van het kleurenpatroon van het prachtkleed van de Parelduiker? Vergeleken met de snavel van de Roodkeelduiker zou de reusachtige, bijna omgekeerde 'bananensnavel' van de Geelsnavelduiker helemaal 'afgeleid' moeten zijn. En vergeleken met de IJsdruiker, waarop hij overigens in alle opzichten lijkt en waaruit hij waarschijnlijk ook wel door geografische isolatie is voortgekomen, is daarvoor ook wel wat te zeggen. De Geelsnavelduiker heeft, in de ontwikkeling gezien, als het ware het moment van 'no return' bereikt: hij kan geen grote oecologische veranderingen meer opvangen zonder of zich nog verder in zijn nu al uitzonderlijke snavelbouw te ontwikkelen, of uit te sterven. De IJsdruiker en de Parelduiker kunnen wat dat betreft nog alle kanten uit. In het rijtje van het viertal soorten zou de Geelsnavelduiker dus het laatste moeten komen, in ieder geval na de IJsdruiker en na de Parelduiker, die in structuur eigenlijk een kleinere en slankere uitgave van de IJsdruiker is. Maar de Roodkeelduiker dan? Deze is ook bezig een eigen kant uit te gaan en staat verder wat apart door een heel ander broedkleed met veel grijs en een bruinrode keel. Van de vier soorten lijkt hij een eigen ontwikkelingslijn te representeren. Daarmee is duidelijk geworden, dat zelfs dit kleine aantal, redelijk goed bekende soorten niet op een bevredigende wijze volgens het principe van 'minder' naar 'meer' gespecialiseerd in één rijtje geplaatst kan worden. Men moet meer dan één ontwikkelingslijn veronderstellen, hetgeen inhoudt dat de soorten zich in verschillende tijden en waarschijnlijk ook op verschillende plaatsen van elkaar hebben afgescheiden. Het resultaat van processen



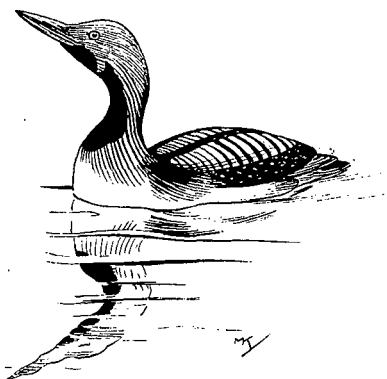
Figuur 1. Snavels van de duikersoorten Gavia (gemiddelden van mannetjes uit Noord-Amerika, naar gegevens van Palmer, 'Handbook of North American Birds', 1, 1962):

- 1 Roodkeelduiker;*
- 2 Parelduiker (in Noord-Amerika kleiner dan in Europa);*
- 3 IJsdruiker;*
- 4 Geelsnavelduiker.*

Tekening van de schrijver

die in vier dimensies hebben plaats gevonden (plaats en tijd) is theoretisch noch praktisch in een twee-dimensionale (lineaire) volgorde weer te geven. Het is niet erg dit te erkennen.

Niettemin staat elke auteur van een werk over faunistiek of systematiek voor de noodzaak de soorten op een of ander wijze achter elkaar te rangschikken. Ook in de spreektaal komen de woorden en dus ook de soortnamen in een reeks na elkaar. Zodat zelfs bij dit eenvoudige viertal van meet af aan 'Leiden in last' (c.q. de systematicus in moeilijkheden is. Een arbitrair gekozen volgorde, die zoveel mogelijk met de boven genoemde principes rekening houdt en die gelijktijdig



parelduiker

als de 'minst slechte' kan gelden, is in zo'n geval de aangewezen oplossing, bijv.:

1. Roodkeelduiker - *Gavia stellata*
2. Parelduiker - *Gavia arctica*
3. IJsduiker - *Gavia immer*
4. Geelsnavelduiker - *Gavia adamsii*

Men moet dan evenwel niet vergeten, dat het theorieën en geen 'objectieve gegevens' zijn waarop deze volgorde is gegrond. En wie wil beweren, dat deze theorieën over enige tijd nog voldoende houvast blijken te bieden?

