

Inhoud:

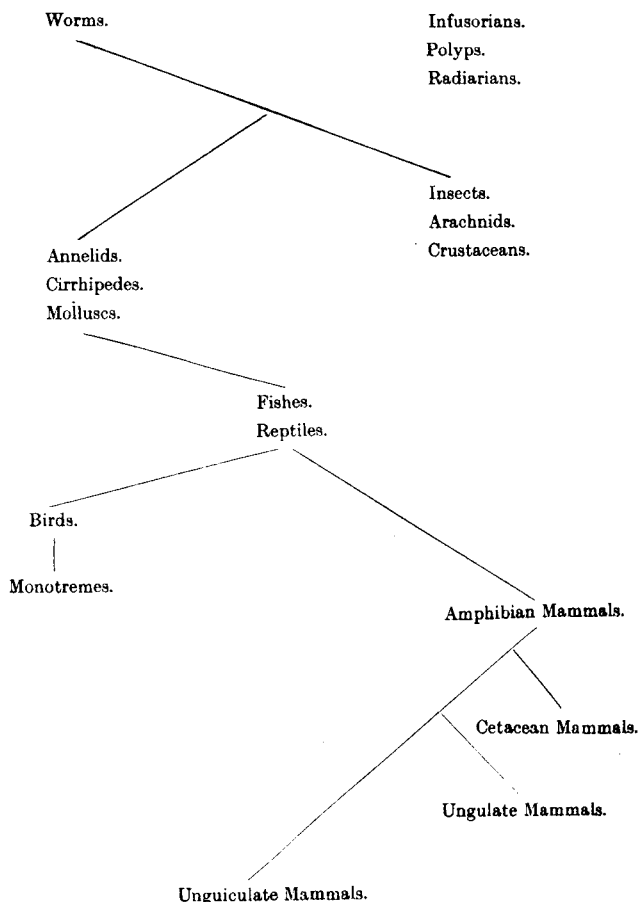
Orde op de rand van chaos.....69	Geologisch natuurpad op de Needse berg..... 94
Boekbespreking..... 85	Recentie..... 94
Op de fiets door het geologisch landschap rond Vollenhove.....86	Het donkere zand van Ameland.....95
Tertiaire fossielen uit Nieuwsvliet-Bad.....91	Zware mineralen in zand: het DZA op de korrel genomen..... 97

Orde op de rand van chaos

Het proces van evolutie en de verstoring van aardse systemen

door G.J. van der Zwaan *)

TABLE
SHOWING THE ORIGIN OF THE VARIOUS ANIMALS.



Inleiding

Er zijn weinig theorieën waarover zo algemeen gedebatteerd is als over de evolutietheorie. Al ver voor de publicatie van Darwins boek in 1859 (met als volledige zeer lange titel "On the origin of species by means of natural selection: or the preservation of favoured races in the struggle for life") bestond hierover levendig wetenschappelijk debat. Voortbouwend op het werk van de Franse bioloog en paleontoloog Cuvier (1769-1832), publiceerde Lamarck (eigenlijk Chevalier de la Marck, 1744-1829) bijvoorbeeld in 1809 zijn beroemde "Philosophie Zoologique", gevolgd in 1815 door zijn "Histoire Naturelle des Animaux sans Vertebres". Hierin ontvouwde Lamarck zijn ideeën over evolutie: de theorie van het vererven van eens verkregen kenmerken. Op grond van het vererven van bepaalde kenmerken (bijvoorbeeld een lange nek van een giraffe zou ontstaan door het uittrekken om bij hoog gebladerte te komen) zouden flora en fauna in de loop van de tijd langzaam veranderd zijn. Al die veranderingen tezamen zouden dan hebben geleid tot een moderne hiërarchie, die Lamarck samenvatte in een stamboom waaruit de oorsprong van verscheidene grote groepen ongewervelden en gewervelden afleidbaar was (afb. 1). Het werk van Lamarck was alom bekend en zeer gezaghebbend; een eerste "moderne" poging om het proces van evolutie te verklaren op basis van feiten en waarnemingen.

Afb. 1: Illustratie van Lamarcks evolutietheorie, afkomstig uit een vertaling van zijn "Philosophie Zoologique" (1809).

*) Prof. Dr. G.J. van der Zwaan is verbonden aan de Vakgroep Oecologie, afd. Biogeologie, KUN, en het Instituut voor Paleomilieu en Paleoklimaat, Universiteit Utrecht.

Darwin bouwde zo rond 1850 dus voort op een actuele discussie, die ook in bredere maatschappelijke kring werd gevoerd. Dat blijkt bijvoorbeeld uit het feit, dat toen Darwin zijn eigen boek publiceerde, er spotprenten verschenen in de toenmalige landelijke pers (Punch, 1861). Hierbij werd vooral het idee, dat de aap de voorouder van de mens zou zijn, als belachelijk van de hand gewezen.

Maar het debat omvatte veel meer dan de vraag naar de ontwikkeling van het leven; minstens zo actueel in die tijd waren vragen ten aanzien van de ouderdom en de wijze van ontstaan van de aarde. In bijna alle latere beschouwingen over de geschiedenis van de evolutietheorie (b.v. Young, 1992), wordt dit facet sterk onderbelicht. Darwin echter stond midden in zijn tijd en nam dan ook deel aan dit, in eerste instantie veel belangrijker geacht, debat: wanneer en hoe ontstond de aarde?

Ontstaan van de aarde: theorie in de 19e eeuw

De discussie over het ontstaan van de aarde was al in het midden van de 18e eeuw in volle hevigheid ontstaan. Vanuit Duitsland werd het debat geleid door Abraham Gottlob Werner (1749-1817), die in 1787 een boek schreef over het ontstaan van gesteenten. Hierin beschreef Werner, die een fabelachtige reputatie genoot in heel Europa, dat gesteenten ontstaan zouden zijn in een enorme oceaan, die ooit de hele aarde bedekt had. Vanuit die oceaan waren vervolgens alle toen bekende gesteenten in een zekere volgorde afgezet: als eerste de vulkanische gesteenten en gneizen (veel in Duitsland voorkomende gesteenten ontstaan door metamorfose van bijvoorbeeld sedimenten), wat later gevolgd door gesteenten waarin ook fossielen voorkwamen. Door dit model van gesteentevorming werd de school van Werner de "Neptunistische" school genoemd. Vanwege het aspect van de alles bedekkende oceaan, duidelijk gerelateerd aan de bijbelse zondvloed, wordt Werner nu tot de "catastrofisten" gerekend. Die naam wordt gegeven aan de aanhangers van wetenschappelijke theorieën waarin vooral rampen verondersteld worden om delen van de geschiedenis van de aarde te verklaren. In Frankrijk was een iets andere discussie gaande, namelijk ten aanzien van de precieze oorsprong van gesteenten zoals die voorkomen in de Auvergne: Desmarest (1725-1815) overtuigde velen van zijn landgenoten, dat deze gesteenten ooit eens uitgestroomd waren uit actieve vulkanen. Zijn werk, een voorbeeld van zeer gedetailleerd observeren en intelligent conclusies trekken, werd door zijn volgelingen echter sterk gegeneraliseerd: zij veronderstelden dat alle gesteenten gevormd waren door vulkanisme. Deze sterk afwijkende mening leidde tot een heftige controverse tussen de "Vulkanisten", volgelingen van Desmarest, en de "Neptunisten".

Een derde school ontstond ongeveer tezelfdertijd, niet toevallig in de toenmalige derde wereldgrootmacht Groot-Brittannië. Daar was James Hutton (1726-1797) na zeer gedetailleerd onderzoek tot de conclusie gekomen, dat sommige gesteenten uit de diepere delen van de aarde afkomstig moesten zijn. Verder nam hij aan dat die gesteenten eerst gesmolten waren geweest en daarna gestold, en dat daarbij kristallisatie had plaats gevonden. Hieruit leidde hij af dat de diepere delen van de aarde zeer heet moesten zijn. Maar ook veronderstelde hij, dat gebergten geleidelijk afgebroken werden en vervielen tot sediment. Vooral in dit laatste ligt de grote originaliteit van Hutton, namelijk dat hij de aarde zag in het perspectief van wat we nu een *steady-state model* zouden noemen. Hij veronderstelde dat de hitte, afkomstig uit de inwendige aarde, periodiek tot vulkanisme zou leiden, en dus tot de vorming van gesteenten, maar ook tot de vorming van gebergten. Gebergtevorming op zijn beurt zou leiden tot erosie, en erosie tot de vorming van sediment dat, na afzetting en verharding, vervolgens zou veranderen in een nieuw gesteente.

De school van Hutton, later de "Plutonistische" genoemd vanwege de rol die de diepere delen van de aarde in zijn theorie speelden, werd niet erg populair. Dat lag vooral aan de moeilijke stijl van schrijven en presenteren die Hutton eigen was. In het begin van de 19e eeuw werd het toneel geheel beheerst door de

controverse tussen de Neptunisten en Vulkanisten. Bij dit geweld viel de discussie over de ontwikkeling van het leven op aarde bijna in het niet; voor zover er debat was, werd dat gedomineerd door de Franse school van Lamarck. Het was pas in 1830 dat Charles Lyell (1797-1875), in zijn "Principles of Geology", Huttons theorieën weer naar voren bracht en met grote helderheid (iets wat Hutton niet bepaald kenmerkte) verkondigde. Lyell vatte deze samen onder de pakkende slogan *the present is the key to the past*, en het getuigt van het enorme gezag van Lyell dat deze samenvatting van Huttons theorie, onder toevoeging van Lyells eigen ideeën, zo'n grote verbreiding heeft gekregen. Tegelijkertijd betekende de algemene acceptatie van Lyells werk het einde van de Neptunisten en Vulkanisten, beide scholen met catastrofistische basis. Nu won de "gradualistische" school van Hutton en Lyell snel aan gezag. Het tijdperk brak aan van theorieën, gekenmerkt door een geleidelijke procesgang. Belangrijkste element in veel van die theorieën is het uitgangspunt dat processen, zoals die nu verlopen, vroeger op dezelfde manier verliepen. De veronderstelling was verder dat processen in heden en verleden vergelijkbaar in kracht en intensiteit zijn; vandaar de naam van de volgelingen van Lyell: "Uniformitarianisten".

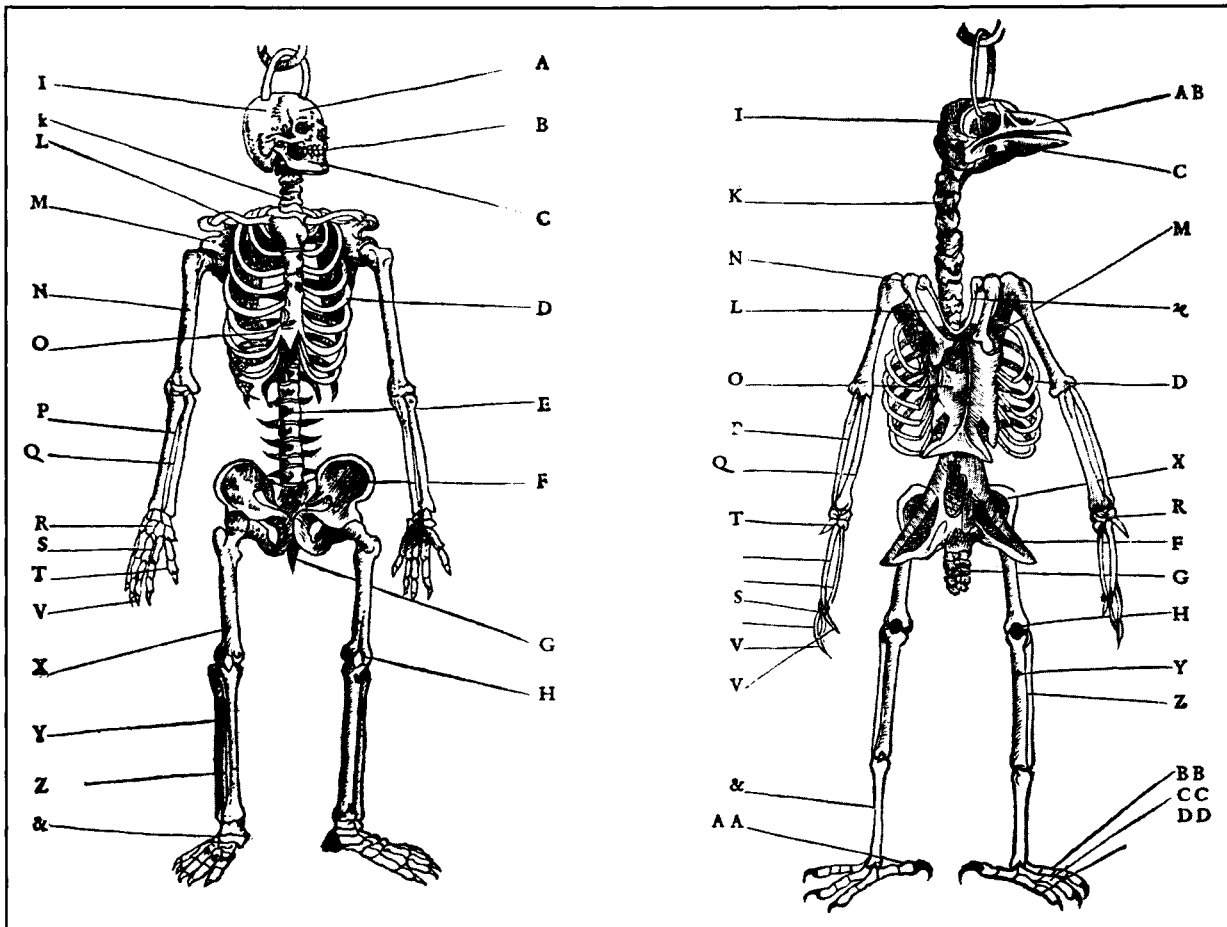
Het boek van Lyell uit 1830 vond enorme weerklank. Niet te onderschatten element in dit boek is de vraag naar de ouderdom van de aarde: Lyell voorzag een ouderdom van vele miljoenen jaren. Dat was de voedingsbodem die later belangrijk bleek voor de ontwikkeling van Darwins argument, n.l. dat het leven zich (via natuurlijke selectie) gedurende zeer lange perioden ontwikkelde tot de huidige veelheid aan vormen. De aan Darwins boek voorafgaande discussie van Hutton en Lyell, vooral over de ouderdom van de aarde en het belang van de studie van actuele aardse processen, speelde dan ook een zeer grote rol in Darwins denken. Zo sterk zelfs, dat toen Lord Kelvin veel later een zeer jonge ouderdom van de aarde publiceerde, Darwin teleurgesteld en ook aangevallen door zijn collega's, de latere edities van zijn boek aanpaste en gedeelten van zijn theorie terugnam of afzwakte.

Een halve eeuw na Darwin werd de verbinding tussen de ontwikkeling van de evolutietheorie en de aardwetenschappen, waarin de evolutietheorie oorspronkelijk geheel ingebed was, verbroken. Snelle ontwikkelingen binnen de biologie leidden tot veranderde opvattingen ten aanzien van evolutie, waarbij vooral de genetica als wetenschap een grote rol ging spelen. Binnen de aardwetenschappen kwam het paleontologisch onderzoek geïsoleerd te staan van de biologische *mainstream*: veel onderzoek was systematisch van aard en vooral gericht op ouderdomsbepalingen. Weinig onderzoek werd primair gericht op evolutie, en als het al op evolutie gericht was, was de eerste zorg toch vooral om te beschrijven via welke stadia de evolutie verlopen zou zijn, meer dan dat men zich zorgen maakte over het exacte mechanisme van evolutie.

Vanaf ongeveer 1890, toen de aardwetenschappen hun eigen weg gingen, is onnoemelijk veel veranderd: veel van die nieuwe concepten uit de geologie hebben echter hun uitwerking op het denken over evolutie gemist. In het navolgende zal eerst een kort overzicht gegeven worden van de ontwikkeling van de evolutietheorieën tussen 1750 en 1980. Daarna zal in kort bestek een beeld geschetst worden van de ontwikkelingen binnen de aardwetenschappen. Tot slot zullen beide met elkaar in verband worden gebracht.

