

# De Organische Evolutie

Zoals in de andere natuurwetenschappen, kan men in de biologie twee aspecten of facetten onderscheiden: de *nomothetische* en de *idiografische*. De biologie neemt echter een bijzondere plaats in onder de natuurwetenschappen, dit gezien de bijzondere natuur van de meeste biologische wetten, en dan in de eerste plaats de wetten die de *organische evolutie* regeren. Wat wij over die wetten afweten, steunt vanzelfsprekend op waarnemingen en experimenten. Nu is het zó dat het biologisch experiment van een geheel bijzondere natuur is. Collega DENUCÉ heeft in zijn bijdrage op die speciale natuur gewezen. Een biologische experiment gebeurt maar ééns en kan niet *identiek* herhaald worden. Zijn onderwerp verandert nl. bestendig — vóór, gedurende en ná het experiment, zodat de intrinsieke waarde van dit laatste slechts voorwaardelijk, met beperkingen, mag beoordeeld worden. Strikt genomen, is die waarde tot het ogenblik van het experiment beperkt, en zelfs dan niet voor 100%. Gezien de biologische wetten — en wij herhalen het, voornamelijk de wetten van de organische evolutie — naast de waarnemingen op zulke speciale experimenten steunen, is het bezwaarlijk ze als echte « wetten » te beschouwen. Het zijn eigenlijk maar « regels », en zij worden trouwens meestal ook zó beschouwd.

Het nomothetisch aspect van de biologie wordt hierdoor sterk beïnvloed. In haar essentie, blijft zij een idiografische wetenschap. Dit is ook de reden waarom het gebruik in de biologie van wiskundige methodes niet van gevaar ontbloot is — wij bedoelen bepaalde aspecten van de biologie, b.v. de fylogenie en haar grafische uitdrukking de systematiek; want statistische methodes kunnen in sommige andere vakken van de biologie, b.v. het populatie-onderzoek, goede diensten bewijzen. Van strikt wiskundige resultaten mag men echter ook in die gevallen niet spreken: het gaat veeleer om *gemiddelden* met al de voor- en nadelen van dit concept.

Dit alles zeggen wij om te beklemtonen dat de theoretische biologie en dus ook de theorie van de organische evolutie, noodzakelijk een min of meer belangrijke dosis van speculatieve elementen inhoudt. Haast alle aspecten van vernoemde theorie werden of zijn bestreden. Zodat de Amerikaan JAHN gelijk heeft te zeggen: « Biology is a disorderly science ».

1959 was een jubileumjaar. Het was inderdaad in 1859 dat het boek « Origin of species » van Charles DARWIN verscheen dat de stoot gaf tot

het opstellen van de moderne afstammingsleer. Onze inzichten in het ontstaan en de ontwikkeling van levende wezens hebben in de loop van die 100 jaar weliswaar wijzigingen ondergaan, maar het groot fundamenteel principe is hetzelfde gebleven: de overweldigende meerderheid der biologen gelooft in de evolutie en verwerpt de bestendigheid der soorten.

In die 100 jaar werd vanzelfsprekend een geweldige massa feiten en documenten verzameld. Maar wij overdrijven zeker niet indien wij zeggen dat de meest belangrijke bijdrage bij het opbouwen van de moderne evolutieeler door de erfelijkheidsleer geleverd werd. Inderdaad, zoals verschillende vooraanstaande biologen in hun jubilaire artikels beklemtonen, is het zwakke punt in DARWIN's theorie precies het gebrek aan verklaring van de bron der variabiliteit. DARWIN zelf en praktisch al de biologen van zijn tijd en zelfs later geloofden in het *onbegrensd vermengen van overgeërfde kenmerken*. MENDEL was misschien de enige bioloog van de xix<sup>e</sup> eeuw die door zijn proeven een andere overtuiging had opgedaan, nl. van een *segregatie der overgeërfde kenmerken*.