Deskundige systematici hebben ongetwijfeld in de hierboven gegeven uiteenzetting de huidige controverses teruggevonden van wat bekend staat als fylogenetische *versus* evolutionistische systematiek. In de theorie van de fylogenetische systematiek gaat het inderdaad om het optellen van 'afgeleide' eigenschappen of kenmerken (Hennig 1966, Cracraft 1972, 1974). In de praktijk komt men evenwel niet verder zonder volgens de klassieke (evolutionistische) systematiek van Julian S. Huxley, Ernst Mayr en vele anderen ook waarde te hechten aan een globale beoordeling van vergelijkenderwijs vastgestelde overeenkomsten en verschillen ('*weighted phenetic similarities*').

Wat de duikers betreft: alleen al het zien van het ranke silhouet van de Roodkeelduiker met zijn fijne, opgewipt lijkende snavel kan door zijn uitzonderlijkheid alle boven genoemde problemen oproepen. De theorieën krijgen realiteit wanneer men zich gelijktijdig afvraagt of ook bij ons de Roodkeelduiker

op een andere wijze vist of andere prooien vangt dan de Parelduiker. Op deze wijze is, wat 'dorre' systematiek wordt genoemd, uitsluitend iets van het leven in het *heden*, in het *verleden* (het ontstaan van de soorten) en in de *toekomst* (voortzetting van thans op gang zijnde processen van vorming en differentiatie van soorten).

Traditionele soortenlijsten

Om de vragen rond soortenlijsten te vervolgen: wij zijn gewend aan zulke rijtjes als: Grote Jager, Middelste Jager, Kleine Jager, Kleinste Jager.

Grote Bonte Specht, Middelste Bonte Specht, Kleine Bonte Specht.

Koolmees, Pimpelmees, Zwarte Mees, Kuifmees, Glanskop, Matkop.

Grauwe Vliegenvanger, Bonte Vliegenvanger, Withalsvliegenvanger, Kleine vliegenvanger.

Men kan zich afvragen of deze rijtjes de besproken theorieën weerspiegelen en evenzeer hoe soorten uit andere delen van de wereld daarin passen. De antwoorden zijn eigenlijk duidelijk: het zijn traditionele volgorden (op zichzelf niet bezwaarlijk!), gebaseerd op statistische systematiek (o.a. van groot naar klein) en op de mate van bekendheid bij Europese waarnemers: de Koolmees, het standaard-type van de familie mezen, *Paridae*; de Grauwe Vliegenvanger, het standaard-type van de familie vliegenvanger, *Muscicapidae*.

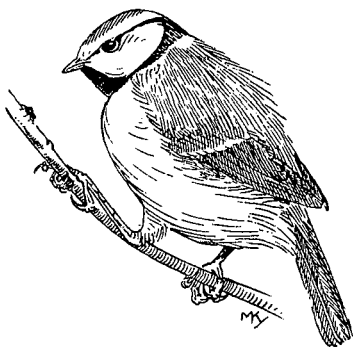
De volgorde van mezen (Paridae)

Het is gemakkelijk om de 9 in Europa broedende soorten mezen (*Parus*) op een rijtje te plaatsen, maar het wordt moeilijker als ook de 18 andere soorten, die elders in de niet-tropische streken van het Noordelijk Halfrond voorkomen, daarin een plaats moeten krijgen, om van de tropische soorten nog maar te zwijgen.

Kan zo'n lijst dan ook met de Koolmees als meest oorspronkelijke, of minst gespecialiseerde soort beginnen? Een 'primitieve' mees