Evolutietheorie 1750-1980

Hoewel velen het begin van de evolutietheorie automatisch bij Darwin zullen plaatsen, moet niet vergeten worden dat ruim voor die tijd al intensief en serieus aan het probleem van de ontwikkeling van het leven gewerkt werd. Kauffman (1993) toont aan dat de wortels van het pre-Darwinistische denken geheel werden beheerst door het Newtoniaanse denken, n.l. de overtuiging, dat achter alle dingen relatief simpele wetmatigheden schuil gaan.



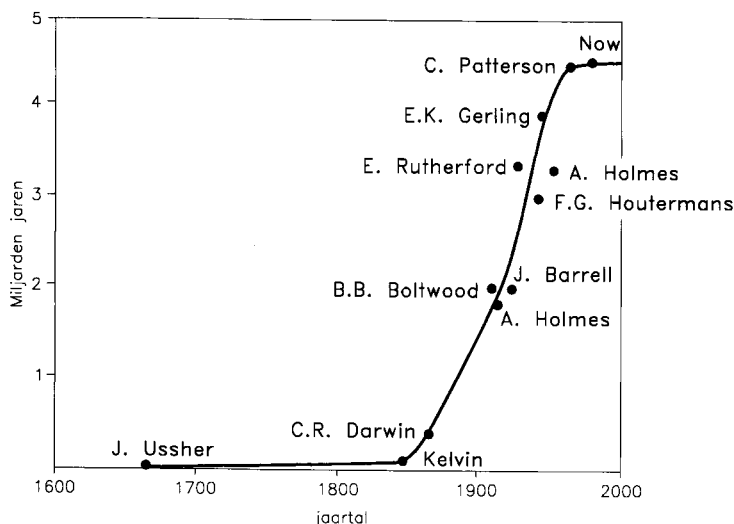
Toonaangevende geleerden van hun tijd als Cuvier en Geoffroy St. Hillaire (1772-1844), zagen in de verbluffende overeenkomst tussen allerlei dier- en plantgroepen niet, zoals Darwin, een bewijs van gemeenschappelijke afstamming. Zij vonden dat veel- eer een bewijs van een gemeenschappelijke, simpele en doelmatige wetmatigheid die leidde tot overeenkomst in bouwplan. In dat kader ondernamen zowel Cuvier als Geoffroy St. Hillaire, met veel van hun tijdgenoten, pogingen om via vergelijkende anatomie de onderliggende wetmatigheid van het leven te ontdekken (afb. 2). Daarom is het ook goed te begrijpen waarom taxonomie (systematiek) een zo grote rol vervulde: men streefde niet alleen naar catalogiseren, maar vooral (zoals bijvoorbeeld de vader van de moderne systematiek Linnaeus, 1707-1778), naar het ontdekken van de natuurlijke ordening van het leven. Uit die natuurlijke orde- ning moest, zo meende men, een beperkt aantal simpele wetten af te leiden zijn die de ordening en verscheidenheid van het leven verklaarde. Zoals eerder gezegd, dit streven viel geheel samen met de zoektocht die door anderen werd ondernomen naar vragen ten aanzien van ontstaan en ouderdom van de aarde. In navolging van Newton (1642-1727) werd getracht ook voor die vraagstukken wetmatigheden te vinden, waarbij men allereerst beschrijvend en ordenend te werk ging. En succes bleef niet uit: Hutton maakte in wezen gebruik van dit principe bij zijn toch later algemeen erkende *the present is the key to the past*. Ook in veel andere opzichten leek de zoektocht van Cuvier en de zijnen terecht: kristallografen konden de ongelofelijke veelvormigheid van kristallen terugbrengen tot een aantal zeer eenvoudige basis- plannen; combinatie van die basisbouwplannen leidde tot veelvor- migheid, maar nu een verklaarbare!

Met de publikatie van zijn boek in 1859 brak Darwin (1809-1882) drastisch met deze "rationeel morfologen". Het meest opzienba- rende element was ongetwijfeld zijn idee om de grote gelijkenis die de bouwplannen van allerlei dier- en plantgroepen onderling vertoonden, niet te interpreteren in termen van gelijkenis in onder- liggende wetmatigheid. Hij nam juist aan dat dit een teken was

Afb. 2: Een zeer vroege vergelijking tussen de anatomische onder- delen van mens en vogel, waarbij ieder corresponderend onder- deel een zelfde letter heeft gekregen (uit Pierre Belon, 1555). De afbeelding illustreert het belang dat aan vergelijkende anatomie werd gehecht.

van afstamming en gemeenschappelijke voorouders. Hij koppelde dit aan het idee van natuurlijke selectie, dat hij sterk baseerde op het werk van de econoom Malthus (1766-1834) over bevolkings- groei en de strijd om middelen van bestaan. Essentieel daarbij is dat Darwin erkende dat via verandering van een individu, de gehele populatie van een soort geleidelijk het "winnende" kenmerk kon verwerven. Darwin was bij dit alles in een voordelige positie: hij was zeer actief betrokken bij de pogingen de ouderdom van de aarde te bepalen. In tegenstelling tot 50 jaar eerder was nu de algemene opinie, dat de ouderdom van de aarde in vele miljoenen jaren moest worden geteld, in plaats van in duizenden jaren. Met andere woorden, Darwin zag ruimte voor zijn idee van natuurlijke selectie, waarbij hij inzag dat met het ontstaan van soorten zeer lange tijd gemoeid kon zijn. Verder was Darwin goed op de hoogte van twee andere elementen. In de eerste plaats was hij uitnemend op de hoogte van de enorme variatie die in de natuur voorkomt. Hij had bijvoorbeeld gedurende zes jaar studies verricht naar de variatie bij zeepokken en mede daardoor was hij sterk aan het denken gezet over de betekenis van een soort en verwantschap (eventueel onderlinge gelijkenis) tussen soorten. En tot slot was hij exact op de hoogte hoe fokkers in de praktijk selectie toepasten om te komen tot het gewenste product.

Het soortprobleem (wat is een biologische soort en hoe ontstaan soorten?) werd alom erkend als een groot probleem. Gebaseerd op het werk van Cuvier en St. Hillaire in Frankrijk, en bijvoorbeeld Owen (1804-1892) in Engeland en Bronn (1800-1862) in Duits- land, zag men zeer wel in dat soorten in de loop der geschiedenis vervangen werden door andere soorten. De oude soorten stierven klaarblijkelijk uit en werden opgevolgd door verwante soorten.



Afb. 5: De veranderende ideeën vanaf 1600 ten aanzien van de ouderdom van de aarde.

Een belangrijke bijdrage aan dit probleem werd geleverd door August Weismann (1834-1914), die inzag dat de theorie van Darwin mank ging voor zover het erfbaarheid betrof. Op basis van zijn celbiologische ervaring veronderstelde hij dat er in de kern van de cel een substantie bestond (die hij *vruchtbaarheidsplasma* noemde). Via deling moest dit materiaal via eicel en zaadcel doorgegeven worden aan de volgende generatie; hij identificeerde de chromosomen als dragers van dit erfelijke materiaal. Dit erfelijke materiaal nu, werd van generatie op generatie doorgegeven en zorgde voor de genetische "blauwdruk" op grond waarvan organismen tijdens de groei tot hun specifieke organisatie kwamen. Weismann, overtuigd van Darwins mechanisme van natuurlijke selectie, zag dat selectie alleen succesvol kon werken via selectie op de erfelijke substantie. Andere delen van het organisme zouden, in zijn visie, aan selectie weinig bijdragen. Daarmee verwierp hij het Lamarckiaanse model van erfelijkheid van tijdens het leven verkregen kenmerken.

Zo rond de eeuwwisseling bestond de bijdrage van de paleontologie vooral uit een gestage inventarisatie van fossiel materiaal. In het bijzonder fossiele vondsten van reptielen en zoogdieren werden onderworpen aan nauwkeurige studie, vooral op basis van vergelijking met nog levende vormen. Geleidelijk groeide het beeld dat amfibieën uit vissen, reptielen uit amfibieën en zoogdieren uit reptielen waren ontstaan. Vooral de Amerikaan Osborne (1857-1935) leverde een grote bijdrage aan het concept van gestage toename van complexiteit vanuit een voorouderlijke vorm. Ook bevestigde hij het beeld van soortsplitsing vanuit een voorouderlijke vorm, waarbij steeds meer gespecialiseerde typen ontstonden, afgeleid van de gegeneraliseerde basisvorm, als aanpassingen van het organisme aan de verscheidenheid van milieu-eisen: hiervoor bedacht hij de term "adaptieve radiatie".

Was het beeld van progressie nu definitief met evolutie verbonden, er ontbrak nog steeds een schakel in het totaalbeeld. Met het werk van de Engelse populatiebiologen Hardy en vooral Fisher (1890-1962) werd de werking van natuurlijke selectie op genetische variatie in populaties duidelijk gemaakt. In 1930 publiceerde Fisher zijn "Genetical Theory of Natural Selection" en toonde aan dat alleen mutaties niet de drijvende kracht van evolutie konden zijn, maar dat natuurlijke selectie als enige theorie de gevonden genetische principes kon verzoenen met de werkelijkheid van evolutie. Belangrijke uitkomst van dit geheel was tevens, dat nu vaststond dat het idee van Darwin voldoende was om verandering van populatie naar populatie te verklaren, dus afstamming van soort naar soort in rechte lijn. Er kon niet een ander heersend beeld mee verklaard worden, nl. dat van een vertakkende levensboom waarbij uit een grondvorm meerdere soorten ontstaan. Via het werk van de Duitser Wagner (1813-1887), en later bijvoorbeeld Gulick (1832-1923), werd de oorspronkelijke gedachte van Darwin bevestigd dat geografische isolatie (maar uit het werk van Gulick bleek ook ecologische separatie) een belangrijke

voorwaarde was van soortvorming via splitsing (*cladogenese*). Uiteindelijk werd dit gehele complex van theorieën door de Rus (later Amerikaan) Dobzhansky (1900-1975) in 1937 ("Genetics and the origin of species") samengebracht tot een samenhangend geheel dat nu bekend staat als neo-Darwinisme. In die stroming volgden belangrijke zwaargewichten als Simpson en Mayr en vele anderen.

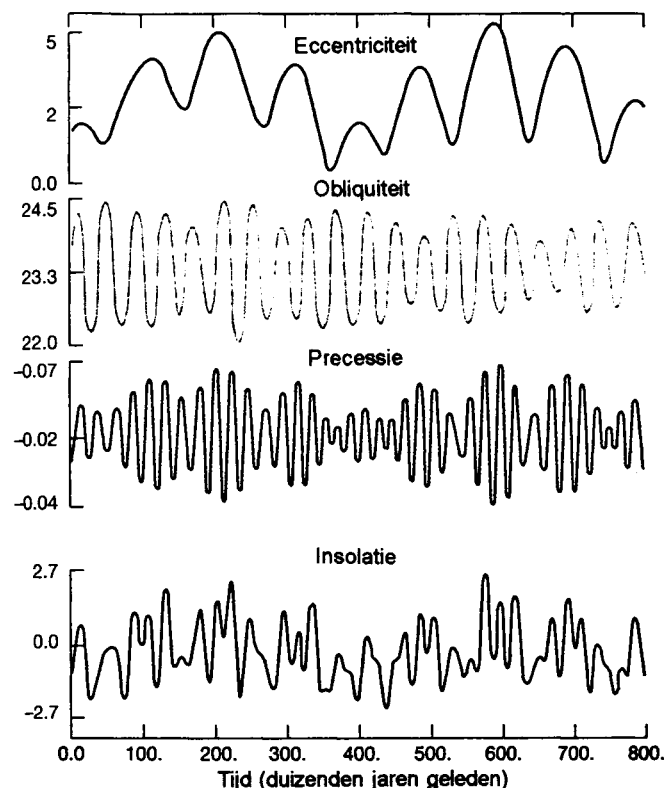
Uit het voorgaande overzicht is duidelijk herkenbaar waar de huidige kernbegrippen van ons denken over evolutie vandaan komen. Die kernbegrippen zijn: a) selectief voordeel als mechanisme van evolutie, b) geleidelijkheid, c) vertakkende evolutionaire stambomen; de boom kenmerkt zich door toenemende complexiteit en d) natuurlijke selectie leidt automatisch tot hiërarchie in complexiteit, d.w.z. de grote trend in evolutie richt zich op steeds ingewikkelder organismen, e) de orde in de ons omringende natuur kan geheel verklaard worden door de werking van natuurlijke selectie. Anders samengevat: via selectie op genetische variatie in een populatie (die variatie hangt samen met overerfbaarheid, mutatie, en de wijze van celdeling) kan een nieuwe soort geleidelijk ontstaan indien die soort voordeel heeft ten opzichte van de oudere soort (*survival of the fittest*). Daarnaast bestaat een heel ander mechanisme, namelijk door een populatie te splitsen (bijvoorbeeld doordat er een barrière tussen de twee delen van de populatie komt) kunnen uit een voorouderlijke soort twee nieuwe soorten evolueren. Beide mechanismen (respectievelijk *anagenese* en *cladogenese* genoemd) bepalen het patroon van evolutie.

Op deze neo-Darwinistische synthese is belangrijke kritiek mogelijk en die is ook gekomen. Terecht werd opgemerkt, dat in kleine populaties de kans bestaat dat veranderingen *random*, dat wil zeggen op toeval berustend, geïntroduceerd kunnen worden. De populatie ondergaat dan willekeurige veranderingen die leiden tot een willekeurige, niet duidelijk gestuurde richting van evolutie. Men spreekt dan van *random drift*, een proces waarin natuurlijke selectie geen enkele rol speelt. Scherper was de discussie over het punt van geleidelijkheid. Impliciet in het neo-Darwinisme is de geleidelijke overgang van de ene soort naar de andere. Paleontologen zagen een aantal veranderingen echter heel snel en scherp verlopen. Dat bracht de Amerikaanse paleontologen Eldridge en Gould ertoe om in 1972 het model van de *punctuated equilibria* te introduceren, waarbij zij veronderstelden dat na lange perioden van stasis (= geen veranderingen) de evenwichtstoestand in de evolutie snel verbroken ("gepunctueerd") zou kunnen worden. Zij bepleitten dus zeer abrupte in plaats van geleidelijke evolutionaire veranderingen, mede ter verklaring van *missing links*. Inmiddels staat vast dat beide modellen geldig zijn: zowel geleidelijke (graduele) als snelle (gepunctueerde) evolutionaire veranderingen komen voor. Begin jaren tachtig echter, kwam nog fundamentele kritiek. De Amerikaanse paleontoloog Stanley publiceerde in 1979 een boek over *macroevolution*, een term die hij reserveerde voor evolutionaire veranderingen die niet individuen betrof (zoals in het neo-Darwinisme) maar hele soorten of zelfs systemen. Een grote rol in zijn stellingname speelde de ontdekking van perioden van grootschalig uitsterven, waarbij hele systemen vervangen werden door nieuwe, en waarbij natuurlijke selectie, zoals door Darwin omschreven, geen enkele rol leek te spelen. Dat is een voorlopig eindpunt van dit verhaal: want hiermee trad een periode in van herbezinning op de neo-Darwinistische synthese.

