OVER HET ONTSTAAN VAN SOORTEN

door

A. Verduin

In een vorige bijdrage (CB no. 185) legde ik sterk de nadruk op de intrinsieke ordening welke in het door de systematicus te bestuderen materiaal aanwezig moet zijn als gevolg van de aan de soortvorming ten grondslag liggende natuurlijke processen. In het onderstaande zal in grote lijnen uiteengezet worden hoe men zich laatstgenoemde processen voorstelt. Daarbij baseer ik mij op het boek "Animal species and evolution" van Ernst Mayr, uitgegeven in 1963, en toegespitst op soorten die zich geslachtelijk voortplanten.

Elk individu is de drager van talloze erfelijke eigenschappen. Vele daarvan deelt hij met zijn soortgenoten, andere onderscheiden hem juist daarvan. Het is waarschijnlijk nauwelijks teveel gezegd dat, althans bij hogere dieren, elk individu uniek is. Mede daardoor is het individu slechts beperkt karakteristiek voor de soort, en wel des te minder naarmate de soort variabeler is. Veel karakteristieker is de populatie, waaraan men ook nog de lokale variatie kan beoordelen.

Maar ook om geheel andere reden is de natuurlijke populatie een belangrijk begrip, en wel omdat de populatie als kleinste eenheid van evolutie moet worden beschouwd. Men stelt zich daarbij voor dat zo'n populatie generatie op generatie onderworpen is aan twee invloeden, mutaties en natuurlijke selectie. We zullen daarom de begrippen mutatie, natuurlijke selectie en populatie, die tesamen zoiets als de magische driehoek van de evolutieleer vormen, elk voor zich wat nader bekijken.

Mutaties. Zoals U weet zijn alle hogere dieren opgebouwd uit minutieus kleine cellen, die zich door deling vermenigvuldigen. Elke cel is de drager van alle erfelijke informatie waarover het individu beschikt. Deze erfelijke informatie is op chemische wijze vastgelegd in het DNA. Dit DNA kan men zich het beste voorstellen als een aantal zeer lange en smalle linten, waarop instructies gedrukt staan in een taal die over slechts vier letters beschikt. "Lint" zowel als "letters" zijn echter moleculen. Bij elke celdeling verzamelt het DNA zich in een aantal pakketjes, de chromosomen, die elk een enorme hoeveelheid erfelijke informatie bevatten en die, behalve in de ei- en zaadcellen, steeds in paren voorkomen. Van elk paar chromosomen bevat het ene chromosoom slechts erfelijke informatie die het individu indertijd van zijn moeder meekreeg, het andere slechts van de vader afkomstige informatie.

Op zijn beurt geeft elk individu, via de ei- of zaadcel, van elk van zijn chromosomenparen slechts weer één chromosoom mee aan een jong, het toeval bepaalt welk van de twee. Omdat het jong ook van zijn andere ouder zo'n reeks enkele chromosomen ontvangt, heeft het uiteindelijk zelf ook weer een paar van elke chromosoom, zodat de cyclus gesloten is. Essentieel bij dit alles is dus dat (1) elke chromosoom van het jong reeds in precies dezelfde vorm bij één individu van elke generatie voorouders aanwezig was, maar dat (2) het toeval de combinatie van de chromosomen bepaalde die het jong meekreeg. Heeft een diersoort bijvoorbeeld 10 paar chromosomen (de mens heeft er 23), en bezitten twee ouders, zoals vaak het geval zal zijn, geen volledig identieke chromosomen, dan zijn bij hun jongen 4^{10}, dat is iets meer dan een miljoen verschillende chromosomencombinaties mogelijk, hetgeen even zovele verschillende individuen zou opleveren. Geen wonder dus dat geen twee individuen gelijk zijn, eeneiige tweelingen daargelaten. Dat de situatie vaak wat gecompliceerder is, bijvoorbeeld door de aanwezigheid van een geslachtschromosoom dat in de cellen van een der twee sexen ongepaard voorkomt, doet hier niet ter zake. Het ging er slechts om het principe van de naar Mendel genoemde basiswetten van de erfelijkheid duidelijk te maken.