is de Koolmees zeker niet, maar op de vraag wie dan wel de oorspronkelijkste of minst gespecialiseerde mezen zijn, kan met moeite een theoretisch antwoord worden gegeven. Alle soorten zijn immers in hun eigen opzicht gespecialiseerd! Men is geneigd bij het zoeken naar primitieve mezen in de eerste plaats aan een drietal soorten uit het West-Chinese bergland te denken, daarbij uitsluitend geleid door het kleurpatroon van hun verenkleed, dat eenvoudig is als dat van de 'zwartkopmezen', en gelijktijdig enigszins aan dat van de 'zwarte mezen' herinnert. In het algemeen speelt in deze gedachtengang ook de nestbouw een rol: het hakken van eigen nestholten in vermolmd of zacht hout wordt als 'oorspronkelijk' en het bezetten van natuurlijke holten of van nestholten van andere vogels als gespecialiseerd, of beter, als 'afgeleid' beschouwd. In deze opzichten komen de Koolmees en de Pimpelmees zeker niet vooraan, eerder achteraan in de soortenrij. Bovendien denkt men de mezen allereerst als insecten- en spinnen-eters in boomkruinen. Volgens deze gedachte (een theorie!) heeft de Koolmees zijn reusachtige verspreiding in Europa en Azië, in een grote verscheidenheid van biotopen, alleen kunnen verkrijgen doordat hij, met name buiten de broedtijd, voor een groot gedeelte van plantaardig voedsel (zaden) leeft en voor een belangrijk gedeelte van zijn tijd van de boomkruinen naar de stammen en de grond afdaalt. Ook de Pimpelmees leeft bij ons in de winter grotendeels van zaden. Dat geldt uiteraard ook voor de Zwarte Mees, maar deze is, behalve op de Britse eilanden, grotendeels tot naaldbossen beperkt, wat een andere ontwikkelingslijn is.

Koolmees en Pimpelmees hebben daarenboven een verenkleed dat rijker van kleur en bonter van patroon is dan bij de meeste andere mezen. Wel verre van 'standaard-type' van de mezen (familie Paridae) te zijn, kunnen deze soorten eerder als 'uitschieters', misschien zelfs als geslaagde 'nieuwkomers' worden beschouwd. Hun wel bekende en vertrouwde uiterlijk en hun goed bestudeerde gedrag behoeven dus allerminst kenmerkend voor hun familie te zijn; integendeel,



pimpelmees

zij zijn eerder uitzonderlijk en gespecialiseerd.

Uiteraard is deze theorie ingewikkelder dan hier in het voorbijgaan kon worden geschetst. Hij is volledig beschreven in allerlei publicaties van H. Löhr (o.a. 1964), en in een in druk zijnde beschouwing over soortenlijsten (Voous). Hij kan, wat de Europese soorten (*Parus*) betreft, worden samengevat in de hierna volgende lijst, die aan Vaurie (1959) is ontleend.

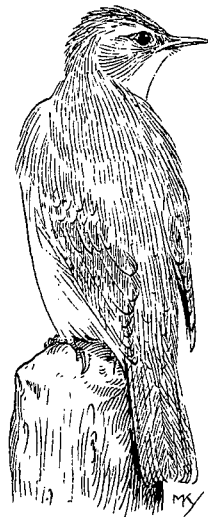
- | | |
|-----------------|-----------------------|
| 1. Glanskop | - <i>P. palustris</i> |
| 2. Rouwmees | - <i>P. lugubris</i> |
| 3. Matkop | - <i>P. montanus</i> |
| 4. Bruinkopmees | - <i>P. cinctus</i> |
| 5. Kuifmees | - <i>P. cristatus</i> |
| 6. Zwarte Mees | - <i>P. ater</i> |
| 7. Pimpelmees | - <i>P. caeruleus</i> |
| 8. Azuurmees | - <i>P. cyanus</i> |
| 9. Koolmees | - <i>P. major</i> |

N.B. De gebruikelijke volgorde was tot voor kort een vrijwel omgekeerde: (nummers van de soorten) 9, 7, 8, 6, 5, 4, 2, 1, 3.

De volgorde van vliegenvangers (Muscicapidae)

Voor vliegenvangers, boomvogels die vliegen- de insecten in de lucht ophappen, moet men uiteraard niet naar Europa gaan, maar naar tropische gebieden. Zodat men tevoren al kan bedenken, dat het weinig waarschijnlijk is dat een Europese vliegenvanger een kenmerkende soort voor zijn familie is.