De rol van de aardwetenschappen

Tijdens zijn ontwikkeling is de evolutietheorie van een algemeen natuurwetenschappelijke theorie vooral een genetisch georiënteerde theorie geworden; hierbij worden de processen vooral vanuit het perspectief van het organisme beschouwd. Hoe dit organisme functioneert in zijn omgeving is een steeds minder belangrijke rol gaan spelen. Bijna geheel onafhankelijk daarvan heeft de paleontologie zich vooral bewogen in het kader van de stormachtige ontwikkeling die de geologie sinds Arthur Holmes' dagen heeft ondergaan. Sinds zijn publikatie over de ouderdom van de aarde is een enorme hoeveelheid energie gestoken in het gedetailleerd reconstrueren van die (inmiddels zeer lang geworden) geschiedenis van de aarde en zijn bewoners. Paleontologen hebben daar vooral aan bijgedragen door het ordenen van de enorme rijkdom aan gegevens van fossiele levensvormen. In plaats van die ontwikkelingen in detail te volgen, volstaat het om op te merken dat de moderne aardwetenschappen ingrijpend veranderd zijn ten opzichte van Darwins dagen, vooral door toepassing van zeer geavanceerde observatietechnieken. Ons begrip van hoe het hele systeem van de aarde (waarin de evolutie van het leven opgenomen is) functioneert is in de afgelopen 80 jaar totaal gewijzigd. De gevolgen van die nieuwe inzichten voor de evolutietheorie zijn echter nog nauwelijks onderzocht. Het loont de moeite allereerst in kort bestek een aantal elementen te schetsen die voortkomen uit nieuwe inzichten omtrent het functioneren van het aardse systeem, om daarna te zien hoe die mogelijk relevant zijn voor de evolutietheorie.

Onder invloed van onze sterk verbeterde waarnemingstechnieken (bijvoorbeeld via satelliet), maar ook onder invloed van de sterk verbeterde moderne communicatie ten aanzien van bijvoorbeeld mondiale milieuproblematiek, is het afgelopen decennium een ware revolutie in het denken opgetreden. In plaats van te spreken over de aardkorst, de atmosfeer of de oceaan, zien we nu in dat dit allemaal onderdelen zijn van een in eenheid functionerend systeem. Een extreme en geruchtmakende variant in dit denken, de *Gaia hypothese* van de Engelsman James Lovelock, heeft daar ook aan bijgedragen, al lijken in die hypothese een groot aantal onhoudbare elementen te steken.

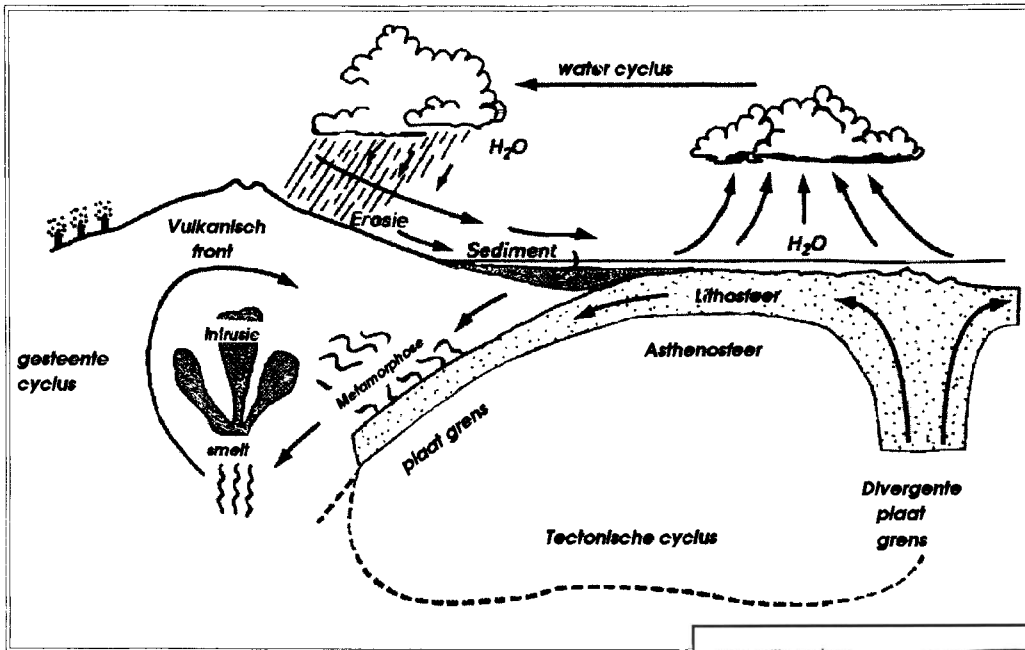


Het hele aardse systeem ontvangt zijn energie uit slechts twee bronnen: de vanuit het heelal binnenkomende energie van de zon, en de energie die gegenereerd wordt in het binnenste van de aarde. Deze twee bronnen sturen, tezamen met de zwaartekracht, alle processen die op aarde voorkomen en leveren dus uiteindelijk ook de bron van energie voor evolutie. Beide bronnen zijn in kracht veranderlijk: de aarde is sinds het ontstaan 5 miljard jaar geleden afgekoeld. Dat is vermoedelijk verlopen via een regelmatige daling, waarvan organismen (voor zover ze bestonden) nauwelijks effect hebben ondervonden. Waar organismen in het proces van natuurlijke selectie wel mee te maken krijgen is de veranderlijke hoeveelheid energie afkomstig van de tweede bron: instraling van de zon. Iedere soort die afhankelijk is van zonnestraling, hetzij direct als primaire producent (planten bijvoorbeeld) hetzij indirect, dient tijdens de duur van zijn bestaan berekend te zijn op regelmatige variatie. Deze wordt bepaald door variatie in de aardbaan om de zon met periodiciteiten van ongeveer 20.000, 40.000 en 100.000 jaar. De samengestelde periodiciteit levert een curve op die beschrijft hoe de aarde soms veel en soms weinig straling ontvangt. Die curve, de zogenaamde Milankovitch-curve (afb. 6), beschrijft de afwisseling van de jongste glacials en interglacials dan ook zeer goed. Dezelfde variatie in de aardbaan maakt dat het contrast tussen de seizoenen, vooral sinds het ontstaan van de jongste ijskappen op de noordpool en zuidpool (nog maar resp. 3,2 en 15 miljoen jaar geleden!), zeer scherp is. Ieder organisme dient daarop berekend te zijn en via natuurlijke selectie zullen vooral die organismen overleven die zich optimaal aanpassen aan die seizoenaliteit. Dit geeft al aan dat er naast heel kleinschalige, subtiele manieren van natuurlijke selectie, in het aardse systeem over lange tijd gezien veel bottere en grovere mechanismen werkzaam zijn die in grote lijnen de evolutie sturen.

Het aardse systeem is onder te verdelen in vier compartimenten, die onderling nauw verweven zijn: de biosfeer, de lithosfeer, de atmosfeer en de hydrosfeer. In een wat losse definitie bevatten die sferen achtereenvolgens alle levende materie, de harde aarde inclusief de aardkorst, alles wat in gasvormige fase voorkomt, en al het water. We ervaren dagelijks dat de biosfeer, alle levende materie, zeer in beweging is en zich dynamisch ontwikkelt. De grote revolutie die zich sinds 1970 binnen de aardwetenschappen heeft voltrokken betreft het inzicht dat ook de lithosfeer, de harde en rigide geachte aarde, zich constant in staat van dynamische verandering bevindt. Daarenboven breekt steeds meer het besef door dat die vier compartimenten van het aardse systeem zich in samenhang ontwikkelen, waarbij veranderingen in het ene compartiment grote gevolgen hebben voor de staat van de andere compartimenten.

De biosfeer is duidelijk de jongste van die vier compartimenten en heeft zich de afgelopen 600 miljoen jaar als een dunne film geseteld op het grensvlak tussen de massieve compartimenten van de lithosfeer, de hydrosfeer en atmosfeer. De interactie tussen de biosfeer en de drie overige compartimenten is eindeloos complex en geschakeerd. Er zijn echter een drietal processen aan te geven waar het leven heel primair mee te maken heeft. Storing in die processen, die het leven als het ware geheel dragen, zal directe en ernstige gevolgen hebben voor de ontwikkeling van dat leven. In de eerste plaats betreft dit de enorm grootschalige kringloop van voedsel, die geheel gebaseerd is op de kringloop van vertering en erosie. Deze kringloop verbindt de biosfeer en de lithosfeer, maar verloopt (zoals straks zal blijken) via tussenkomst van de atmosfeer en hydrosfeer. Daarnaast zijn er twee op het eerste gezicht iets minder belangrijke processen, die toch voor het leven uiteindelijk van zeer doorslaggevende betekenis blijken: de beweging van het water in de oceanen, die via een soort transportband voedsel en vooral warmte over de aarde verspreidt, en een soortgelijke transportband in de atmosfeer, die vocht en warmte over de aarde

Afb. 6: Variatie in zonne-energie die de aarde ontvangt ("Milankovitch-curve"), opgebouwd uit drie deel-periodiciteiten (eccentriciteit = afstand aarde - zon, obliquiteit = scheefstand van de aardas t.o.v. de zon en precessie = variatie in de tolbeweging van de aarde).



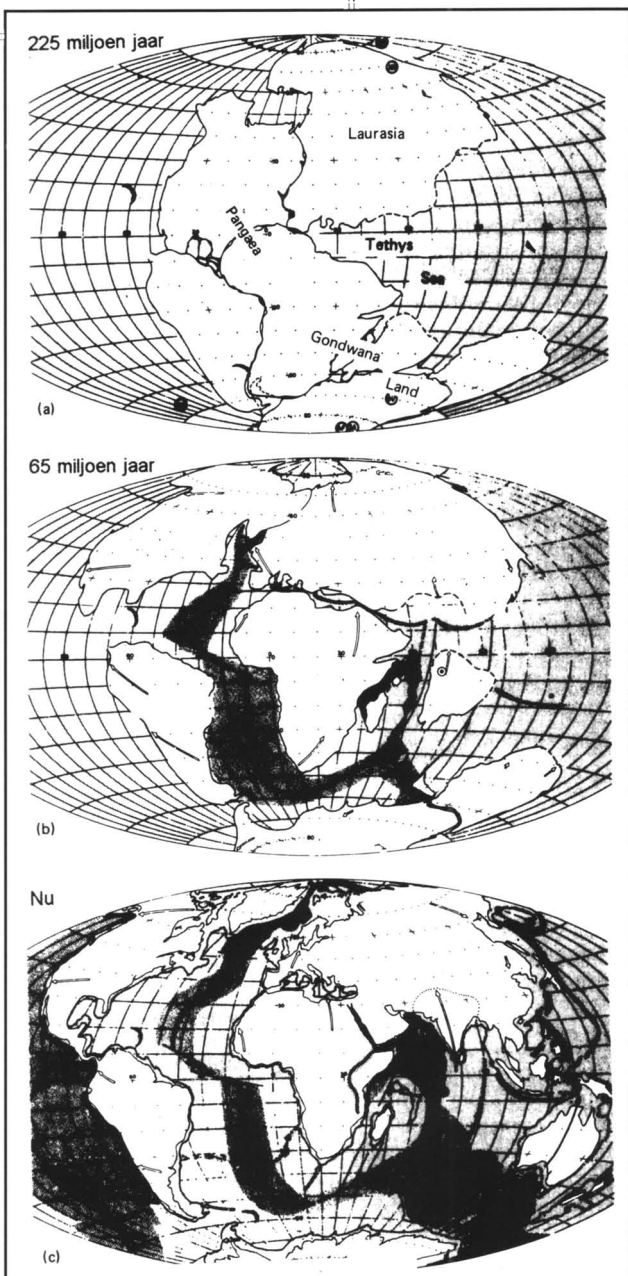
Afb. 7: Hypothetische dwarsdoorsnede door de aarde, waarbij vanuit een "ridge" (gelegen middenin de oceaan) heet gesteente uitstroomt, waardoor de platen aardkorst daar uiteenwijken. Elders duikt deze plaat onder een andere, waardoor vulkanisme en gebergtevorming optreden. Erosie leidt tot afbraak van dat gebergte, waarna via water als transportmiddel, het sediment met de voedingsstoffen naar de oceaan getransporteerd wordt.

verdeelt. Twee transportbanden, en één cyclus: daar is het leven op aarde geheel van afhankelijk.

Vooraf door het werk van de Duitser (later Amerikaan) Hess (1906-1969) staat sinds 1965 vast dat de aardkorst voortdurend in beweging is. Op basis van het werk van Hess publiceerde de Canadees Wilson tussen 1965 en 1969 de bewijzen voor de theorie dat de continenten, zoals we die nu kennen, ooit verbonden waren maar later uiteengedreven zijn naar hun huidige positie. Dat is het concept van *continental drift*. Diep in de aarde, op het grensvlak van korst en de zogenaamde mantel, circuleert vloeibaar gesteente. Dat gesteente wordt door de inwendige hitte van de aarde in beweging gebracht, sterk gelijkend op de wijze waarop water in een pannetje, dat op het gasfornuis opgewarmd wordt, gaat borrelen. Wie goed kijkt ziet dat dat borrelen meer is dan belletjes: water wordt op de bodem van het pannetje verwarmd, stijgt naar het oppervlak, koelt af en zakt zijdelings terug naar de bodem van het pannetje. De beweging van het vloeibare gesteente in de aarde leidt tot een soortgelijke beweging (*convectie*), waarbij heet materiaal over grote afstand aan het oppervlak komt. Die vulkanische zones liggen diep in de oceaan en worden *ridges* genoemd (zie afb. 7). Deze en andere vormen van vulkanisme leiden tot een gigantische productie aan gassen: vulkanen zijn daarmee de belangrijkste natuurlijke producenten van CO₂. Maar in een staat van evenwicht zorgt de natuur ook voor een tegenwicht, namelijk naast een bron van gasproductie ook voor een consument. Die is er ook, zoals duidelijk wordt uit het vervolg.

Als gevolg van de beweging van materiaal in de mantel zullen hele delen van de dunne buitenste schil, de aardkorst, gaan bewegen. Sommige delen van de korst (zogenaamde *platen*) zullen uiteenwijken (langs de *ridges*) en continenten zullen daardoor van elkaar af bewegen (zie afb. 8). Maar ten gevolge van de bolvorm van de aarde zullen andere delen naar elkaar toe bewegen. Soms zal de ene plaat onder de andere duiken (bij zogenaamde subductiezones), soms zullen platen botsen. In beide gevallen ontstaat een enorme spanning in de korst, die uiteindelijk leidt tot opheffing van het gesteente en de vorming van gebergten (zie afb. 7). En daar, in het ontstaan van reliëf, ligt de wortel voor bijna alle leven. Onder invloed van ijs, water, temperatuurverschillen, wind en vooral begroeiing, zal dit gebergte in geologisch zeer

Afb. 8: Verandering van de positie van continenten gedurende de afgelopen 250 miljoen jaar. In zwart zijn de gebieden aangegeven waar spreiding is opgetreden en waar langs "ridges" nieuwe korst gevormd is door uitstroming van heet, vloeibaar gesteente.



korte tijd verbrekken. Gesteente zal eerst fijngemalen worden tot puin, en daarna in toenemende mate fijner tot zand en klei. Dit proces van vertering zal door de zwaartekracht geholpen worden: het materiaal wordt verplaatst en naar beneden vervoerd, hetgeen zal leiden tot afvlakking van het gebergte. Zoals gezegd, vegetatie speelt hierin een enorm belangrijke rol, vooral via worteling: via chemische interactie wordt het gesteente chemisch aangepakt. Dat geldt ook voor de rol die de atmosfeer speelt: ook die zal bijdragen aan vertering door chemische reacties (denk aan het effect van zure regen!) waarbij vooral CO₂ betrokken is. En daarin ligt de belangrijkste consument van de eerder vooral door vulkanen geproduceerde overmaat aan gas: vertering en erosie. Uit 100 kg gesteente ontstaat 113,5 kg sediment: dat wil zeggen dat 13,5 kg atmosfeer "geconsumeerd" is. In een *steady-state* zijn de processen van vulkanische gasproductie en consumptie door erosie ongeveer in evenwicht.