Essentieel is nu dat bij de zojuist beschreven procedure tal van onregelmatigheden, zo U wilt "ongelukjes", kunnen optreden waarbij bijvoorbeeld erfelijke informatie (stukjes DNA dus) tussen twee chromosomen wordt uitgewisseld of waarbij informatie verloren gaat. Omdat daarbij slechts nieuwe combinaties van reeds aanwezige erfelijke informatie tot stand komen noemt men dit wel recombinaties. Daarnaast kent men echter ook nog de zogenaamde echte mutaties, kleine veranderingen in het DNA (spelfouten in de instructie) die werkelijk nieuwe informatie introduceren. Hoewel veel zeldzamer, zijn de echte mutaties uiteindelijk verantwoordelijk voor de gehele biologische vormenrijkdom. Het optreden van echte mutaties is uiteraard niet gebonden aan de aanwezigheid van sexuele voortplanting. Sexuele voortplanting biedt echter wèl een uitstekend aangrijpingspunt voor de blijvende introductie van echte mutaties in het erfelijk materiaal van een soort.

In het volgende zal onder mutaties de som van echte mutaties en van recombinaties worden verstaan. Hoewel grote, ingrijpende mutaties niet uitgesloten zijn, zijn toch de kleine, bijna niet merkbare en al helemaal niet zichtbare mutaties het talrijkst en voor de evolutie het belangrijkst. Ook zullen lang niet alle mutaties gunstig zijn voor het individu of de soort, maar dat is van geen belang zolang er maar enkele bruikbare tussen zitten. Andere belangrijke aspecten zijn het grote aantal verschillende mutaties dat mogelijk is binnen een soort, en de onvoorspelbaarheid ervan, het toevalselement in hun optreden.

Mutaties zijn uiteraard moeilijk (en moeizaam) toegankelijk voor wetenschappelijk onderzoek, zodat nog heel wat vragen onbeantwoord zijn. Zo zou ik niet graag antwoord moeten geven op de vraag in hoeverre het optreden van echte mutaties werkelijk bewezen is, of hoe

vaak ze voorkomen. Wat betreft de recombinaties schat Mayr dat, gemiddeld, elk individu van een hoger georganiseerde soort wel de drager is van een nieuwe recombinatie. Ook als die schatting aanzienlijk te hoog zou zijn, vormen mutaties in een populatie van enige omvang ongetwijfeld een enorme, voortdurend vloeiende bron van veelal minieme nieuwe erfelijke variaties.

Als ik het goed begrepen heb, maken virussen handig gebruik van het vermogen van cellen om met verschillende soorten erfelijk materiaal te functioneren. Ze brengen "gewoon" wat eigen erfelijk materiaal in zo'n cel, die, als alles goed gaat, met zichzelf ook dat extra materiaal vermenigvuldigt of op andere wijze bijdraagt aan de productie van de gewenste stof. Wetenschapsmensen en industrielen maken zich op dit kunstje na te volgen, het zogenaamde (en veelomstreden) DNA-recombinant onderzoek.

Natuurlijke selectie. Dit is de grote tegenspeler van de mutaties, die minder gunstige mutaties weer uit de populatie doet verdwijnen. Ik ken geen schattingen van het percentage mutaties dat deze fijne zeef passeert, maar het zou me niet verbazen als het om slechts kleine frakties van een procent zou gaan, zeker waar het de echte mutaties betreft. Van belang is dat het bij natuurlijke selectie niet zozeer gaat om de vraag of de mutatie de levenskansen van het individu verbetert, maar om de vraag of de mutatie, statistisch bezien, het succes bij de voortplanting verhoogt. Zo zou de kleurenpracht van veel mannelijke vogels wel eens niet zozeer het gevolg kunnen zijn van betere overlevingskansen dan van succes bij de dames. Van belang is ook dat niet op grond van de totaal in het individu aanwezige erfelijke informatie (het genotype) wordt geselecteerd, doch slechts op de wijze waarop het individu zich aan zijn omgeving voordoet en daarin functioneert (het phenotype). Phenotype en genotype zijn in het algemeen duidelijk verschillend doordat, ten eerste, lang niet alle in het individu aanwezige erfelijke informatie zich in gelijke mate in het phenotype manifesteert (dominante en recessieve eigenschappen), en doordat, ten tweede, vorm en gedrag van een individu vooral tijdens zijn vroege ontwikkeling door de omgeving kunnen worden beinvloed (koude, voedselschaarste, leerprocessen). Tenslotte is nog van belang dat één mutatie meer dan één eigenschap van het individu kan beinvloeden, waarvan bijvoorbeeld enkele in gunstige zin, andere in ongunstige. Ook zal het vaak voorkomen dat een mutatie in bepaalde omstandigheden gunstig, in andere neutraal en in weer andere misschien zelfs ongunstig is. Het is dus bepaald niet zo dat natuurlijke selectie alle ongunstige elementen uit het erfelijk materiaal doet verdwijnen, dat zou alleen kunnen als het individu een soort optelsom van erfelijke eigenschappen was en niet het resultaat van een zeer gecompliceerd samenspel van de vele elementen waaruit de erfelijke informatie bestaat. Voorts dient men steeds voor ogen te houden dat de selectiedruk noch constant is, noch gelijk voor alle individuen. Ongetwijfeld is de selectiedruk het grootst in tijden van crisis (droogte, kou, voedselgebrek, epidemieën), en zal hij bij verschillende soorten crisis verschillend gericht zijn.