Zoals men weet, is MENDEL's werk gedurende meer dan dertig jaar (1866-1900) onbekend gebleven, zodat wij eigenlijk op heden een heel eind verder hadden kunnen staan. Het begin van onze eeuw, na het herontdekken van de Mendelwetten werd gedomineerd door figuren zoals DE VRIES, WEISMANN en BATESON. Het feit dat de meesten uit deze groep geloofden in een sprongsgewijze evolutie en hierbij steunden op hun proeven, brengt mee dat de periode 1900-1920 moeilijk is geweest voor de verdere ontwikkeling van de erfelijkheidsleer en bijgevolg van de afstammingsleer. Immers, de experimenten geven meestal aanleiding tot zeer duidelijke, « spectaculaire » mutaties, zonder tussenvormen. Het was slechts in de jaren 1920 tot 1930 dat geleerden zoals BAUR, GOLDSCHMIDT e.a. het bewijs konden voorleggen van een bestendige verandering, bestaande uit kleine, op het eerste zicht onbeduidende mutaties. Hierdoor kon men de oorzaak van DARWIN's z.g. « kleine variaties » aan mutaties toeschrijven. Studies over de variabiliteit van de soort, voornamelijk uitgevoerd door SCHMIDT, GOLDSCHMIDT e.a., hebben verder aangetoond dat bestendige varianten binnen een soort (waaraan men de naam van *ondersoort* of *subspecies* geeft) ook van genetische natuur zijn. Dit alles leidde tot de verzoening tussen de zuivere darwinisten, dus voorstanders van een bestendige evolutie, en de experimentele genetici, model DE VRIES of HALDANE, dus voorstanders van een sprongsgewijze evolutie.

Vooraleer wij verder gaan, is het noodzakelijk een uiterst elementaire beschrijving te geven van de z.g. mendeliaanse genetica.

Erfelijke gelijkenissen tussen ouders en nakomelingen worden veroorzaakt door uiterst kleine deeltjes, de z.g. *genen*, die de erfelijke kenmerken

controleren. Het zijn grote moleculen die zich in bepaalde delen van de cellen bevinden, zichtbaar in een microscoop, nl. de *chromosomen*. De genetische eigenschappen van een organisme worden bepaald door de verdeling der chromosomen plus genen over de voortplantings-cellen der beide ouders, en hun combinatie bij de bevruchting.

De genen, die over het algemeen zeer stabiel zijn, ondergaan soms plotse veranderingen, *mutaties* genaamd. Een mutatie brengt met zich meestal ook een verandering mee in het of de, door de gen gecontroleerde, kenmerk of kenmerken. Terloops gezegd, er zijn genen die méér dan een kenmerk controleren, en omgekeerd worden sommige kenmerken door méér dan een gen gecontroleerd. De mutaties gebeuren niet vaak: het gemiddelde mutatie-percentages is ongeveer één per een half-miljoen individuën (experimenteel vastgesteld, cf. o.m. MAYR, 1959). Dit geldt vanzelfsprekend voor de natuurlijke populaties. In laboratoria en proefvelden is de frequentie der mutaties veel groter. Men late zich echter hierdoor niet misleiden.

Men is het dus thans eens over het feit dat de genen niet onafhankelijk van elkaar werken. Maar de echte natuur van de interactie der genen is nog altijd onbekend.

Voor wat de mutaties betreft, neemt men aan dat er verschillende manieren van muteren bestaan, die zelfs kwalitatief verschillend zijn van elkaar. Zo schijnt het dat er verschil is tussen de interacties die zich in de eindorganen afspelen (dus aan de fenotypische periferie) en deze die binnen de chromosomen gebeuren (epistatische interactie). Dit omvat o.m. het z.g. *position effect*. Vaak werken dergelijke interacties slechts op structurele fenotypen. Men zegt dan dat een bepaald aspect van het fenotype een *polygenische basis* heeft. Soms echter worden ook de algemene fitness en zelfs de leefbaarheid getroffen, b.v. op plaatsen (de vakterm is *loci*) die zich in een innerlijk evenwicht met elkaar bevinden: dit verwekt een bijzondere toestand die men met de *heterosis* heeft vergeleken. De z.g. heterosis-effecten zijn nl. zulke effecten die resulteren uit een luxuriëren der bastaarden met een verhoogd aantal heterozygoten en veel grotere variabiliteit. De toename van grootte is een goed gekend heterosis-effect.