Maar belangrijker is het volgende: bij de verpulvering van het gesteente doen bacteriën en planten hun werk: zij maken, vaak via chemische reacties, voedsel vrij waarmee al het leven op aarde verder onderhouden wordt. Dit zijn spore-elementen (bijvoorbeeld ijzer, zink, koper) maar vooral ook fosfor en in mindere mate stikstof. De enige manier om fosfor, in veel opzichten het element dat het leven het meeste inperkt, vrij te maken is via de kringloop van erosie van gesteente. En daar haakt de kringloop van het leven op in: vegetatie groeit, op basis van de vrijgemaakte elementen, met behulp van water en licht. Die vegetatie staat aan de basis van alle verdere leven op land, inclusief de hoogste delen van de voedselpiramide. Uiteindelijk komt al dat materiaal dat de biosfeer op land produceert na de dood van de organismen weer terug op de bodem voor hergebruik. Maar vroeg of laat zal 80-95% van al het materiaal dat op de continenten geproduceerd wordt, via een overigens beperkt aantal grote rivierstelsels, terecht komen in de oceanen. Daar wordt het, inclusief het zo belangrijke fosfor, door de beweging van het water verder getransporteerd en onderhouden zo het leven in de oceanen. Indien deze kringloop onderbroken zou worden (we zouden bijvoorbeeld alle grote riviermondingen kunnen blokkeren), dan zou het leven in de oceaan in ongeveer 1000 jaar dramatisch ineenstorten. Uiteindelijk is het lot van al die verteringsproducten, inclusief de resten van organismen en inclusief het fosfor, begraving op de zeebodem. Daar moet het wachten tot het door de beweging van de aardkorst ooit weer eens opgeheven wordt tot gebergte, waarna het weer kan bijdragen tot de ontwikkeling van het leven op aarde.

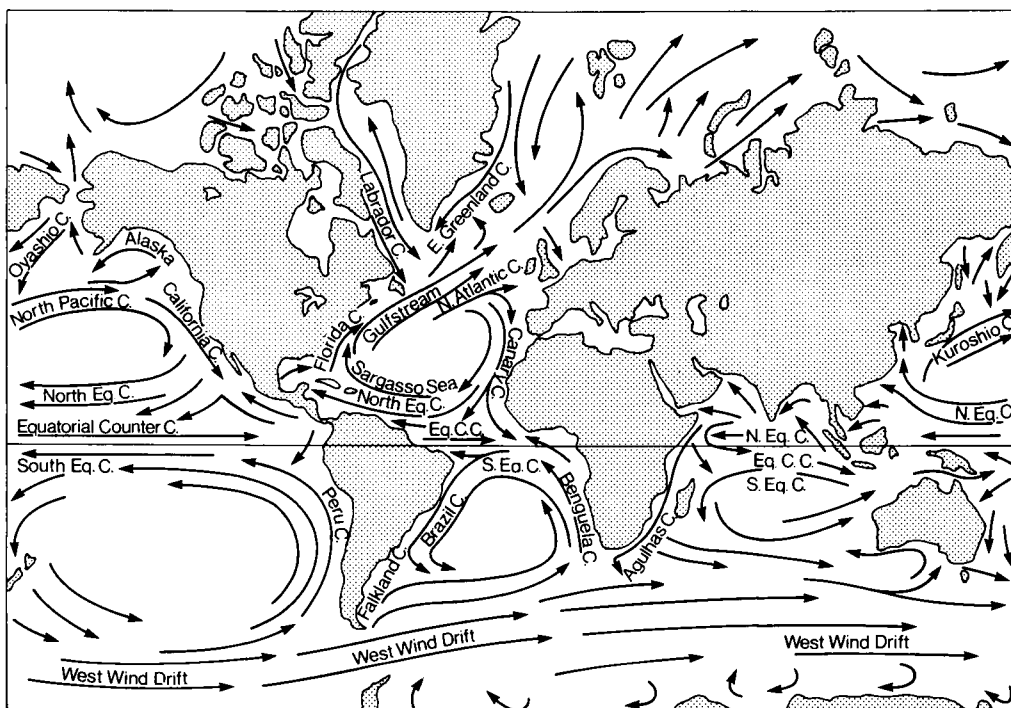
Al het leven op aarde heeft te maken met deze kringloop van vertering en erosie. Hoewel een schijnbaar zeer langzaam proces, zal dat leven zich instellen op het gemiddelde tempo: selectie zal plaats vinden op basis van de gemiddeld beschikbare hoeveelheid fosfaat met daarin een redelijke marge van tolerantie. Het leven kan zich niet instellen op zeer grote en zeldzaam voorkomende storingen in dit systeem. Met andere woorden, het leven zoekt een balans tussen een optimale aanpassing (dus specialisatie) in deze kringloop, en een redelijke mate van tolerantie (dus generalisme) ten opzichte van de variatie.

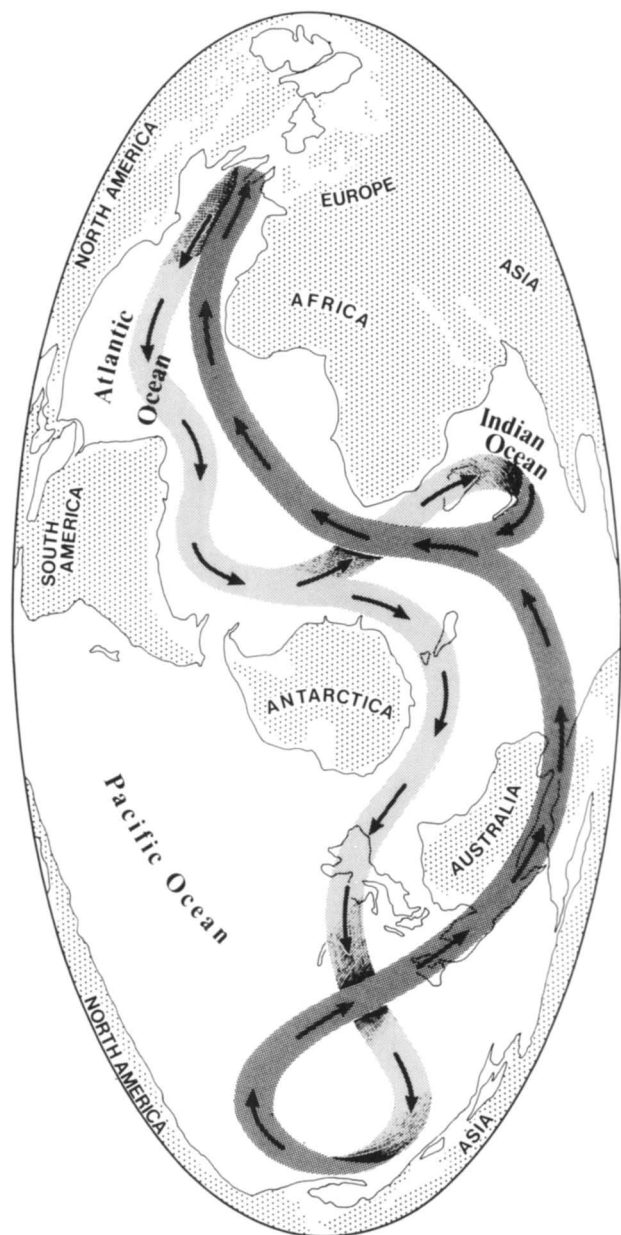
Inhakend op deze kringloop van vertering en erosie zijn er echter nog twee zeer belangrijke processen, respectievelijk in de oceanen en de atmosfeer, waarmee het leven te maken krijgt. De aarde wordt door de zon differentieel verwarmd, waarbij de tropische gordel de meeste en de polaire gebieden de minste warmte ontvangen. Dat leidt tot temperatuurverschillen van equator naar pool die een belangrijk deel van onze aardse dynamiek aansturen. Door draaiing van de aarde en door wind (aangedreven door hoge- en lagedrukgebieden, op hun beurt onder invloed van de temperatuurverschillen ontstaan) stroomt het water van de oceanen in een grote cirkel van de equator naar de pool (zie afb. 9). Daarmee neemt de stroming de langs de kustzone neergelegde sedimenten en voedingsstoffen mee en verspreidt die in het oppervlaktewater van de oceanen. In combinatie met zonlicht kan nu primaire productie plaats vinden, die de verdere basis van de oceanische voedselketen vormt. Naar de pool stromend neemt het water echter ook een belangrijke hoeveelheid warmte mee, die geleidelijk wordt afgestaan. Daarmee draagt de oceaan op fundamentele wijze bij aan het aardse klimaat. Aangekomen op de noordpool wordt het water in de Atlantische Oceaan zo sterk afgekoeld, en daarmee zwaarder, dat het zinkt en als zeer diep water langs de oceanbodembodem terugkeert. Stromend vangt dit water voedsel op dat van boven naar beneden regent, en gaat het weer helemaal terug van de noordpool naar de zuidpool, waar het naar boven gedwongen wordt en de transportband zich gedeeltelijk sluit (zie afb. 10). Een deel van dit water gaat rond de zuidpool cirkelen, wordt weer afgekoeld en zakt opnieuw de oceanen in, bijvoorbeeld de Pacifische en Indische Oceaan. Daar komt het na lange tijd weer boven op het noordelijk halfrond, opnieuw enorm aangerijkt met voedsel dat tijdens de tocht van boven naar beneden regende. Vervolgens zal het water weer via het oppervlak naar de zuidpool vloeien, waarna de transportband geheel gesloten is. Iedere keer als dit diepe water bovenkomt, introduceert het

opnieuw voedsel, dat eerder tijdens de tocht opgevangen was, in de bovenste waterlagen. Dus zowel voor de voedselcyclus als voor de verdeling van warmte speelt de oceaan voor buffer op gigantische schaal. Verstoringen in dit systeem zullen ongekende invloed hebben. In de eerste plaats in de oceanen zelf, maar via de verspreiding van warmte ook op het wereldklimaat en dus op het leven op land.

Een soortgelijke transportband, maar met een iets andere functie, bestaat in de atmosfeer (afb. 11).

Afb. 9: Stromingspatronen in het oppervlaktewater van de oceanen. De stroming wordt in beweging gezet door de draaiing van de aarde en door de wind.



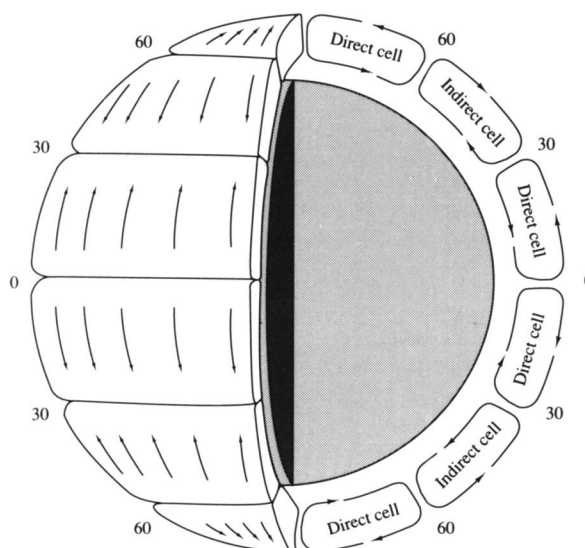


Afb. 10: De "transportband" van het oceaanwater, die in een grote lus door alle oceanen stroomt: nu eens aan de oppervlakte, dan weer door afkoeling langs de bodem van de oceanen.

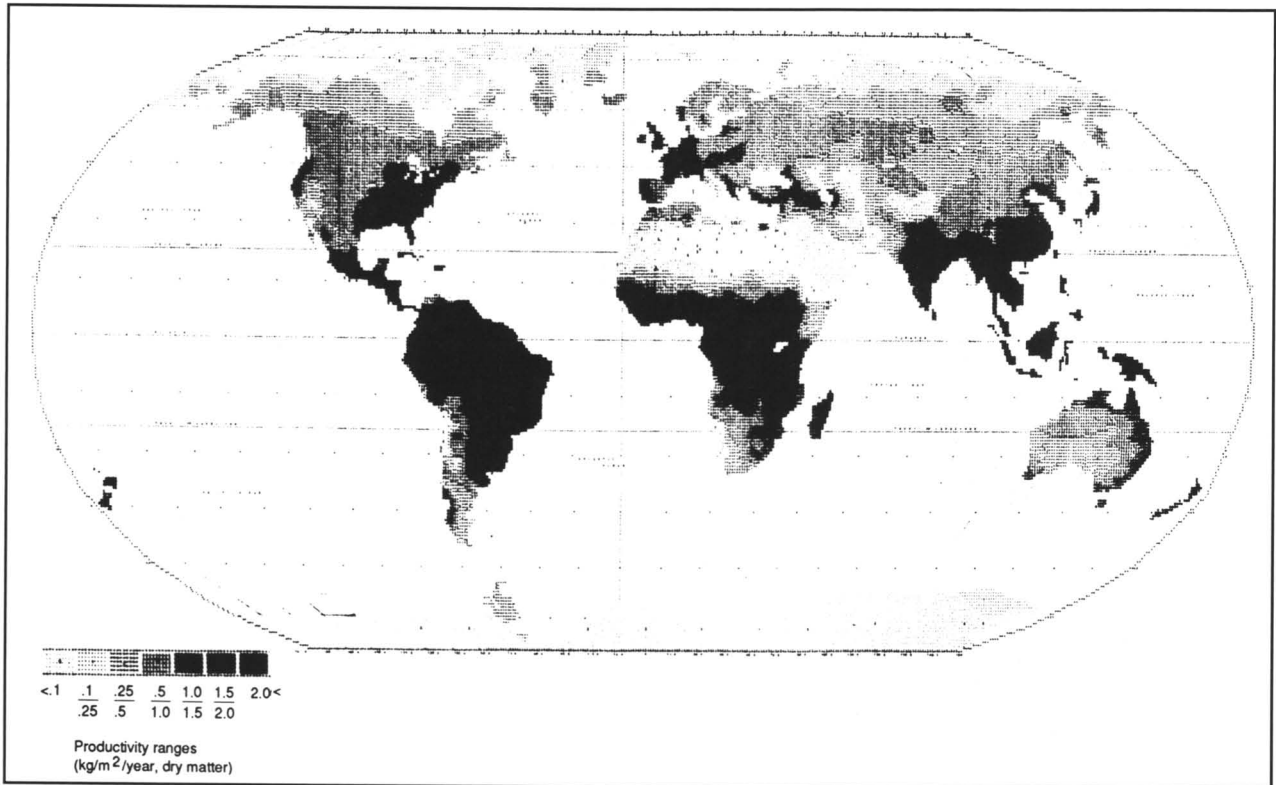
land (al het levende materiaal uitgedrukt in grammen koolstof/m²) is op die wijze sterk gecorreleerd met de vochthuishouding, naast natuurlijk met de hoeveelheid inkomend zonlicht (afb. 12). Deze twee super-transportstelsels zorgen voor een belangrijke zeef waardoor het leven geselecteerd zal worden. Variatie in beide transportbanden kan bijvoorbeeld leiden tot belangrijke wereldwijde temperatuurwijzigingen. Maar daarnaast zal het leven in de oceanen ook berekend zijn op belangrijke variatie in de hoeveelheid voedsel door variatie in de oceanische transportband. Sleutelement is dat het leven minstens aangepast moet zijn aan de kortlopende variatie in deze processen, n.l. de 20.000-jaar-cyclus van de aardbaan om de zon. Die genereert snelle veranderingen, waarbij de omstandigheden kunnen veranderen van ijstijd naar interglaciaal binnen een aantal honderden jaren, met alle wijzigingen in de beschreven transportstelsels van dien. Alles wat sneller verloopt, of van grotere omvang is, zal de biosfeer niet weerstaan en zal dus uitgebreide gevolgen hebben. Daarbij moet bedacht worden dat de variatie die individuen verdragen veel sneller kan verlopen dan het geval is bij hele ecosystemen (afb. 13). De samenhang tussen de drie beschreven processen is werkelijk globaal, dus wereldomspannend. Geringe wijzigingen in de balans, die normaal bestaat, kunnen al leiden tot ingrijpende veranderingen in de manier waarop bijvoorbeeld de temperatuur over de aarde verdeeld is. Maar ook kunnen wijzigingen leiden tot belangrijke verschuivingen in de vochthuishouding of voedselhuishouding.