Evenmin zou daarom een systematische lijst van vliegenvangersoorten met een Europese soort (veelal de *Grauwe Vliegenvanger*) behoren te beginnen; zelfs niet op grond van het feit dat de *Grauwe Vliegenvanger* de zgn. 'type-soort' van de familienaam *Muscicapidae* is.



grauwe vliegenvanger

Het zwaartepunt van de familie der vliegenvangers ligt in tropisch Azië, waar meer dan 50 soorten voorkomen. Tropisch Afrika heeft er veel minder, nauwelijks 30. In het niet-tropische gedeelte van Azië en Europa (de palaearctis) komen niet meer dan 17 daar regelmatig broedende soorten voor. In Europa leven daarvan maar 5. In de tropen van Azië maken de vliegenvangers kleine, kunstige nestjes, open halve bolletjes, die van buiten bekleed zijn met insectenspinnestof, korstmos, of andere zachte materialen, die het nest, open op een tak of in een takvork geplaatst, weinig doen opvallen. De wijfjes hebben veelal eenvoudiger kleuren dan de mannetjes en het verenkleed van de jongen zit vol met witte vlekjes. In hun precaire nest-situatie worden het broedende wijfje en de nestjongen aldus door camouflage-kleuren beschermd. Deze nestwijze is in koudere streken niet erg aantrekkelijk.

Het is dan ook niet verwonderlijk, dat van de vijf in Europa broedende vliegenvangersoorten, die allemaal uiteindelijk van Oost-Aziatische herkomst zijn (overigens een theorie!) er vier zijn die van de tropische gewoonte afwijken en in boomholten broeden. Dat zijn de vertegenwoordigers van het geslacht *Ficedula*: bont gekleurde vogeltjes met veel rood, geel, wit en zwart in het verenkleed en wit in de staart. De palaearctische lijst (zonder geografische randsoorten) telt 10 soorten *Ficedula*, allemaal holenbroeders, de meeste uit China, Japan en Oost-Siberië. Van al deze *Ficedula*-soorten is onze Bonte Vliegenvanger wel het verst in deze afwijkende ontwikkeling voortgeschreden: hij heeft een kort dik snaveltje en grijpt, meer dan andere vliegenvangers dat doen, insecten op of bij de grond. Zijn broedgebied strekt zich ver noordelijk uit. Hoewel hij het als holenbroeder niet meer 'nodig' zou hebben, heeft hij het wit-gestippelde jeugdkleed behouden.

Daarentegen is, om in termen van een evolutionistische theorie te spreken, het donskleed 'reeds eenvoudiger, kaler geworden' door het ontbreken van de donsvelden op het dijbeen (*tractus femoralis*): de warmte-isolatie behoeft in een nestholte minder groot te zijn. Terwijl de *Ficedula*-soorten op deze wijze als het ware al een oplossing gevonden hebben voor de problemen verbonden aan een leven buiten de vochtige tropen, verkeren verschillende soorten bruingrijze vliegenvangers van het geslacht *Muscicapa* (brede, platte vliegenvanger-snavels) in Siberië nog in een soort experimenteel stadium: zij hebben het gezocht

- 1) in wat méér dons op hun jongen, die nog steeds in open nestjes liggen, of
- 2) in het nestelen op het meer beschutte, veelal half-overdekte plaatsen.

De verscheidenheid van nestdons bij deze soorten heeft de Russische Irene Neufeldt. (1970) verleid om in die soorten de vertegenwoordigers van meerdere geslachten (*genera*) te onderkennen. Waarschijnlijk is dat, evolutionistisch gesproken, nog te vroeg: het zijn gewone *Muscicapa*-soorten, die hun vaste ontwikkelingsrichting in voor hen ongewone klimaatsomstandigheden nog niet hebben gevonden.