Hier schijnt het gepast definities te geven van een paar veelgebruikte termen. *Homozygoot* is een individu geproduceerd door de vereniging van twee kiemcellen die voor een bepaald kenmerk gelijke genen bezitten. *Heterozygoot* is een individu geproduceerd door de vereniging van twee kiemcellen die voor een bepaald kenmerk verschillende genen bezitten. Het *genotype* is de inwendige genetische of erfelijke samenstelling van een organisme, ongeacht zijn uitzicht. Het *fenotype* is het uitwendig uitzicht van een organisme, ongeacht zijn genetische of erfelijke samenstelling.

Men duidt al de interactie-gevallen der loci aan door de term *epistasis*. Strikt genomen wordt dit woord gebruikt voor gevallen van vroegere of latere stopzetting in de ontwikkeling. De term in die zin is van EIMER, 1897. Het geheel stemt min of meer overeen met de *paedo-morfose*, uitvoerig beschreven door DE BEER. Een voorbeeld hiervan zijn de zich reproducerende larvale stadia van bepaalde dieren, zoals sommige tweeslachtigen.

Daar wij ons hier met de evolutie-theorie en niet met *genetica* bezighouden, kunnen wij ons verder vergenoegen met erop te wijzen, dat de moderne genetici *grosso modo* twee zienswijzen huldigen :

a) een onderzoek van populaties, grotendeels door middel van wiskundige berekeningen ; en

b) een onderzoek waar de onderlinge werking van variabiliteitsfactoren of genen op de voorgrond treedt.

Beroemde namen kunnen wij in beide kampen citeren : FISHER, SEWALL WRIGHT, HALDANE bij de eersten, TIMOFEEFF-RESSOWSKY, DOBZHANSKY bij de tweeden.

Meestal gelooft men dat het wiskundig onderzoek van het grootste belang voor de vooruitgang in de evolutieleer is geweest. In de laatste jaren begon men er echter aan te twijfelen. Zo vroegen zich WADDINGTON (1957) en MAYR (1959) af wat eigenlijk in de tussenkomenst van de wiskunde zo belangrijk was? Beide kwamen tot het besluit dat dit belang vooral in de grotere nauwkeurigheid schuilt, van de reeds goed gekende kwalitatieve gegevens, verzameld door de school van DOBZHANSKY e.c. Hier zal het volstaan te zeggen dat deze laatste school vooral de nadruk legt op de waarde van een gen als *selectie-factor*. Een gen bezit een aantal selectieve waarden, meestal potentieel, en van zeer uiteenlopende hoedanigheden : van « zeer nuttig » tot « dodelijk » om het populair uit te drukken. Hierbij speelt de omgeving (*milieu*) een grote rol, en ook de algemene genetische gesteldheid zowel van het individu als van de gehele populatie. Bovenvernoemde auteurs en hun aanhangers zoeken dus in de wiskunde een middel om die zeer verschillende kwalitatieve toestanden kwantitatief uit te drukken, indien wij het zo mogen zeggen. De « wiskundigen » zoals wijlen Sir Ronald FISHER, SEWALL WRIGHT en HALDANE schrijven natuurlijk aan hun methodes een veel grotere betekenis toe.

Wij hebben gezegd dat het niet zomaar zonder enige strijd was dat de *genetica* de evolutie-theorie kwam steunen. Wij hebben op de rol van de eerste genetici zoals DE VRIES gewezen die eigenlijk remmend werkten. MAYR (1959) beschuldigt zelfs DE VRIES van « het echt beseffen van de natuur der mutaties voor tientallen jaren » vertraagd te hebben. Uiteindelijk heeft de oorspronkelijke idee van DARWIN gewonnen.