Het startpunt van vrijwel alle ingrijpende wijzigingen is te vinden in de verschuiving van continenten. Onder invloed van de beweging van vloeibaar gesteente diep in de aarde veranderen continentale platen van positie. Nog niet zo lang geleden (ongeveer 22 miljoen jaar), was de Middellandse Zee bijvoorbeeld aan de oostzijde verbonden met de Indische Oceaan. Ook de landbrug tussen Noorden en Zuid-Amerika bestond nog niet (die is pas 3,5 miljoen jaar geleden ontstaan). Wie op een wereldbol kijkt ziet, dat als deze openingen bestaan, er een "circum-equatoriale" zeeomstroming zal ontstaan, waarbij het water van de oceaan (onder invloed van de draaiing van de aarde) langs de equator rond de aarde zal gaan cirkelen. Dat betekent dat veel van de warmte in de tropische gordel blijft en niet naar de polen getransporteerd zal worden. Die veranderingen in de positie van continenten zijn nu nog niet voorspelbaar. Terugkijkend zien we echter dat de gevolgen ingrijpend kunnen zijn. Als we bijvoorbeeld wat meer in detail volgen wat er tussen 22 en 15 miljoen jaar geleden gebeurde, geeft dat een

Hier wordt naast warmte vocht getransporteerd. Door differentiële verwarming zal lucht op de equator naar boven stijgen, maar na afkoeling op ongeveer 30° NB en ZB weer dalen. De opstijgende warme lucht is rijk aan vocht en zal uitregenen, en daarmee bepalend zijn voor de vochtige tropische gordel. Maar de droge lucht, die neerdaalt na afkoeling, zal zorgen voor zeer droge woestijnachtige gebieden op die breedten. De atmosferische transportband zorgt dus voor het transport van vocht, en daarmee ook voor warmte. Op hogere breedten zijn soortgelijke circulatiecellen actief met de distributie van warmte en vocht bezig. Die distributie kan versnellen of vertragen: onder condities van ijstijden zal er 15% minder water uit de oceanen verdampen, de atmosfeer zal dus uiteindelijk veel minder water kunnen transporteren, hetgeen leidt tot een aanzienlijke verdroging. Omgekeerd zal gedurende warme perioden veel meer vocht getransporteerd worden, waarmee de basisdelen van de voedselketen: planten op het land, in hoeveelheid sterk zullen toenemen. De biomassa op het



Afb. 11: Schematische weergave van de circulatie in de atmosfeer. Bijvoorbeeld, warme lucht stijgt op bij de equator en regent uit. De afgekoelde droge lucht daalt op ongeveer 30° NB en ZB, waarna deze weer terugstroomt naar de equator. Zo wordt de zogenaamde "directe" Hadley-cel gevormd.



Afb. 12: Verspreiding van continentale biomassa over de continenten; hoe donkerder de arcering, hoe groter de produktie in kg koolstof/m²/jaar. De droge gebieden op 30° NB en ZB, waar afgekoelde lucht naar het aardoppervlak terugkomt, zijn duidelijk herkenbaar door de zeer lage produktie.

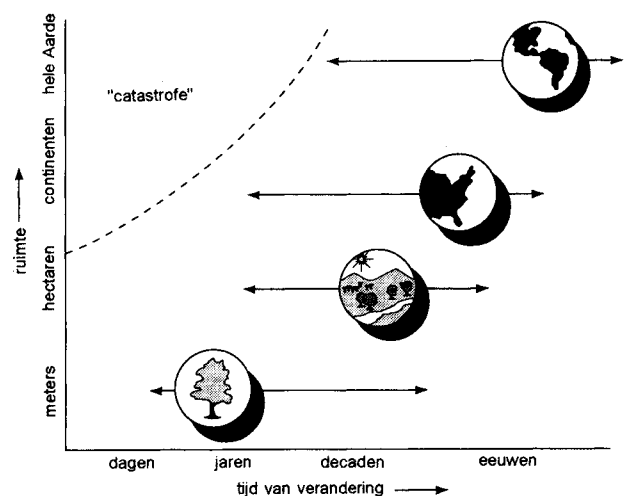
goed idee van de ontzagwekkende omvang van de processen die in beweging worden gebracht. De Afrikaanse plaat bewoog in die tijd noordwaarts, naar de Europese plaat toe, en sneed daardoor de verbinding tussen de Indische Oceaan en Middellandse Zee af. De circum-equatoriale stroom werd onderbroken en daarmee veranderde de gehele oceanische transportband. Het onverwachte gevolg was dat het klimaat ingrijpend en snel veranderde. Warmte werd nu ook richting polen getransporteerd en zorgde daar voor verdamping en neerslag. Inmiddels was ook het Antarticische continent geheel losgekomen van Zuid-Amerika en kwam daardoor geïsoleerd te liggen. De neerslag die op de zuidpool neerkwam bleef bewaard in de vorm van sneeuw en 15 miljoen jaar geleden ontstond daaruit de eerste grote ijskap. Verdere afkoeling leidde tot wereldwijd droger worden, doordat de watercyclus langzamer ging draaien ten gevolge van een geringere verdamping. Daardoor ontstond zo'n 15 tot 12 miljoen jaar geleden, in de toch al droge gordels op 30° NB en ZB, een verdere verdroging en daaruit vloeide het ontstaan van de eerste uitgestrekte savannes en woestijnen voort. Dat, tot slot, leidde uiteindelijk tot het ontstaan van de mens, die zich als savannedier ontwikkelde uit regenwoudprimaten. De nieuw ontstane savannes bleken plekken waarin nieuwe groepen zich succesvol konden ontplooiën.

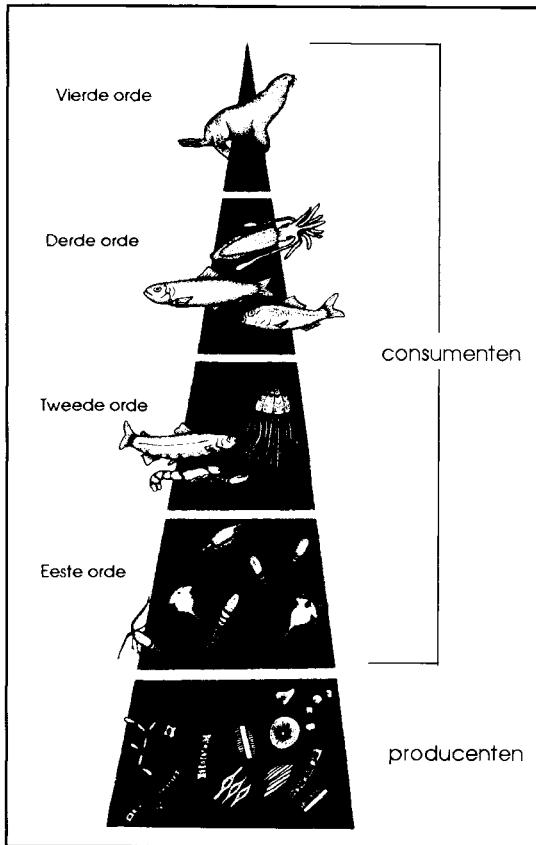
Uit dit voorbeeld is de betekenis van de balans in de aardse systemen te begrijpen: het betekent namelijk dat niet alleen selectie op een individu (of zelfs gehele populatie) plaats vindt. Hele systemen ondervinden bij dergelijke veranderingen ingrijpende gevolgen. Met andere woorden: de basis van selectie is hier anders dan Darwin dacht; hier vindt selectie plaats op gigantische delen van de biosfeer.

Afb. 13: Relatie tussen het tempo van verandering en de omvang van het getroffen gebied.

Het ontstaan van orde

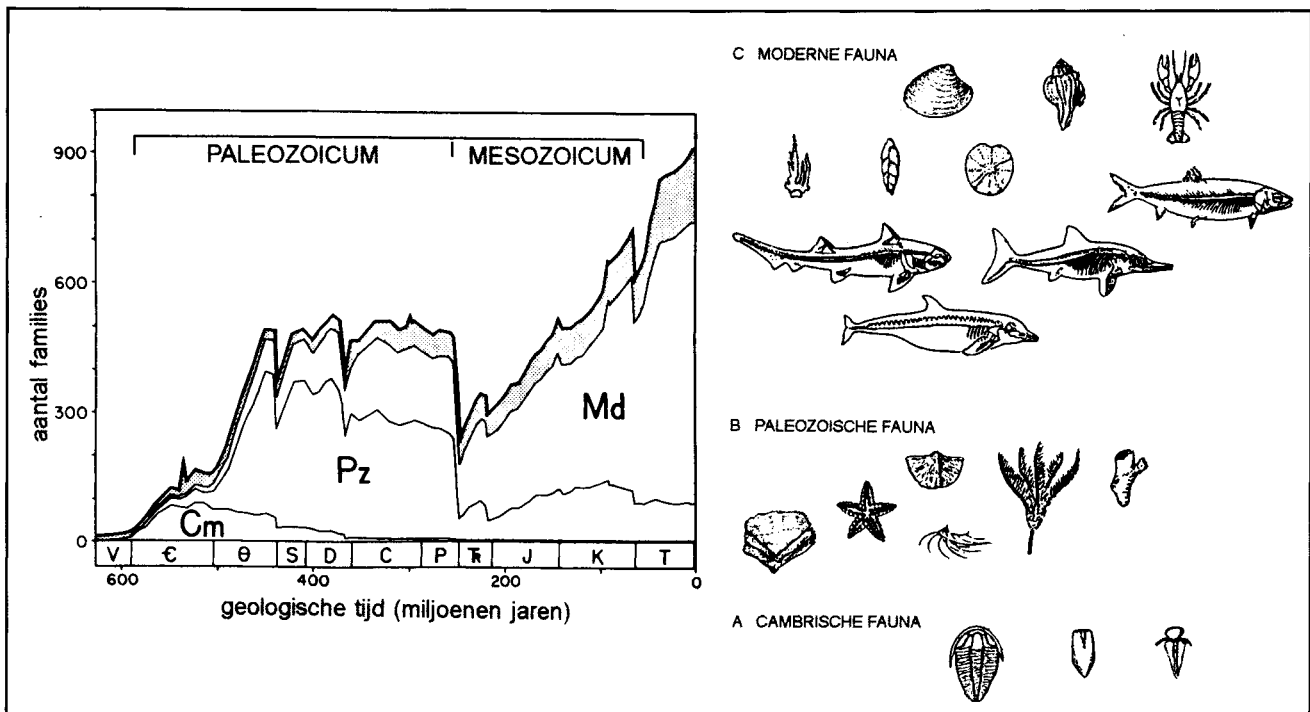
De moderne neo-Darwinistische evolutietheorie verklaart op bevredigende wijze hoe soorten kunnen ontstaan uit andere soorten. Daarnaast is er ook een goed beeld ten aanzien van het proces van soortsplijting (*cladogenese*), waarbij zich uit een voorouderlijke soort een nieuwe soort afsplitst. In die zin is er de afgelopen 200 jaar grote vooruitgang geboekt. Er zijn echter nog een groot aantal van de oorspronkelijke vragen onbeantwoord: bijvoorbeeld, wat is het tempo van evolutie? Darwin dacht een zeer grote hoeveelheid tijd nodig te hebben om via geleidelijke verandering te komen tot het ontstaan van nieuwe soorten. In die zin werd geleidelijkheid een kernbegrip van de evolutionisten. Dat kon ook makkelijk, omdat via nieuwe dateringstechnieken de ouderdom van de aarde almaar opschoof naar steeds hogere waarden. In die zin was er dus tijd genoeg! Tegelijkertijd was geleidelijkheid niet alleen een dogma voor de gang van de evolutie over lange tijd gemeten, maar ook voor de overgang van de ene naar de andere soort. Dat werd later ernstig in twijfel getrokken, vooral op grond van het feit dat in vele gevallen overgangsvormen van de





Afb. 14: Voorbeeld van een voedselpiramide, met primaire producenten aan de basis en helemaal aan de top de vierde laag consumenten. De breedte van een segment van de piramide geeft de betrokken biomassa in kg aan.

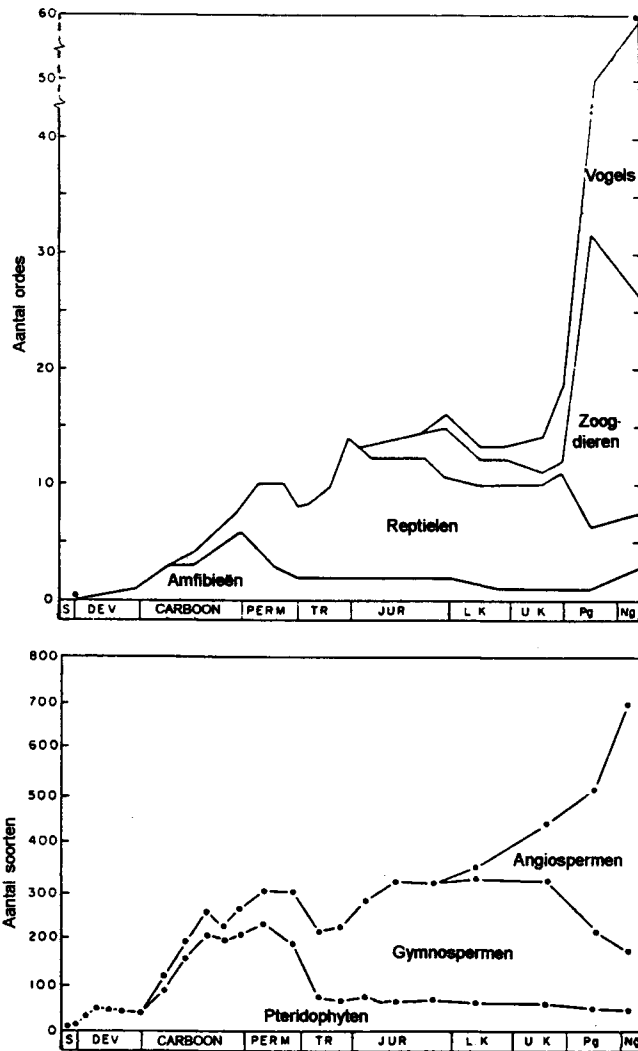
Afb. 15: Oplopende diversiteit gedurende de afgelopen 600 miljoen jaar, verdeeld over drie evolutionaire fauna's. Rechts zijn de voorbeelden van de elementen van de evolutionaire fauna's gegeven, waaruit duidelijk blijkt dat door de loop van de tijd heen de fauna's complexer en diverser zijn geworden, vooral door verovering van nieuwe ecologische ruimte.



ene soort naar de andere niet gevonden werden. Inmiddels weten we dat zowel geleidelijke soortovergang (*gradualisme*) als plotse-linge soortovergang (*punctualisme*) voorkomt. Een andere vraag, die nog steeds niet bevredigend beantwoord is, is de vraag naar de werkelijke motor van de evolutie: is dat natuurlijke selectie of zijn er andere mechanismen? Verder is er de vraag naar de richting van de evolutie: is er inderdaad een onontkoombare trend naar toenemende complexiteit, of is evolutie een willekeurig georiënteerd proces? Ten diepste liggen onder al deze vaak al zeer oude vragen, waarover nog steeds debat is, andere vragen die eerst beantwoord moeten worden: waarom is er orde in de natuur? Beter: is er wel orde?

De algemeen geaccepteerde aanname, die de moderne biologie en paleontologie kenmerkt, is dat er inderdaad orde bestaat. Dat beeld van orde komt sterk aan bod bij de eerder genoemde "rationeel morfologen". In de traditie van Newton en Kant, veronderstelden invloedrijke biologen als Cuvier en Geoffroy St. Hillaire dat de natuur, en ook de in de natuur voorkomende bouwplannen van organismen, gekenmerkt worden door een grote mate van orde. Die orde zou verklaarbaar zijn uit een beperkt aantal simpele wetmatigheden. Indien die wetten gevonden zouden worden, dan zou de ontwikkeling van het leven teruggebracht zijn tot verklaarbare proporties. Dat wereldbeeld, sterk deterministisch en mechanistisch van aard, overheerst tot de dag van vandaag. Intuïtief nemen velen aan dat orde vanzelfsprekend is. Kenmerkend is dat de classificatie van Linnaeus, op zichzelf een poging om de natuur te forceren in eenvoudige en herkenbare eenheden, stand gehouden heeft. Nog steeds is er de (vergeefse?) hoop dat indien we de principes van de orde kunnen ontdekken, we het reilen en zeilen van de natuur op eenvoudige wijze kunnen verklaren. Vandaar de vraag: is er inderdaad orde, en zo ja, waarom?