Populatie. De populatie is het terrein waarop de wisselwerking tussen mutaties en natuurlijke selectie zich afspeelt. Als zodanig is het een groep van dieren van een soort die een eenheid vormen in die zin dat ze, althans wat betreft de voortplanting, in goed onderling kontakt staan, maar die als groep geografisch min of meer geïsoleerd zijn van de individuen van andere zulke populaties. Zo vormen de op een klein eiland voorkomende individuen van een hagedissoort een populatie, evenals de in een bosje voorkomende exemplaren van een aan bos gebonden slakkensoort. In het algemeen zal duidelijk zijn wat onder een populatie moet worden verstaan zolang het om een be-

trekkelijk geïsoleerd, vergeleken met de verspreidingssnelheid van een nieuwe mutatie betrekkelijk klein areaal (verspreidingsgebied) gaat dat niet te grote verschillen in milieu vertoont. Moeilijker wordt het als de verspreidingssnelheid van een mutatie groot is, zoals bij mariene mollusken met een langdurig pelagisch (zwemmend) larvenstadium, of wanneer het areaal juist zeer groot is vergeleken met die verspreidingssnelheid, of wanneer er belangrijke verschillen in selectiedruk binnen het areaal bestaan. Daarover behoeven we ons hier echter het hoofd niet te breken.

Het totaal van de in alle individuen van een populatie aanwezige erfelijke informatie noemt men de genenverzameling of het genenpakket (engels: gene-pool) van de populatie. In de loop van zijn bestaan zal een populatie aan tal van crises het hoofd hebben moeten bieden. Het gevolg zal zijn dat de genenverzameling van de populatie verregaand geoptimaliseerd is. Dat wil zeggen dat van alle mutaties die zich in de populatie hebben voorgedaan, plus van alle erfelijke informatie die van buiten of via binnengedrongen soortgenoten uit andere populaties (engels: gene-flow) of via kruising met verwante soorten (introgressie) in de populatie is binnengedrongen, slechts die combinaties behouden zijn die de populatie niet te zeer hinderden bij het overleven van de crises. Men spreekt in zo'n geval van een gebalanceerde genenverzameling. Zolang de omstandigheden waaronder de populatie leeft niet, of slechts zeer langzaam, veranderen valt er aan zo'n genenverzameling niet veel te verbeteren. Dit verklaart de constantheid van een soort door de jaren heen. Het verklaart ook waarom soorten die hybridiseren (onderling kruisen) zich desondanks naast elkaar kunnen handhaven. De selectiedruk op de hybriden (kruisingsprodukten) met hun slecht gebalanceerde erfelijke informatie, is eenvoudig veel te groot. Ze zouden snel uit de hybridiserende populaties verdwenen zijn als ze niet steeds weer opnieuw geproduceerd werden door op zich zelf soortechte ouders. Dit sluit uiteraard niet uit dat soms kleinere of grotere delen van de erfelijke informatie van de ene soort zich ook in de andere soort blijken te kunnen handhaven. Wel mag men verwachten dat de genenverzameling van laatstgenoemde soort dan een nieuwe balans moet gaan zoeken. Elke mate van hybridisatie is dus mogelijk, tot complete fusie (in elkaar opgaan) toe, al zal die zeldzaam zijn. Er zijn echter populaties bekend die men beschouwt als het resultaat van een fusie van twee soorten die in andere delen van hun gezamenlijk areaal weinig of niet hybridiseren. Zo zouden de mussen in oases in Tunesië een fusieprodukt zijn van onze huismus en de Spaanse mus, die zich in Spanje wèl als goede soorten ten opzichte van elkaar gedragen, vermoedelijk omdat ze daar in verschillende biotopen[1] (kunnen) leven. Dit is trouwens een aardige illustratie van de stelling dat de systematicus dit soort verbanden dient op te sporen en analyseren, en dat hij niet mag volstaan met het benoemen en beschrijven van de door hem aangetroffen levensvormen.