Wat op heden de overheersende vorm van de evolutieleer is, noemt men vaak het « Neo-darwinisme ». Inderdaad, wij staan in vele opzichten dichter bij de oorspronkelijke ideeën van DARWIN dan de genetici van dertig of veertig jaar geleden. Groot zijn natuurlijk de verschillen, en die berusten, zoals gezegd, voor een zeer groot deel op de gegevens der moderne erfelijkheidsleer. Men hoort weliswaar — en wij moeten bekennen meer en meer — stemmen die één of ander aspect van het neo-darwinisme aanvallen. Maar de theorie wordt er, ten minste tot nog toe, nog niet ernstig door bedreigd.

Uiterst algemeen, haast lapidair, kunnen wij de stelling van de neo-darwinisten als volgt formuleren :

De *synthetische evolutie-theorie* postuleert de afstamming der organismen van andere organismen en het ontstaan van nieuwe vormen en vormengroepen door morfologische, fysiologische, ethologische, bio-chemische en andere wijzigingen op grond van erfelijke mutaties. De *natuurlijke selectie* zorgt voor het elimineren van bepaalde nieuwe vormen en voor het voortbestaan van andere. Een andere factor, onontbeerlijk bij het ontstaan van nieuwe vormen, is de *isolatie*, die van verschillende natuur kan zijn : ruimtelijke, tijdelijke, ethologische enz.

Deze zeer elementaire formulering moet door een zeer belangrijk postulaat aangevuld worden. Het best is hier MAYR (1959) te citeren : « Al de gebeurtenissen die leiden naar de produktie van nieuwe genotypes : mutaties, recombinaties en bevruchting, — zijn essentieel toevallig, en in gener wijze finalistisch ». Begrippen zoals entelechie, praedestinatie en zomeer vallen dus volkomen buiten de moderne synthetische evolutieleer.

Hiermee is een ander probleem verbonden, waaraan wij toch een woordje willen wijden : de *erfelijkheid der verworven eigenschappen*, ook genaamd *somatogene inductie*. Deze hypothese werd door LAMARCK 150 jaar geleden ontwikkeld en wordt meestal als de essentie van het z.g. *lamarckisme* beschouwd. Dit is niet volkomen juist. LAMARCK was in feite een der eerste evolutionisten, alhoewel zijn ideeën hierover eerder nevelig waren ; de invloed van de uitwendige factoren op de vorm der organismen (zelfs de « gewoonte » kwam erbij) is zeker niet zijn voornaamste idee geweest. Het lamarckisme (in zijn moderne vorm, Neo-lamarckisme genaamd) is zeker niet dood. Geen doorslaggevend bewijs ligt voor — noch vóór noch tegen de hypothese. Wiskundig echter, zoals reeds WEISMAN het vóór 75 jaren bekleuntoonde, is de somatogene inductie volkomen onwaarschijnlijk. In woorden van MAYR (1959) : « de informatie moet van de perifere eindorganen naar de kiemcellen der gonaden teruggaan, en er dienen tot het omvormen in een adaptief verbeterde manier van de overgeërfde informatie. » Zulke mogelijkheid is inderdaad nauwelijks denkbaar, ten minste t.o.v.

de meercellige, hoogst gecompliceerde organismen. FISHER kon (1932) wiskundig bewijzen dat slechts selectie de spreiding van een mutatie kan bewerken.