Orde veronderstelt een ordenende kracht, zoals een kam een geweldig groot aantal haren ordent met een eenvoudige beweging. De moderne oecologie heeft een aantal van de antwoorden gebracht ten aanzien van de ordenende mechanismen in de natuur. Uit het voorgaande is al duidelijk geworden dat de basis van het leven sterk is ingebed in de kringloop van verwerking en erosie. De enige mogelijkheid om voedingsstoffen (nutriënten) vrij te maken, is via verwerking en erosie, terwijl verwerking en erosie op hun beurt sterk gesteund worden door vegetatie. Vrijwel al het leven op aarde is daarvan afhankelijk en dat betekent dat voedsel een kandidaat is om te kunnen dienen als kam, waarmee de haren van



Afb. 16: Toenemende diversiteit van landdieren (boven) en landplanten (onder).

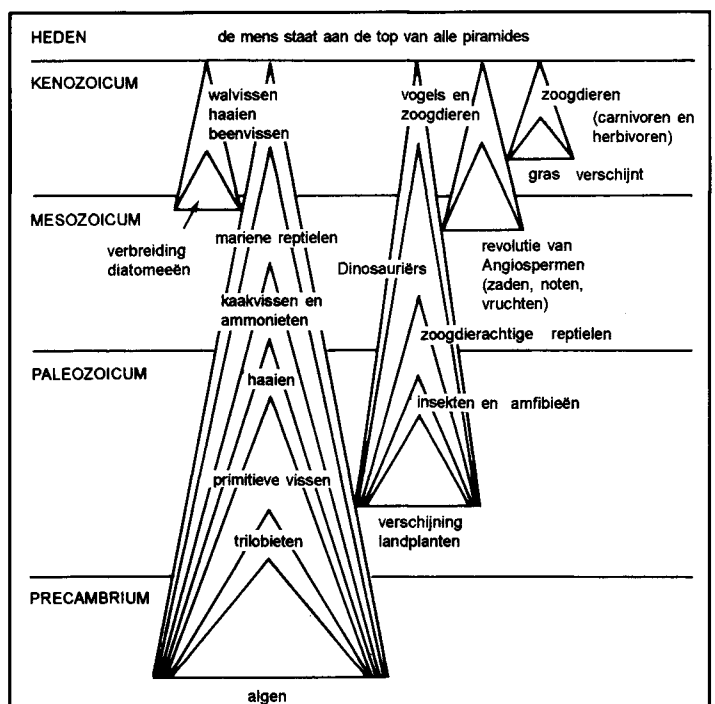
het leven geordend kunnen worden. En dat blijkt ook zo te zijn: de primaire ordening van al het leven verloopt via het verkrijgen van voedsel en vindt zijn beslag in zogenaamde voedselwebben. Basale levensvormen, primaire producenten, combineren energie van de zon met nutriënten, en geven de cyclus van het leven daarmee een start. Via een betrekkelijke strakke organisatie wordt daarna de primaire producent gebruikt om de secundaire producent, de planteneter, in stand te houden. Op die manier ontstaan gelaagde systemen, waarbij de beschikbare energie van basis naar top vloeit en uiteindelijk terecht komt bij topconsumenten, predatoren (= jagers) die aan de top van de voedselpiramide staan (afb. 14).

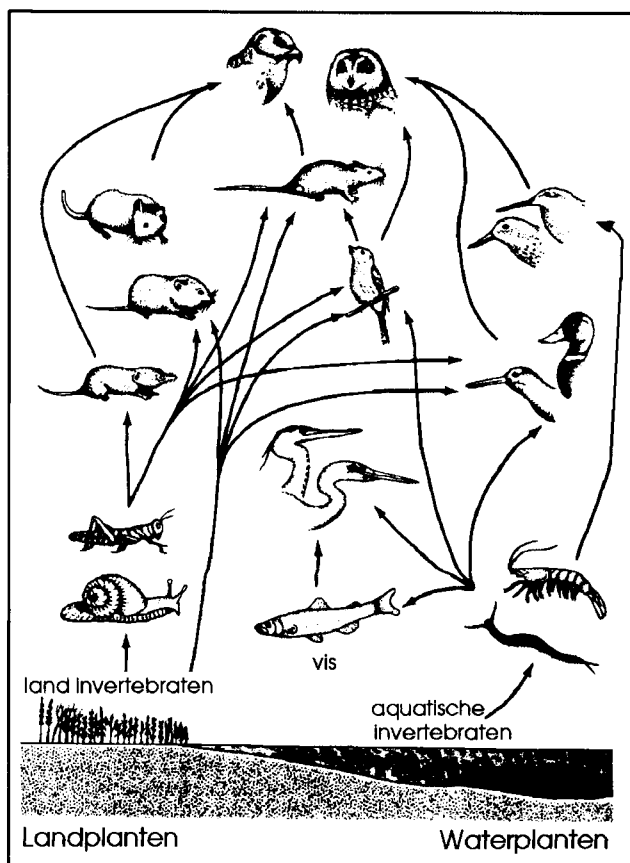
Er is belangrijke evidentie dat het leven er inderdaad 600 miljoen jaar (en veel langer als gerekend wordt vanaf het ontstaan van leven) over heeft gedaan om tot de ecologische complexiteit van vandaag te komen. Dat is gegaan in een drietal zeer grote stappen, ieder op zijn beurt gekenmerkt door kleinere stappen (afb. 15). De eerste stap (de zogenaamde *Cambrische evolutionaire fauna*) werd geheel gekenmerkt door marien leven: landleven was van nauwelijks enige betekenis. De voedselketens waren vermoedelijk heel simpel en kort: tegelijkertijd was de koppeling tussen de

Afb. 17: Toenemende grootte van de voedselpiramides door stelselmatige toevoeging van toppredatoren door de tijd heen. Ook worden steeds nieuwe voedselpiramides gebouwd, onder andere die gebaseerd op Angiospermen.

organismen strak: een jager kon voor zijn dieet niet kiezen uit de geweldige variëteit van prooi-organismen die we nu kennen. Alles was simpel en doeltreffend. De voedselketens uit die tijd werden gekenmerkt door aan de basis algen, gevolgd door grazers op die algen (bijvoorbeeld de belangrijke groep van de trilobieten). Daarnaast namen trilobieten ook de rol van jagers op zich op andere vastzittende organismen. Via een geweldige revolutie werd die eerste poging van ecosysteem-opbouw zo'n 450 miljoen jaar geleden opgevolgd door een tweede "evolutionaire fauna" (de Paleozoïsche), waarin de voedselketens al langer en complexer werden. Grote rifcomplexen, bijvoorbeeld, zijn tekenen van een toenemende mate van ordening waardoor de basale grondstoffen, die de keten van vertering en erosie produceerde, beter geëxploiteerd konden worden. Deze stap, de *Paleozoïsche evolutionaire fauna*, kenmerkt een omslag in de ordening. Het landleven gaat zich vanaf zo'n 400 miljoen jaar geleden (in het Devoon) ontwikkelen (zie afb. 16) en draagt bij tot een versnelling in het beschikbaar maken van voedingsstoffen: vertering neemt toe via landplanten, en daarmee neemt in wezen de snelheid waarmee gesteente wordt omgezet in nutriënten ook toe. Een derde stap, misschien verder onder te verdelen in een aantal andere (de *Moderne evolutionaire fauna*; ongeveer vanaf 250 miljoen jaar geleden), wordt gekenmerkt door het feit dat het leven nu geheel aangestuurd wordt door landplanten. Zowel op land als in de oceaan kunnen nu lange voedselketens tot stand komen, gestuurd en gedragen door het feit dat landplanten grote hoeveelheden fosfaat en andere belangrijke nutriënten uit gesteente vrijmaken. Mariene en continentale toppredatoren, zoals grote mariene reptielen (zie afb. 15 en 16), ontstaan nu aan de top van die lange voedselketens. Zo'n 65 miljoen jaar geleden wordt daar een beslissende vervolgstap in gezet, door de explosieve uitbreiding van de Angiospermen (zie afb. 16 en 17), zaad- en vruchtproducerende planten, die op ongekend effectieve wijze biomassa vormen waarop het overige leven verder leunt. Dat is tevens de basis voor de explosieve uitbreiding van zoogdieren. In totaal is het leven nu ook beduidend efficiënter geworden: er zijn veel aanwijzingen dat door een steeds betere ordening, en steeds langere voedselketens, de hoeveelheid leven op aarde (gemeten in grammen koolstof per m²) gestaag is toegenomen en dat het leven steeds meer "massa" veroverd door effectieve omzetting van de aardkorst in nutriënten.

Het is onmiskenbaar dat voedselketens, en daarmee ecosystemen, de bouwstenen vormen van de orde die we intuïtief aannemelijk achten. Is daarmee schijnbaar een belangrijke vraag beantwoord





Afb. 18: Voorbeeld van een modern voedselweb, waaruit blijkt dat er vele "loops" in een dergelijk web zitten, maar slechts een gering aantal toppredatoren.

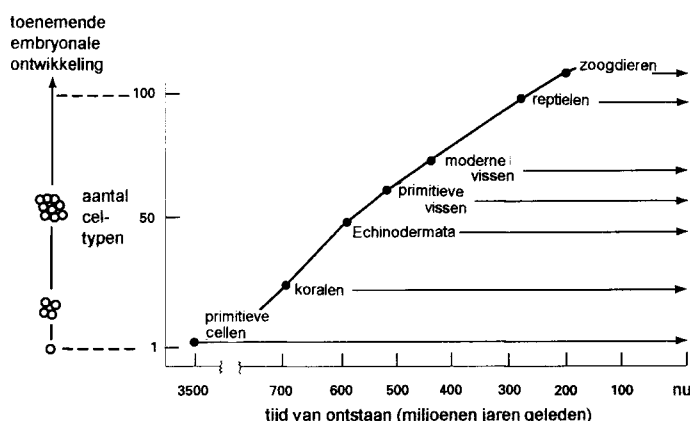
(waarom is er orde?), het legt tevens de bijl aan de wortel van het neo-Darwinisme: indien ordening werkelijk op deze wijze ontstaat, dan is natuurlijke selectie slechts een onderdeel van de evolutionaire motor. Het betekent automatisch dat selectie dieper insnijdt dan het niveau van het individu, en dat via de voedselketen hele populaties, of zelfs hele lagen van het ecosysteem, bestuurd worden. En dat is een wezenlijk ander proces dan Darwin voor ogen stond. De mate waarin dit het geval is, is echter niet duidelijk. Ecologen onderkennen overigens dat de mate van ordening zoals boven beschreven, niet uiterst rigide kan zijn. Door variatie in allerlei factoren is de volgorde waarin ecosystemen door opeenvolgende soorten gebouwd worden afhankelijk van een zekere mate van toeval: sommige soorten nemen een sleutelpositie in en bepalen hoe (en of) andere soorten het systeem kunnen betreden. Anderzijds, de afwezigheid van die sleutelsoorten leidt tot een mogelijk andere rangschikking. Dat betekent dat, hoewel de meeste soorten zeer gerichte relaties met andere soorten kennen, er voldoende flexibiliteit overblijft voor andere rangschikkingen. Daardoor is er een bijna eindeloos aantal combinaties, als variatie op het basisbouwplan, mogelijk voor het bouwen van voedselwebben.

Het voorgaande leidt echter ook tot een andere conclusie. Op de vraag: is er een trend naar toenemende complexiteit? kan voorzichtig bevestigend geantwoord worden. Tegelijkertijd lijkt er iets anders aan de hand: hoewel complexer, lijkt het leven zich ook "losser" georganiseerd te hebben. Veranderingen in de Cambrische evolutionaire fauna, bijvoorbeeld uitsterven van een bepaalde sleutelsoort, zou vermoedelijk direct tot grote gevolgen hebben geleid. De ecologische relaties waren simpel en strak. In het moderne systeem zijn een groot aantal opties voor flexibiliteit ingebouwd. Voedselketens bevatten vaak een groot aantal "lussen" (loops, afb. 18), zodat bij uitputting van de ene bron, een soort op een andere voedselbron kan overgaan. Daarnaast zijn veel systemen sterk gecompartmenteerd, d.w.z. dat hogere predatoren vaak een specifieke

Afb. 19: Toename van het aantal celtypen per organisme tegen de tijd.

prooi hebben uit het brede middendeel van de piramide. Sterft de prooi uit, dan raakt dit niet de hele piramide, maar vaak slechts die ene predatorsoort. Er lijkt dus sprake van toenemende ecologische complexiteit door de geologische geschiedenis heen. Dit is mogelijk door aan te nemen, dat er in toenemende mate voedingsstoffen beschikbaar zijn gekomen. Zoals eerder gezegd, daar is evidentie voor, vooral gekoppeld aan het ontstaan en efficiënter worden van landplanten. Maar op zich lijkt dat geen voldoende verklaring. Het is makkelijk voorstelbaar dat de toegenomen hoeveelheid voedingsstoffen gebruikt wordt door een constant aantal soorten, gerangschikt in een constante configuratie. Het is belangrijk in te zien, dat natuurlijke selectie hier op zijn sterkst opereert als "middelpuntvliedende" kracht. Er kunnen in een bepaald milieuspectrum meer soorten een plaats vinden door voor iedere soort kleinere niches, beschikbare plekken in het spectrum, te definiëren. Deze "ineendrukking" komt ook werkelijk voor, maar daar is ergens een einde aan. Natuurlijke selectie zal dus onvermijdelijk leiden tot de neiging om eerder onbereikbare voedingsstoffen te exploiteren. Daaruit ontstaan twee belangrijke trends tot complexiteit: de trend om via evolutie groter te worden en de neiging organisch complexer te worden. Via het mechanisme van natuurlijke selectie zal de trend tot het ontstaan van steeds grotere organismen, onder behoud van kleinere vormen die al een plaats hebben in het systeem, leiden tot soorten die via hun grotere formaat beter gebruik kunnen maken van de beschikbare voedingsstoffen. Bij planten heeft dit vaak te maken met competitie voor licht, bij dieren speelt de steeds grotere prooigrootte die het organisme aan kan, een rol. Anderzijds is voor dieren grootte een effectieve bescherming tegen zelf bejaagd worden. Er is inderdaad een onmiskenbare trend naar uitbreiding van de voorkomende variatie in grootte: in 2,5 miljard leven is er een constant voorkomen van kleine organismen, maar ook een toevoeging van (een veel geringer aantal) steeds groter wordende organismen. Deze trend is echter mechanisch gelimiteerd: bomen groter dan 100 meter kunnen vermoedelijk niet leven omdat de zwaartekracht dan omhoogpompen van voedingsstoffen belet. Naast het groter worden, leidt de middelpuntvliedende kracht van de natuurlijke selectie tot een tweede onmiskenbare trend: de neiging organisch complexer te worden. Een steeds betere organisatie is nodig om nieuwe delen van het beschikbare voedselspectrum te exploiteren, wat leidt tot kostbare investering in nieuwe organen, bijvoorbeeld om de voortbeweging en voedselvergaring te coördineren. Vandaar dat de trend tot het voorkomen van steeds meer celtypen in organismen die aan de top van de voedselpiramide staan, begrijpelijk is (afb. 19).