De enige *Muscicapa*-soort die in Europa broedt, de alom vertruste Grauwe Vliegenvanger, zoekt het heel duidelijk in het nestelen op half of geheel overdekte, in ieder geval goed beschutte plaatsen en zijn nestjongen hebben voldoende dons en mooie witte vlekjes op het jeugdige, er als 'beschimmeld' uitzijende, verenkleed om warm genoeg en goed gecamoufleerd te blijven. Eigenlijk zou men zelfs kunnen zeggen, dat de Grauwe Vliegenvanger de bonte, veelal helderblauwe en orangerode kleuren van zijn Zuidoost-Aziatische verwanten heeft verloren. Hij heeft een 'secundair' eenvoudig verenkleed en is daarmee op zijn wijze ook als een huidig eindpunt van een bepaalde ontwikkelingsweg te beschouwen.

De volgorde van de in Europa en niet-tropisch Azië voorkomende vliegenvangersoorten (met inbegrip van 12 geografische randsoorten) zou er daarom als volgt kunnen uitzien. Het is wederom een arbitraire en uiteraard aanvechtbare volgorde, waarvan alleen als theoretisch vaststaand kan worden aangenomen, dat de Grauwe Vliegenvanger niet het uitgangspunt behoeft te zijn, resp. kan zijn, en dat er in de lineaire volgorde meer dan één ontwikkelingslijn verborgen is.

1. *Niltava* - 3 soorten
2. *Cyornis* - 2 soorten
3. *Muscicapa* - 10 soorten
waaronder de Grauwe Vliegenvanger op de 9e plaats
4. *Ficedula* - 13 soorten,
waaronder de Kleine Vliegenvanger op de 7e, de Withalsvliegenvanger op de 12e en de Bonte Vliegenvanger op de 13e plaats
5. *Culicicapa* - 1 soort

Terugblik en uitzicht

In het bovenstaande wordt de verscheidenheid van een klein aantal vogelsoorten, door ze letterlijk 'op een rijtje te zetten', in het perspectief gezien van hun ontwikkeling.

Alleen al het zien van deze verscheidenheid in het veld kan tot verwondering en nadenken stemmen. Wat wij geneigd zijn rondom onze huizen als 'gewone' vertegenwoordigers van hun groepen te beschouwen, zoals de Koolmees bij de familie van de mezen en de Grauwe Vliegenvanger bij de familie van de vliegenvangers, zouden wel eens de op uitzonderlijke, zo niet gewaagde, maar tevens goed geslaagde wijze aan de verarmde fauna van Europa aangepaste vertegenwoordigers kunnen zijn van groepen, die zich elders in heel andere en vaak rijkere richtingen hebben ontplooid. Heeft men het geluk in Nederland of daarbuiten een Geelsnavelduiker te zien, dan kan men de sensatie voelen een soort te aanschouwen, die zich duidelijker dan veel andere soorten heeft ontwikkeld in een richting waarvan geen terugkeer mogelijk is. Voor deze soort (maar niet alleen voor hem!) geldt: verder ontwikkelen of ten onder gaan (uitsterven). Van al deze problemen, die in wezen de grondproblemen van de dier-systematiek zijn, tracht de lineaire rangschikking van soorten zich rekenschap te geven, met alle onvolkomenheden die aan dit werk verbonden zijn.

Meer dan elders in de biologie geldt op dit onderdeel van de systematiek het bekende: 'Wie het ziet, vatte het!'

Adres van de schrijver:

v.d. Duyn van

1340 Huizen

Vogeltekeningen door M.J. Ch. Kolvoort

LITERATUUR

- Cracraft, J.* 1972: The relationships of the higher taxa of birds: problems in phylogenetic reasoning. *Condor* 74, pp. 379-392.
- Cracraft, J.* 1974: Phylogenetic models and classification. *Syst. Zool.* 23, pp. 71-90.
- Hennig, W.* 1966: *Phylogenetic systematics*. Urbana, Univ. Illinois Press.
- Löhr, H.* 1964: Verhaltensmerkmale der Gattungen *Parus* (Meisen), etc. *J.f. Orn.* 105, pp. 153-181.
- Neufeldt, I.A.* 1970: The nestlings of some Asian birds. *Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 47, pp. 111-181.
- Vaurie, C.* 1959: The birds of the palearctic fauna. Order Passeriformes. Londen, Witherby.
- Voous, K.H.* (in druk): List of recent holarctic bird species. *Passerines. Ibis* 119.