Hierdoor komen wij tot de tweede hoeksteen van het neo-darwinisme, nl. de *natuurlijke selectie*. Wat is dat eigenlijk? De term is weliswaar iets verouderd en ruikt zo'n beetje naar de tachtiger jaren, maar men heeft er geen betere gevonden. De essentie van dit verschijnsel ligt in de *differentiële reproductie*, d.w.z. met een segregatie der overgeërfde kenmerken, en de natuur ervan is statistisch: zij gebeurt of liever zij werkt slechts op het plan van populaties. Maar als men de zaken van nabij bekijkt, dan ziet men dat men er eigenlijk bitter weinig over weet. Zoals LERNER (1959) zei: « wat nog moet vernomen worden is onmetelijk veel meer dan wat wij reeds weten ». Talrijke aspecten van de natuurlijke selectie vonden nog geen bevredigende uitleg. Zelfs een zo evident feit als dat het criterium van een goedwerkende selectie het *succes* is voor de begunstigden, — zelfs dit feit plaatst ons voor problemen. Zoals MAYR (l.c.) zeer juist laat opmerken: het succes is tevens een resultaat van zuivere reproductieve superioriteit, zonder enig adaptief karakter. Men kent al talloze gevallen waar niet-adaptieve, zelfs schadelijke genen de overhand nemen (vele gevallen van *allometrie*, d.w.z. een excessieve groei van één orgaan of lichaamsdeel, behoren vermoedelijk tot deze categorie) en blijken sterker te zijn dan de selectiekracht. MAYR vraagt zich, terecht menen wij, af of zulke gevallen niet aan de basis liggen van het uitsterven van soorten. Ook in de menselijke eugenetiek kunnen deze problemen zich stellen.

De meeste mensen, vele biologen inbegrepen, denken over de natuurlijke selectie in veel te simplistische, absolute termen. Recente artikelen (b.v. LERNER, 1959, in *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 103) en boeken (vooral MAYR, 1963, *Animal Species and Evolution*) tonen echter voldoende aan hoe ingewikkeld en geheimzinnig het proces is.

Het wiskundig bewezen feit (zie hierboven, Sir R. FISHER) is echter dat *mutaties alleen geen evolutie kunnen verwezenlijken*. Meer dan dat, zelfs een zeer zwakke selectie in de tegenovergestelde richting belet de overleving van een mutant. Wat ook in de meerderheid der gevallen gebeurt.

Het werk van de natuurlijke selectie wordt vanzelfsprekend vergemakkelijkt door de segregatie der kenmerken — iets dat DARWIN niet kon weten. Hierdoor worden de nieuwe en recente varianten in een populatie bewaard, en hun aantal wordt groot genoeg om het werk van de natuurlijke selectie toe te laten.

De idee van de natuurlijke selectie had in het begin tegen talrijke tegenwerpingen te strijden. In het kleine aantal mutaties heeft men het be-

wijs gezien van de onwaarschijnlijkheid van de mooie adaptaties die men bij de vleet kan waarnemen. De reeds vernoemde FISHER heeft echter wiskundig bewezen dat de natuurlijke selectie tot de fijnste adaptaties kan leiden. Algemeen kan men zeggen dat de *meeste mutaties schadelijk zijn* — dit vooral omdat organismen aan hun resp. milieu gewoonlijk zeer nauwkeurig aangepast zijn, en een mutatie het evenwicht verstoort. Maar indien het milieu zelf verandert, dan kan een schadelijke mutatie voordelig worden — en dan komt de natuurlijke selectie in het spel.

Een voorbeeld is de berkenspanner (*Biston betularia L.*), een vlinder, met zijn bleke en zwarte varianten. In normale omstandigheden is de zwarte vlinder veel beter zichtbaar tegen de gewone achtergrond van boomkorstmossen, en wordt meer door vogels opgegeten, nl. 17% meer dan de « normale » witachtige variëteit. Waar echter door de industrialisatie (zoals in de Engelse Midlands waar de zwarte variëteit het best gekend is) het milieu verandert, roet en kolenstof de bomen bedekken, wordt de zwarte mutatie gunstig (10% minder zwarte vlinders opgegeten dan de bleke). In zulke streken vindt men 99% zwarte stukken in een populatie, terwijl in onbesmette streken het precies omgekeerd is (1% zwarte).