In een aantal opzichten is de vraag van toenemende complexiteit tijdens de evolutie dus bevestigend te beantwoorden. Opzettelijk is gesproken van een middelpuntvliedende kracht van selectie, want met de trends tot toenemende complexiteit is niet gezegd dat deze trends een pertinente, van te voren geprogrammeerde, richting hebben. Wel is duidelijk dat de motor van evolutie, ten minste



ten dele, gezocht moet worden in selectie op verovering van nieuwe ecologische ruimte, waaruit onontkoombaar een geleidelijke toevoeging in aantallen soorten en complexiteit van die soorten, alswel van ecologische structuur van het systeem, volgt.

Het ontstaan van chaos: massa-extincties

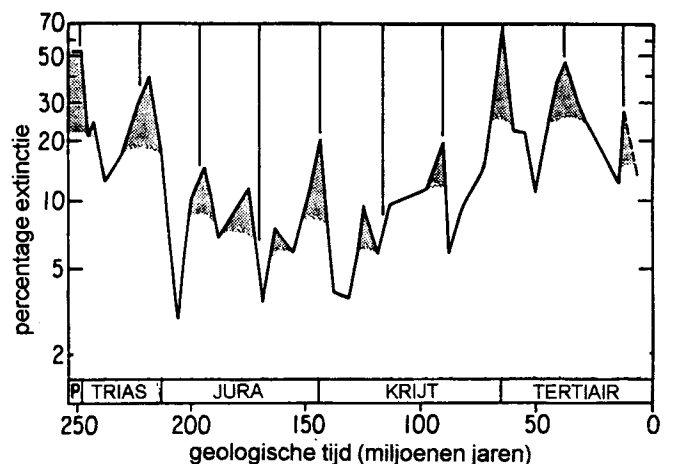
Het is duidelijk dat er een belangrijke ordening van het leven plaats vindt door het simpele feit dat het leven uiteindelijk afhankelijk is van één grote, basale geologische kringloop. In veel gevallen gedragen soorten zich echter niet op de simpele wijze zoals hierboven geschetst. Als dat zo zou zijn, dan zou er sprake zijn van voortdurend voorkomen van bepaalde soorten en continue toevoeging van complexiteit. En dat is duidelijk niet zo. Het overgrote deel van de soorten dat ooit geleefd heeft kent een vrij beperkte periode van voorkomen: in de orde van 10 miljoen jaar. De gemiddelde zoogdiersoort bestaat bijvoorbeeld ongeveer 3 miljoen jaar. Dat heeft een groot aantal redenen. De middelpuntvliedende kracht van selectie maakt dat door de ontwikkeling van nieuwe soorten, de eerder voorkomende soorten in een belangrijk nadeel gebracht worden. Een voorbeeld zijn de trilobieten, die na miljoenen jaren absolute heerschappij geconfronteerd werden met veel beweeglijker en effectiever opererende groepen zoals inktvissen, die sterk op trilobieten jaagden. Later kwamen daar vissen bij, die zowel de trilobieten als de inktvissen gingen bejagen. Een soort zal zich aanpassen om de nadelige positie te neutraliseren: op die manier ontstaat er een "wapenwedloop" die veel gelijkenis vertoont met de wapenwedloop die onze moderne maatschappij kenmerkt. In deze balans speelt toeval een grote rol: welke soort overleeft en welke soort uitsterft, is niet voorspelbaar. Naast deze balans tussen organismen onderling, heeft iedere soort te maken met een andere vorm van evenwicht: de manier waarop hij overleeft in een omringend milieu waarin grote variatie, bijvoorbeeld van ijstijd naar interglaciaal, regelmatig voorkomt. Ook deze balans kan voor een soort nadelig uitpakken, hetgeen dan leidt tot uitsterven. Ook andere, populatiedynamische voorwaarden kunnen leiden tot zogenaamd *random* uitsterven. Het hele complex van factoren leidt tot de waarneming dat uitsterven zeer gewoon, en zelfs onontkoombaar is. De geologische geschiedenis wordt gekenmerkt door dergelijke "achtergrond"-extincties, gemiddeld één soort per 4 jaar. Dat laatste is vermoedelijk een zeer grove onderschatting maar, gebaseerd op fossiele evidentie, het beste getal dat we hebben.

Naast die "natuurlijke" achtergrond-extincties treedt een ander fenomeen de afgelopen jaren echter steeds duidelijker op de voorgrond, vooral door het werk van de Amerikanen Raup en Sepkoski. Er zijn momenten in de aardse geschiedenis geweest, dat significant meer dan het normale aantal achtergrond-extincties optrad. Op gezette tijden werd er diep ingesneden in de voorkomende diversiteit en stierven in een relatief korte periode een zeer groot aantal soorten en families uit. Deze *massa-extincties* worden gekenmerkt door een aantal fenomenen. In de eerste plaats is het aantal extincties significant hoger dan het achtergrond-gemiddelde, maar ook worden een groot aantal schijnbaar ongerelateerde groepen getroffen. Beroemde voorbeelden zijn de Perm-Triasgrens (250 miljoen jaar geleden) en de Krijt-Tertiairgrens (65 miljoen jaar geleden). De massa-extincties zijn in vrijwel alle gevallen toe te schrijven aan storingen in de drie basale kringlopen die eerder zijn genoemd: de kringloop van vertering en erosie, de kringloop van de beweging in de oceaan en de atmosferische circulatie. In alle gevallen is er sprake van een heftige, en voor de omvang van de verandering zeer snel verloopende storing, waarop het leven schijnbaar niet ingericht was. Dat wil zeggen dat hoewel het leven zich selecteert op grond van regelmatige variatie, op die momenten de variatie uitzonderlijk groot was. Over de precieze achterliggende mechanismen van de extincties is heftig debat gaande. Enerzijds is er een groep mensen die denkt in

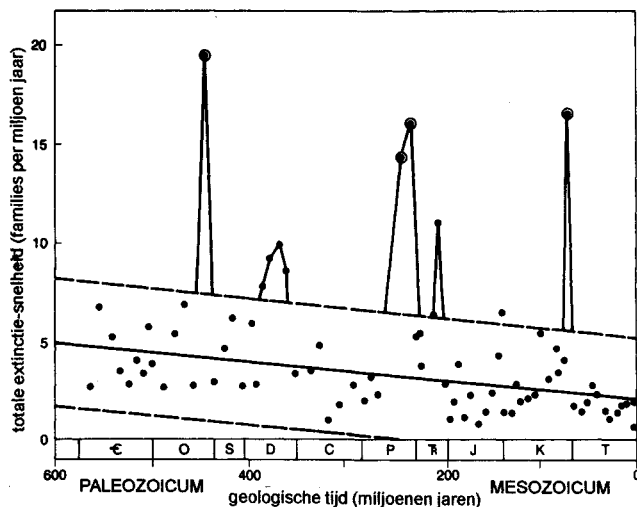
termen van catastrofes, bijvoorbeeld via de inslag van een meteoriet die leidde tot een enorme stofwolk. De daarop volgende periode van duisternis en temperatuurverandering zou hebben geleid tot veranderingen in de oceanische circulatie en ineenstorting van de voedselpiramide. Extincties in de basale delen van het ecosysteem zouden hebben geleid tot een groot aantal secundaire extincties, omdat de organismen, afhankelijk van de primaire producenten, mee ten onder gaan. Andere onderzoekers zien oorzaken in ongebruikelijk heftige vulkanische activiteit, die inderdaad bewezen voorkwam tijdens sommige massa-extincties, waardoor een ongekend grote hoeveelheid gas en stof de atmosfeer inkwam. Daardoor werd de temperatuurbalans op aarde zeer snel verstoord en dit leidde onvermijdelijk tot aantasting van de twee transportbanden die eerder beschreven zijn, waardoor de totale aardse huishouding mede verstoord raakte. Bijvoorbeeld, plotselinge opwarming van de polen zou leiden tot plotseling bijna volledig stoppen van de oceanische transportband, hetgeen op zijn beurt leidt tot heftige versterking van de temperatuur- en voedselbalans op aarde. Ook gebergtevorming kan een rol spelen: heftige perioden van gebergtevorming worden gevolgd door versnelde inbreng van verweringsprodukten, en dus veel meer voedsel dan waar het leven normaal op berekend is.

Hoewel er nog een groot aantal vragen zijn, is wel duidelijk dat alle grote massa-extincties samenvallen met veranderingen in de positie van continenten. Daarmee is de convectie in het binnenste van de aarde, waardoor de continenten gaan verschuiven, de belangrijkste kandidaat om als diepste oorzaak van veel massa-extincties gezien te worden. In alle gevallen levert die continentverschuiving storingen op in de basale kringlopen. Soms heel direct, waardoor de kringloop van vertering en erosie sterk versneld wordt. Bijvoorbeeld 65 miljoen jaar geleden (het begin van het Tertiair) begon een fase van gebergtevorming, die leidde tot een sterk verhoogde mate van erosie en dus tot meer nutriënten. De Tertiaire flora's en fauna's zijn dan ook typerend berekend op het voorkomen van veel voedingsstoffen. Een grote sprong in die gebergtevorming vond tussen de 40 en 37 miljoen jaar geleden plaats. Samen met een wijziging in het wereldklimaat levert dat de grondslag voor de Eoceen-Oligoceen extinctie.

Een ander voorbeeld is de Perm-Trias extinctie (250 miljoen jaar geleden). Hoewel daar nog reeksen vragen zijn, is het opvallend dat die grootste extinctie aller tijden samenvalt met het enige moment in de geschiedenis dat alle continenten gegroepeerd liggen in een supercontinent ("Pangea" genaamd; zie afb. 8). Nog een voorbeeld: 58 miljoen jaar geleden stierf een groot gedeelte van de diepzeefauna in de oceanen uit. Deze Paleoceen-Eoceengrens extinctie, die ook delen van het land trof, is vermoedelijk toe te schrijven aan de toen zeer snel verloopende opening van de Atlantische Oceaan tussen Noord-Amerika en Europa. Dat leidde tot een omvangrijke hoeveelheid vulkanisme, waarvan de gasuitstoot een plotselinge en scherpe klimaatwijziging tot gevolg had. De daarop volgende opwarming van de polen leidde tot een kortstondige stopzetting van de oceanische circulatie.



Afb. 20: Percentage uitstervende taxa (families) tijdens de afgelopen 250 miljoen jaar. Gemiddeld eens per 26 miljoen jaar is er een stijging in het tempo van uitsterven.



Afb. 21: Tempo van uitsterven over de afgelopen 600 miljoen jaar (tempo is geplot als aantal uitgestorven families per 1 miljoen jaar). Het tempo van uitsterven blijkt statistisch significant af te nemen, ondanks een aantal grote uitschieters.

Hoe het ook zij, het gevolg van de extinctions is dat bepaalde, gevestigde groepen uitsterven. Op de Perm-Trias grens stierven de toen heersende amfibieën uit. Deze groep was dominant, zelfs over de toen al ruim aanwezige reptielen, die echter geen kans hadden gekregen zich te ontplooiën. Maar na de extincie van amfibieën bleken de reptielen zo goed "bewapend" (er wordt wel gesproken van pre-adaptatie) dat ze binnen korte tijd op hun beurt de absolute heerschappij veroverden. De al vanaf het Trias aanwezige zoogdieren moesten tot de Krijt-Tertiair-grens extincie wachten, tot de geschiedenis zich herhaalde: na het uitsterven van de reptielen kregen zij, schijnbaar volkomen onverwacht, hun kans.

Er is meer aan de hand. Kenmerk van deze massa-extincties is, dat er een geheimzinnige regelmaat in lijkt te zitten: iedere 26 miljoen jaar (althans statistisch) lijkt er een plotselinge toename in uitsterven voor te komen (zie afb. 20). Dat is vooralsnog een geheel onverklaard fenomeen. Belangrijk is echter in te zien, dat op deze momenten niet langer sprake lijkt te zijn van normale natuurlijke selectie op individu-niveau, zoals verondersteld in het neo-Darwinisme. Grote groepen gaan massaal en in samenhang extinct, zeker ten dele ook omdat hele ecosystemen ineentruimen. Andere groepen die uitsterven lijken dat totaal onafhankelijk te doen. Tijdens zulke massa-extincties is absoluut geen sprake van voorspelbare selectie, maar meer van onvoorspelbare kans welke groep uitsterft, en vooral welke groep overblijft. Dat is belangrijk, want de overblijvende groepen kunnen in de tijd volgend op de "slachting" gebruik maken van de enorme hoeveelheid ecologische ruimte die is vrijgekomen, en op hun beurt weer geheel nieuwe en overwachte richtingen exploreren. Ordening verloopt weer, in die periode van opbouw, via het structureren van ecologische netwerken.

Het meest intrigerende is echter het volgende. Hoewel het optreden van massa-extincties niet willekeurig lijkt (het effect is echter kennelijk wél willekeurig) is er reden om aan te nemen dat dit proces in heftigheid afneemt (afb. 21). De eerste extinctions, bijvoorbeeld in het Cambrium en Ordovicium, waren van een ongekende heftigheid. Hoewel met grote pieken (die overigens ook in omvang lijken af te nemen) neemt over de afgelopen 600 miljoen jaar de intensiteit van extincie statistisch af. Kennelijk vindt er door de tijd heen aanpassing van het systeem als totaal plaats, vooral ten opzichte van de onverwacht grote storingen; er is namelijk geen enkele reden om aan te nemen dat de mate van storing zelf afgenomen zou zijn. De variatie in klimaat, de variatie in vulkanisme en andere factoren lijken gemiddeld niet ingrijpend gewijzigd te zijn.

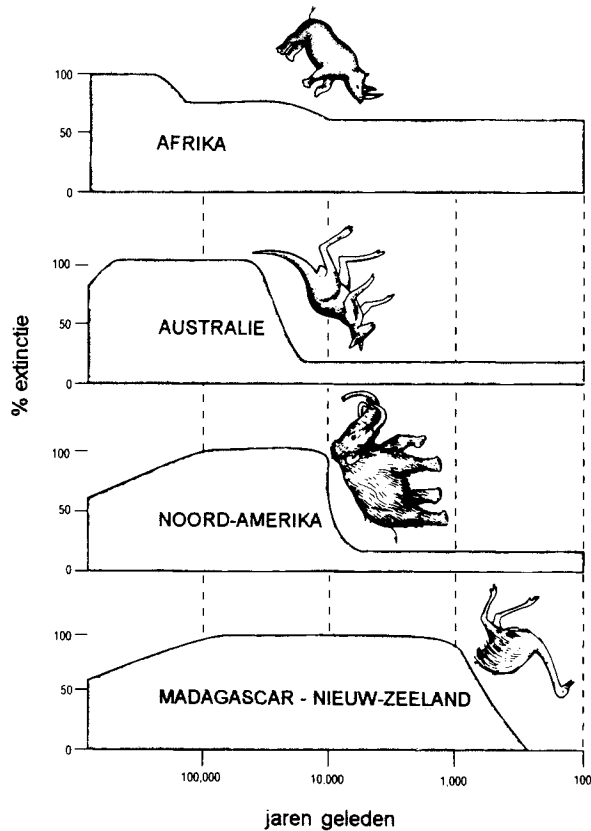
Kauffman (1993) suggereert, op basis van theoretische overwegingen en simulatie-experimenten, dat ecosystemen evolueren op de rand van chaos. Dat lijkt begrijpelijk als bedacht wordt, dat delen van het systeem dynamisch moeten zijn wil evolutie mogelijk worden. Maar in een geheel dynamisch systeem zouden de

delen geheel vrijbewegend en ongerelateerd zijn. Het systeem vertoont dan "chaotisch" gedrag. Dat wordt echter duidelijk tegen-gewerkt door het principe van ordening, namelijk door het bouwen van verbanden in voedselpiramiden. Die rigiditeit kan echter niet te ver gaan. Een geheel rigide systeem is extreem kwetsbaar omdat bijvoorbeeld ten tijde van massa-extincties het hele systeem getroffen wordt. Door de tijd heen lijkt de keuze tussen deze twee opties door de evolutie opgelost te worden. Het systeem was in de vroege fase van zijn evolutie, zoals eerder gezegd, vermoedelijk zeer rigide. Ecologische netwerken en interacties waren simpel, voedselketens kort en voedselgradiënten beperkt. Dat levert, ook in ecosysteem-simulatie-experimenten, een heftige gevoeligheid voor extincie op. Indien het systeem zich op de overgang bevindt van rigiditeit naar chaos, vermindert het aantal extinctions snel en wordt het systeem "weerbaarder" tegen variaties die het systeem dooréenschudden. Dat lijkt inderdaad gebeurd te zijn. Computer-experimenten lijken te wijzen op een gedeeltelijk "bevroren", sterk geordende, toestand van het systeem tijdens evolutie, terwijl een ander deel dynamisch is. Afwisselend zijn delen zo in beweging en bevroren. Zo is evolutie mogelijk, het systeem flexibel maar toch voldoende gefixeerd. In de praktijk wordt dat gerealiseerd door bijvoorbeeld meervoudige voedselbronnen, verschuiving van co-evolutionaire relaties en *loops* in ecosystemen. Dit zou er, merkwaardig genoeg, op wijzen dat de progressie van de orde die we eerder leken waar te nemen, gepaard gaat met een steeds grotere mate van de component chaos (d.w.z. dynamisch gedrag). Steeds meer beweegt het systeem zich naar de optimale rand tussen chaos en orde: van chaos profiteert het systeem door toegenomen weerbaarheid en dynamiek, van orde door het optimale gebruik van de beschikbare hoeveelheid voedingsstoffen.