Soortvorming. Doordat de genenverzameling van elke populatie verregaand optimaal is afgestemd op de levensomstandigheden van die populatie, en doordat de levensomstandigheden van populatie tot populatie (soms minimaal) zullen verschillen, zullen ook de genenverzamelingen van populaties onderling grotere of kleinere verschillen vertonen. Dit effekt wordt nog versterkt door het toevalselement in het aanbod van mutaties waaruit de populatie gedurende zijn bestaan heeft kunnen "kiezen". In het algemeen zal geen genenverzameling van twee populaties gelijk zijn, al behoeven de verschillen niet altijd zichtbaar te zijn. De verschillen tussen de populaties noemt men de geografische variabiliteit van de soort. Het zal duidelijk zijn dat slecht geïsoleerde populaties veel kleinere onderlinge verschillen zullen bezitten dan populaties die al

[1] Letterlijk: plaats om te leven. Milieu of omgeving dus.

geruime tijd verregaand geïsoleerd waren. Hier komt een vierde voor de evolutietheorie belangrijke factor om de hoek kijken, de geografische isolatie van populaties onderling. Want als bijprodukt zal geografische variabiliteit in het algemeen ook tot verstoring van de balans van de erfelijke informatie van eventuele hybriden met andere populaties van dezelfde soort leiden, dat is tot het optreden van een zekere mate van reproductieve isolatie. Onder reproductieve isolatie wordt verstaan dat dieren, als ze elkaar onder natuurlijke omstandigheden (zouden) ontmoeten, om wat voor reden dan ook niet tot voortplanting (zouden) komen, of althans minder vruchtbaar (zouden) zijn of minder levensvatbare nakomelingen (zouden) produceren. Men kan zich nu wel voorstellen wat er gebeurt indien het areaal van een soort door geografische veranderingen (recentelijk nog de ijstijden) in twee of meer geheel of bijna geheel geografisch geïsoleerde delen wordt geknipt. In elk der delen zal de soort zijn ontwikkeling voortzetten los van die in de andere delen, geheel afhankelijk van de nieuwe levensomstandigheden en van wat het toeval aan mutaties oplevert. Op den duur zal daarbij het ontstaan van een kleinere of grotere mate van reproductieve isolatie onvermijdelijk zijn. Die reproductieve isolatie zal zich pas kunnen manifesteren als de geografische barrieres na verloop van tijd weer verdwijnen en zal dan bepalen in hoeverre soortgenoten van weleer zich ten opzichte van elkaar als verschillende soorten gaan gedragen. Die zich dan overigens weer opnieuw aan veranderde levensomstandigheden zullen moeten gaan aanpassen. Een dergelijk uiteengroeien van achterblijvende populatie en kolonisten mag men ook verwachten als, veelal door een toeval, enkele vertegenwoordigers van een soort een nieuw, geïsoleerd, gebied bereiken (koloniseren).

Het is bepaald niet zeker dat de beschreven procedure, die wel allopatrische (aan gescheiden plaatsen gebonden), geografische of geïsoleerde soortvorming genoemd wordt, ook de enige is onder zich sexueel voortplantende levensvormen, al is hij naar huidige inzichten wel veruit de meest productieve. Tegenwoordig staat de mogelijkheid van sympatrische (aan één plaats gebonden) soortvorming bij dieren in het middelpunt van de belangstelling. Goed gedokumenteerde gevallen zijn echter nog zo schaars dat elk nieuw geval de moeite van het vermelden waard is. Misschien zal de dualiteit van de grootte van de eerste winding van schelpen welke o.m. bij het geslacht Rissoa niet zeldzaam bleek te zijn, een geval van sympatrische soortvorming blijken te zijn. Het verschijnsel is om verschillende redenen althans voorlopig moeilijk als allopatrisch te verklaren. Zou dat zo zijn, dan zou sympatrische soortvorming bij mariene mollusken wel eens belangrijker kunnen zijn dan we nu beseffen. Ik hoop dat U me zojuist heeft kunnen volgen. Want anders heeft U mijn bijdragen in BASTERIA niet gelezen.