Een ander voorbeeld is voor ons van praktisch belang. ALLISON (1956) heeft een negerziekte onderzocht, de z.g. sikkel-celanaemia. Bij deze ziekte vindt men een abnormaal type van haemoglobine-moleculen, die tot stokjes samenkleven en cellen misvormen, die dan sikkelvormig worden. Het gen dat dit geval controleert is schadelijk omdat door de beschreven afwijking verstopping van haarvaten kan optreden, met als gevolg anaemia en zelfs thrombosis, dit laatste vooral bij homozygoten (dus individuen waarvan beide ouders aan de ziekte lijden). Anderzijds, maakt deze laatste ziekte immuun tegen malaria, want de malaria-parasiet (een sporozoön van het geslacht *Plasmodium*) kan in de sikkelvormige bloedcellen niet doordringen. Heterozygoten (dus individuen waarvan slechts één der ouders het bewuste gen bezit) zijn hier bijzonder blootgesteld. In streken geteisterd door malaria, bestaat dus een soort evenwicht tussen malaria en thrombosis; dit evenwicht wordt in Afrika bereikt met een frequentie van het gemuteerde gen, dat sikkelcellen produceert, van 20%. Bij de noordamerikaanse negers echter is er geen gevaar meer voor endemische malaria; het betrokken gen is dus altijd ongunstig voor de drager, en in de 250 jaren dat negers in de Verenigde Staten wonen, heeft de natuurlijke selectie het percentage van mutanten van 20% op 9% teruggebracht.

Hoe intiem genetische problemen met die der evolutieleer verbonden zijn, hoe sterk hun invloed er op is, — door de natuur der zaken moeten echter evolutionisten al te vaak zonder de hulp der genetici werken. De

organische evolutie slaat, zoals haar naam het voldoende zegt, op wijzigingen — in de tijd en in de ruimte — van kenmerken van organismen. Die wijzigingen zijn gradueel, en er wordt aangenomen dat zij, individueel genomen, gering zijn. Het gradueel ophopen van kleine wijzigingen maakt echter dat op een bepaald ogenblik de natuur van een organisme, of liever van een groep zich concurrent ontwikkelde organismen (dus van een *populatie*), anders wordt, zodat men strict gesproken voor een *andere entiteit* staat. Men kan hier van een echte *qualitatieve omslag* spreken, en SEGAL (1958) heeft gelijk wanneer hij zegt, dat de biologen wilens nillens de dialectische methode gebruiken. Wij durven zelfs de evolutie als volgt definiëren: « een opeenvolging van kwalitatieve omslagen in de fyletische reeksen van organismen ».

Hiermee is verbonden het gehele cruciale probleem van de *soortvorming* of *speciatie*, en breder nog van de *transspeciatie*. Dit is het aspect van de evolutie dat het dichtst staat bij de *taxonomie*. Het kan genegeerd worden door sommige experimentele genetici en veld-naturalisten, maar het ligt aan de basis der bekommernissen van iedere student van de evolutie.

Hieronder zullen wij in het kort het probleem van de speciatie behandelen, zoals het thans gewoonlijk aangevat wordt.

De speciatie is het vormen of het ontstaan van een nieuwe soort. De transspeciatie is het vormen of ontstaan van een nieuwe groep van soorten die samen tot een hogere categorie behoren, tot een geslacht (*genus*), een familie (*familia*), een orde (*ordo*) enz.

Een paar niet-conformisten niet te na gesproken, zijn de biologen de overtuiging toegedaan dat een essentiële factor bij de speciatie de *isolatie* is. Hierbij komt vooral de *geografische isolatie* in aanmerking. Het woord geografisch moet hier uiterst breed opgevat worden; de vooraanstaande specialisten sluiten hier ook de z.g. *ecologische isolatie* in (b.v. vormen van bergen en laagland, van droge en vochtige streken, van zoet- en zoutwater, verder vormen die slechts verschillen door hun voedingsplanten e.a.), omdat de ruimte toch altijd aanwezig is; vaak spreekt men dan over *macro-* en *microgeografische isolatie*.