Toeval en minimaliteit

Gould heeft er telkenmale op gewezen dat toeval een grote en, tot nu toe, onderschatte rol speelt in de evolutie van het leven op aarde. Toeval speelt een duidelijke rol in de ontwikkeling van populaties: bij kleine omvang kunnen daardoor zeer onvoorspelbare routes in de ontwikkeling genomen worden. Kans speelt ook een grote rol in de mate van optredende genetische variatie via de kans van optredende mutaties. Dat is nog redelijk te verzoenen met het model van natuurlijke selectie. Maar het toeval, dat een rol speelt bij massa-extincties, is van een geheel andere orde. Dat lijkt natuurlijke selectie af te snijden als belangrijkste motor van de evolutie. Immers, de grootste sprongen, de belangrijkste wendingen lijken op te treden op de momenten van massa-extinctie. Het lijkt absoluut onvoorspelbaar wie als overblijver van een massa-extincie van de vrijgevallen ruimte kan profiteren. Terugkijkend zit er een zekere logica in de gang van het leven, maar vooruitkijkend is voorspelbaarheid van de toekomstige gang van de evolutie onmogelijk. Dat maakt evolutie een keten van historisch geschakelde toevalligheden, een model dat zich niet goed verhoudt tot het Newtoniaanse denken in mechanische wetten. De omvang van het effect van massa-extincties, vergeleken met de omvang van het effect van de constant werkzame natuurlijke selectie, is echter zo groot dat die conclusie onvermijdelijk is.

De vraag: is er richting in de evolutie? is hiermee beantwoord. Nee, er is geen richting, er is alleen sprake van steeds hernieuwde toevoeging van complexiteit. Dat lijkt een richting aan te duiden, maar dat is schijn. Gould definieert de "muur van simpelheid", het simpele bouwplan dat bestaat sinds het begin van het leven. Hij toont aan dat het leven in overgrote mate tegen die *wall of simplicity* is aan blijven leunen. De enige winst sinds het ontstaan van het leven is een, in aantal zeer ondergeschikte, toevoeging van complexe organismen. Sterk opvallend zijn de steeds grotere organismen die voorkomen, maar dat lijkt het gevolg van het aan alle kanten uitdijende leven in een zucht tot optimaal exploiteren



Afb. 22: Het toenemen in uitsterven van grote zoogdieren en loopvogels valt op de verschillende continenten nauwkeurig samen met de volking van die continenten door de mens. Dit geldt voor zowel Noord-Amerika, als Madagascar en Nieuw-Zeeland. Ook voor Australië lijkt dit op te gaan, terwijl de co-evolutie van de mens en zoogdieren in Afrika schijnbaar geleid heeft tot een geringere schade.

van de natuurlijke hulpbronnen. Evolutie wordt daarmee een "contingent" proces, dat wil zeggen een proces dat bepaald wordt door de historische opeenvolging: was de dominantie van de reptielen niet beëindigd, en waren de zoogdieren niet bij toeval het best toegepast voor de na de extinctie heersende omstandigheden, dan was de mens niet ontstaan.

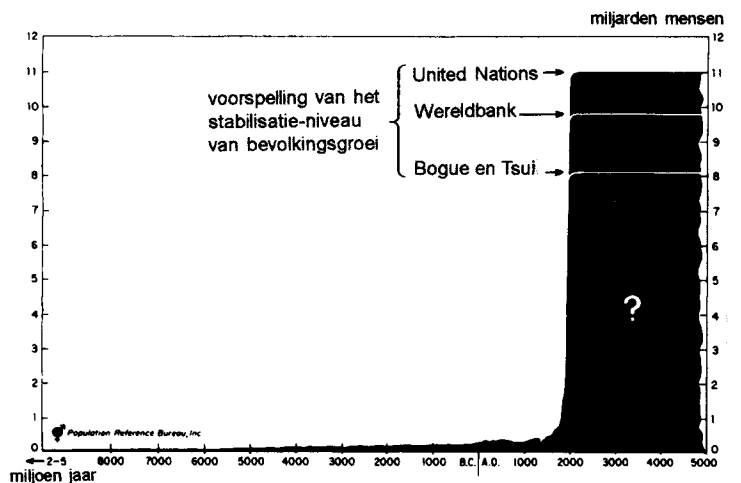
De mens is miljoenen jaren niets anders geweest dan de speelbal van de evolutie. Uit de enorme radiatie van zoogdieren, volgend op de Krijt-Tertiaire extinctie van reptielen, ontstond al heel vroeg de groep van halfapen, waarvan uiteindelijk de mens zou afstammen. Een speling van het lot, namelijk de verschuiving van continenten, leidde uiteindelijk 15 miljoen jaar geleden tot scherpe afkoeling van het klimaat. Eerder is uitgelegd dat dit gevolgen heeft voor de mate van verdamping, dus voor de watercyclus. Afkoeling leidt tot vertraging van de cyclus, minder verdamping en uiteindelijk een drogere aarde. Dat was dan ook het gevolg, waarbij op 30° NB en ZB belangrijke droge zones ontstonden en het regenwoud plaats moest maken voor savanne en woestijn. Als gevolg van de competitiedruk in de regenwouden, of misschien als gevolg van de open-liggende savanne waarin zich nieuw leven kon ontplooiën, ontstonden trends tot twee-benigheid (*bi-pedalisme*). De voorlopers van de mens waren daar bepaald niet het eerste voorbeeld van, maar wel het meest succesrijke. Bij toeval ontstond, alleen op het Afrikaanse continent, de primitieve voorloper van de mens, die zich daarna moeizaam ontwikkelde. Te oordelen naar de beperkte mate van verspreiding en de geringe mate van overlevering van menselijk fossiel materiaal, lijkt het voortbestaan van de soort meerdere malen aan een zijden draadje te hebben gehangen. Een beslissende stap in de evolutie van de aarde is de overgang van de verzamelende mens naar de jagende

Afb. 23: Toename van de wereldbevolking tijdens de afgelopen 10.000 jaar. Er zijn drie verschillende voorspellingen over het stabilisatiepunt van de toename weergegeven.

mens, die later overging tot systematische exploitatie van de aarde. Landbouw en de daarmee gepaard gaande vorming van sociale stelsels leiden onvermijdelijk tot overexploitatie van de natuurlijke hulpbronnen door één soort: de mens. Al vroeg in de geschiedenis heeft dit geleid tot een enorme mate van stijging van extincties: zowel in Europa, als in Amerika en Australië, is er evidentie van een sterke stijging van het uitsterven van grote zoogdieren waarop de mens jacht maakte (afb. 22).

Maar weer schuilt het belangrijkste gevaar niet in de directe confrontatie tussen soorten, ook al is het massaal, maar in de verstoring van de zeer basale kringlopen: in hoog tempo werden bossen gekapt (ongeveer 80% van de oorspronkelijke wereldbebouwing is nu verdwenen), waardoor verweering, erosie en bodemvorming ingrijpend gewijzigd werden. De opgevalen arealen werden progressief ingenomen door een sterk stijgend aantal van de menselijke soort (zie afb. 23), daarbij herstel van andere soorten (potentieel zeer goed mogelijk in de opgevalen biotopen) onmogelijk makend. Vooral de cyclus van groei en afname van de totale hoeveelheid leven op aarde op basis van natuurlijke vrijmaking van nutriënten is daarmee verstoord. In hoog tempo wordt de cyclus opgevoerd en ontstaat een globale biomassa in grammen koolstof per m² die op natuurlijke wijze nooit in stand gehouden zou kunnen worden. Deze overexploitatie van bodems en vegetatie, in combinatie met de verstoring van een groot spectrum van natuurlijke habitats, leidt tot sterke daling van aantallen soorten per oppervlakte-eenheid. De reductie in vegetatie leidt tot een sterk teruglopen van het terugpompen van water in de atmosfeer via transpiratie. Dat leidt tot toenemende droogte. De mate van onttrekking van grondstoffen en verbruik daarvan, leidt tot sterk verhoogde uitstoot van CO₂. De daarmee gepaard gaande mogelijke klimaatwijziging zou ingrijpende gevolgen kunnen hebben voor het tempo van de oceanische transportband.

Tot slot heeft de mens geleerd om via genetische manipulatie in te grijpen in de basismechanismen van evolutie. Fundamenteel echter is te bedenken, dat dit genetisch manipuleren binnen het beperkte bestek van natuurlijke selectie ligt en we hebben gezien, dat de natuurlijke selectie op geen enkele wijze in gewicht opweegt tegen het andere proces waarlangs evolutie verloopt, namelijk massa-extincties. En juist die laatste overweging baart zorgen: per jaar gaan nu naar schatting 1000 soorten



extinct, het 4000-voudige van het natuurlijk gemiddelde. En de geschiedenis leert, dat de uitkomst van massa-extincties volstrekt onvoorspelbaar is, ook al heeft het systeem zich in de afgelopen 1,5 miljard jaar progressief beter gewapend tegen dergelijke ingrijpende gebeurtenissen.

Literatuur

Er zijn de afgelopen jaren een groot aantal publikaties verschenen, die betrekking hebben op de onderwerpen die aan de orde gekomen zijn. Enkele daarvan zijn toegankelijk voor een breed publiek, bijvoorbeeld de reeks over evolutie zoals die verschenen is via *Natuur en Techniek*. In het onderstaande is meer technische, maar toch nog makkelijk toegankelijke (weliswaar vaak Engelstalige) literatuur opgenomen.

Geschiedenis van de evolutietheorie

* D. Young: "The discovery of evolution". Nat. Mus. Hist. Publ., Cambridge University Press, 1992, 256 pp.
Een uitstekend overzicht van de ontdekking en ontwikkeling van de evolutietheorie, voorzien van goed gedocumenteerde interpretaties van de geschiedenis.

* A. Hallam: "Great geological controversies". Oxford University Press, 1983, 182 pp.
Een goed geschreven overzicht van de grote controversen die zich hebben voorgedaan binnen de aardwetenschappen, met onder andere de Neptunistisch-Plutonistische verschillen van mening en de ontdekking van het concept van "continental drift".

Evolutiemodellen

* J.T. Bonner: "The evolution of complexity". Princeton University Press, 1988, 254 pp.

Een makkelijk te lezen introductie rond het vraagstuk van toenemende complexiteit tijdens de evolutie.

* S.J. Gould: "Wonderlijk leven". Uitg. Contact, 1991, 368 pp.
Een overzicht van de ontdekking van de Cambriëse Burgess shale en de curieuze fauna die daar voorkomt. Het tweede deel van het boek is gewijd aan de rol van contingentie in de evolutie.

* S.J. Gould: "The evolution of life on the earth". Scientific American, 1994, vol. 271, part 4, 63-69.
Een leesbaar overzicht van de problemen rond neo-Darwinistische modellen in het licht van toeval en massa-extincties.

* P. Skelton (ed.): "Evolution - A biological and palaeontological approach". The Open University, 1993, 1064 pp.
Een zeer uitgebreid en goed overzicht van de bestaande ideeën op micro- en macro-evolutionair terrein.

Historische geologie en extincties

* S. Stanley: "Earth and life through time". Freeman and Co., 1989, 690 pp.
Een uiterst leesbaar en uitgebreid overzicht van de ontwikkeling van het leven op aarde met een uitvoerige toelichting op massa-extincties.

* D.M. Raup: "Extinction - Bad genes bad luck?". Norton, 1991, 210 pp.
Een populair geschreven introductie op het probleem van massa-extincties.

Chaos en evolutie

* S.A. Kauffman: "The origins of order - self-organisation and selection in evolution". Oxford University Press, 1993, 709 pp.
Vaak zeer technische verhandeling over het gedrag van dynamische systemen en de rol daarvan tijdens de evolutie.

Aardse systemen

* W.H. Schlesinger; "Biogeochemistry - An analysis of global change". Academic Press, 1991, 434 pp.
Een goed maar niet altijd even makkelijk overzicht van globale processen en evenwichten, sterk vanuit biogeochemisch oogpunt bekeken.

* P. Westbroek: "Life as a geological force - Dynamics of the earth". Norton, 1991, 240 pp. (Ook in vertaling beschikbaar).
Een makkelijk leesbare verhandeling over het evenwicht tussen allerlei processen in en op de aarde.

Moderne extincties

* C. Ponting: "Een groene geschiedenis van de wereld". Amer, 1992, 469 pp.
Een makkelijk leesbaar overzicht van de veranderingen in milieu en biodiversiteit in de afgelopen eeuwen.

* E.O. Wilson: "The diversity of life". Penguin Books, 1992, 406 pp. (Ook in vertaling beschikbaar).
Uitstekend geschreven visie van een bekend bioloog op evolutie, extinctie en de bedreiging van moderne ecosystemen.

Boekbespreking

Fossiliensammeln in Südkandinavien, Geologie und Paläontologie von Dänemark, Südschweden und Norddeutschland, door Palle Gravesen, uitg. Goldschneck Verlag, Korb, BRD, 1993; 17 x 24 cm, 248 pag., 42 kleuren- en 96 zw/w-foto's, vele tekeningen, DM 58,—.

Dit mooie boek met prachtige kleuren- en zwart/witfoto's, vele kaartjes, grafieken en voortreffelijke tekeningen, behandelt de geologische opbouw van Zuid-Scandinavië en tevens de meest voorkomende fossielen vanaf het Cambrium tot het Pliocene en hun vindplaatsen. Natuurlijk konden in een boek van zo'n 250 pagina's uit deze lange tijdspanne alleen de bekendste fossielen en hun voorkomens worden behandeld. De tekst is beknopt, duidelijk en begrijpelijk en getuigt van veel liefde voor het onderwerp. De vindplaatsen zijn met dit boek in de hand plus de gangbare

wegenkaarten van Denemarken en Zweden gemakkelijk te vinden. Voor diegenen onder ons die in het "Noorden" fossielen willen verzamelen, is dit boek dan ook een *must*. Zijn er dan geen minpunten in dit boek? Dat de bekende Zuidnoorse fossielenvoorkomens uit Ordovicium en Siluur ontbreken is, gelet op de titel, een groot gemis. Verder is er bij het schrijven over vindplaatsen één grote moeilijkheid: als het boek af is, is het al verouderd! In deze tijd van snelle veranderingen worden veel groeves, die vanouds goede en bekende vindplaatsen waren, stilgelegd. Zo worden in dit boek heel veel vindplaatsen genoemd die vroeger heel goed waren, maar waar nu absoluut niets meer gevonden wordt. Ik noem hier alleen de kleigroeve GRAM, waar door velen vroeger krabben in concreties zijn gevonden, maar die nu verlaten is en vol water staat.

Garnt Zuidema