De sporen van allopatrische soortvorming zijn overal te vinden. Eén daarvan is het voorkomen van zogenaamde clines. Een cline ontstaat als het areaal van een soort groot is, en van plaats tot plaats kleine trendmatige verschillen in levensomstandigheden vertoont. De soort zal dan kunnen reageren met corresponderende kleine verschillen tussen de populaties onderling. Een kenmerk dat aan zo'n trendmatige verandering onderhevig is noemt men een cline. Nog ingewikkelder wordt het indien zo'n reeks van populaties een bijna gesloten kring vormt, op land bijvoorbeeld om een bergmassief heen. Als de kring zich in een later stadium sluit, kan het voorkomen dat de voormalige uiteinden van een continue reeks populaties zich ten opzichte van elkaar als verschillende soorten gedragen! Een andere illustratie van allopatrische soortvorming vormen afgelegen eilanden, die enkele malen door dezelfde diersoort werden gekoloniseerd. Waren de tussenpozen groot genoeg, dan kan het voorkomen dat oude en nieuwe kolonisten zich als verschillende soorten ten opzichte van elkaar gedragen.

Het soortbegrip. Na het voorgaande is het logisch om onder een soort te verstaan een groep van populaties waarvan de individuen

zich onder natuurlijke omstandigheden onderling voortplanten (of dat zouden doen als ze niet door plaats en/of tijd gescheiden waren), doch die reproductief geïsoleerd zijn van andere zulke groepen. Onder voortplanten wordt verstaan het produceren van een nakomelingschap van (voor de betreffende groep) normale omvang, levensvatbaarheid en vruchtbaarheid.

Helaas is deze zgn. biologische soortdefinitie in het dagelijks gebruik weinig handzaam. Bijgevolg zit er voor de systematicus weinig anders op dan zich zoveel mogelijk feitelijke informatie te verschaffen om daaruit met overleg zijn conclusies te trekken. In zijn publicaties dient hij daarom zowel zijn feitenmateriaal als zijn argumenten te vermelden. Bij het formuleren van zijn conclusies staan hem de volgende begrippen ter beschikking:

- Variatie, variëteit. Heeft betrekking op verschillen tussen individuen van één soort. De locale variatie heeft betrekking op de variatie binnen een populatie, de geografische op verschillen tussen de populaties onderling.
- Ondersoort. Dit is een begrip, waarmee zonodig geografisch bepaalde variaties van een soort benoemd kunnen worden. Een ondersoort (en alleen een ondersoort, want de naam van een subgenus staat tussen haakjes en telt niet als deel van de naam) draagt drie namen, die van het genus, die van de soort en die van de ondersoort. Plus uiteraard de naam van de auteur van de ondersoort. Het begrip is vooral dan nuttig, indien men niet helemaal zeker is of twee geografisch gescheiden populaties of groepen van populaties al tot twee soorten moeten worden gerekend, of net nog niet. Het begrip ondersoort duidt dus een overgangsfase aan. Het is zinloos en verwarrend, en dus ongewenst, om bij wijze van spreken elke min of meer geïsoleerde populatie als ondersoort te benoemen. Een ondersoort bestaat dus uit een of meer populaties die zich tengevolge van geografische isolering op zodanige wijze van andere zulke populaties zijn gaan onderscheiden dat aparte benoeming gewenst moet worden geacht. Daarnaast wordt het begrip ook wel gebruikt als men twee of meer als verschillende soorten beschreven groepen van populaties bij nader inziens toch tot één soort meent te moeten rekenen. Ondersoorten zijn altijd geografisch geïsoleerd! Bij niet geïsoleerde populaties beslist de aard van de hybridisatie of er een of twee soorten aanwezig zijn.
- Forma. Dit kan van alles zijn, van variëteit tot soort. Het is een algemeen begrip dat handig is als men niet precies weet welke status aan het bestudeerde materiaal toekomt.
- Taxon (meervoud: taxa). Kan elke taxonomische eenheid zijn, van ondersoort tot familie of nog hoger.

Het zal de opmerkzame lezer niet ontgaan zijn dat in het bovenstaande tal van definities sterk toegespitst zijn op de nu levende fauna, en daardoor ogenschijnlijk van beperkt nut voor palaeontologen. Hierover bestaat veel literatuur, die in dit verband echter onbesproken kan blijven.