Normaal speelt het proces zich af op het populatie-niveau, zoals ook de natuurlijke selectie. Een groep individuën van een bepaalde plante- of diersoort, dus een populatie, wordt door bepaalde omstandigheden van de andere tot dezelfde soort behorende populaties gescheiden. Hierdoor houdt wat men de specifieke *gene flow* noemt op, d.w.z. de vrije uitwisseling van genen binnen de soort, met al de gevolgen hiervan op het genetische vlak. De genen-uitwisseling wordt dus beperkt tot de genen die bij de leden van de gescheiden populatie aanwezig zijn. Al de nieuwe



mutaties die bij deze individuëngroep kunnen ontstaan, zijn dus om het zó uit te drukken « het eigendom » van de afgescheiden populatie. Het genetisch patrimonium van deze laatste wordt bijgevolg divergent t.o.v. dat van de overige populaties van de soort. Het verschijnsel leidt dan naar het ontstaan van bepaalde *isolerende mechanismen* die van zeer verschillende aard kunnen zijn — zowel structureel als ecologisch of ethologisch, die echter in alle gevallen een *reproductieve isolatie* voor gevolg hebben. Deze is dan de *echte* garantie van de onafhankelijkheid van de besproken populatie, en wordt, zoals nog straks uitgelegd wordt, als het voornaamste *soort-criterium* beschouwd.

De meeste systematici nemen bijgevolg aan dat een geografische isolatie noodzakelijk naar de speciatie leidt. Vanuit het standpunt der evolutionisten is het echter niet zo. MAYR (1963) b.v. laat opmerken dat de geografische isolatie op zichzelf een factor is die eigenlijk niet bij het speciatie-proces hoort en die daarbij niet bestendig is (« reversibel » zoals hij het uitdrukt). Haar rol bestaat eenvoudig in het toelaten van een genetische ombouw van de populatie, zonder de storende invloed van een vrije gene flow, tot de opbouw van de noodzakelijke isolerende mechanismen.

Ook een andere, bij de systematici in voege zijnde mening moet, volgens de genetisch geschoolde evolutionisten, herzien worden. Men neemt nl. bijna altijd aan dat de speciatie langs de *subspeciatie* moet gebeuren, d.w.z. de geïsoleerde populatie wordt eerst tot een *ondersoort* (*subspecies*) en dan tot een nieuwe soort (*species*). Volgens de evolutieeler echter (zeer goed uitgelegd b.v. bij MAYR, 1963) ligt aan de basis van die zienswijze een verwarring tussen ondersoort en populatie. Een ondersoort bestaat in feite uit verschillende populaties, en het is één van die populaties die als de laagste evolutie-eenheid binnen de soort moet beschouwd worden. De ondersoort van de systematici is bovendien vaak maar een kunstmatige eenheid.

De speciatie is eigenlijk het gevolg van het *verbreken van het soort-evenwicht* veroorzaakt door mutaties, wier stabilisatie dan dank zij de ruimtelijke isolatie kan doorgevoerd worden. In een zekere zin is de speciatie dus een *abnormaal verschijnsel*. Zij lukt trouwens slechts in bepaalde omstandigheden, dus dank zij een samenloop van zekere factoren. Dit onderlijnt het *toevallig* aspect van de evolutie, een vaststelling die, zoals gezegd, aan de basis ligt van de moderne evolutieeler.

Hoe staat het nu met de *transspeciatie*? Hier gaat het niet om afzonderlijke populaties van één soort, maar om groepen van soorten, en nog veel breder, om grote groepen zoals b.v. de vlinderbloemige planten, de roofvogels, de zoogdieren, de stekelhuidigen, de wieren enz., dus wat men

in de systematiek als *hogere taxa* kent : geslachten, families, orden, klassen...

Vogt de transspeciatie dezelfde wegen als de speciatie? Zeer vooraanstaande biologen, o.m. GOLDSCHMIDT, SCHINDEWOLF, JEANNEL, CUENOT e.a. menen dat bij de transspeciatie (ook *macro-evolutie* genaamd) andere factoren tussenkomen dan bij de speciatie, o.m. de z.g. *saltatie* (plotse ling ontstaan van nieuwe organisatie-types) en de *orthogenesis* (evolutie geleid in een bepaalde richting. Dit is de *rectilineaire evolutie* van SIMPSON). Men kan zich deze verschijnselen indenken als een simultane mutatie van talrijke genen, die nochtans geen lethale uitwerking bezit. Een praedispositie of entelechie moeten bij het aannemen hiervan schier onvermijdelijk tussenkomen. Overigens, blijkt het thans bewezen, o. m. door grondige werken van RENSCH, HEBERER, SIMPSON e.a. dat de transspecifieke evolutie door dezelfde mechanismen kan gerealiseerd worden als de speciatie. Eigenlijk, is dit maar logisch.

In de beoordeling van de macro-evolutie steunt daarenboven zeer veel op conventie. Want, al is het een feit dat b.v. een vogel, voor wat zijn oorsprong en evolutie aangaat, verder van een hond staat dan deze laatste van een beer of een tijger, — is het een insgelijks door feiten bevestigde vaststelling dat het verschil slechts bestaat omdat de gemeenschappelijke, reptilie-achtige voorouders van de vogel, de hond, de beer en de tijger zeer lang geleden verschillende evolutie-wegen zijn opgegaan, waarbij de drie laatstgenoemde veel minder uiteenlopende wegen hebben gevolgd dan de vogel. Verder, hoe dieper in het verleden, hoe zwakker de verschillen tussen de toenmalige vertegenwoordigers van onderscheidenlijke groepen, b.v. de zoogdieren of de gewervelden. Een reptiel wordt geleidelijk een vogel of een zoogdier. De beslissende kwalitatieve omslag is hier schier volkomen subjectief te localiseren. Alles steunt dus op conventie. Deze is weliswaar onontbeerlijk, want wij zien en voelen een verschil tussen vogel, hond en beer. Maar anderzijds, kruipt hierdoor een buitenwetenschappelijk element in een wetenschappelijke redenering. Dit hindert overigens niet iedereen.

Een bevredigende, hopen wij, samenvatting van de stand der zaken kunnen wij als volgt formuleren : een groep organismen van gemeenschappelijke oorsprong is een objectief verschijnsel ; subjectief zijn de omvang en de grenzen die wij aan die groep voorschrijven.

Begrijpelijkerwijze, werd (en wordt) er zeer veel gediscussieerd over de z.g. realiteit der taxa. Volgens de enen, zijn al de systematische eenheden objectief en dus reeël. Volgens anderen, slechts sommige ervan, b.v. de soort (*species*) of, aan het andere einde van de schaal, het fylum (*phylum* : het fylum is de hoogste indeling in een « rijk », dus planten-

of dierenrijk ; bij dieren hebben wij b.v. de fyła stekelhuidigen, weekdieren gewervelden, geleedpotigen e.a.). Een feit is dat de soort (*species*) een volledig andere natuur bezit dan de andere indelingen, en bijgevolg op een andere manier dient behandeld te worden. Hierover straks een woordje. Voor wat echter al de andere categorieën betreft, komt het ons voor dat de discussie meer om termen dan om begrippen gaat, en hierdoor een zuiver tijdverlies is. Het objectief bestaan van een echte fyletische reeks (d.w.z. een keten van generaties van zuiver bloed, komende van dezelfde voorouders, en zonder inmenging van vreemde elementen) is weliswaar een hypothese, maar die logisch onaanvechtbaar is, en die objectiviteit heeft niets te doen met de benamingen « geslacht », « familie », « orde » of « fylum » die wij eraan willen geven.

Anders stellen zich de zaken voor in verband met de soort. Het bestaan van soorten is geen hypothese, maar een vaststaand feit, steunend op talloze proeven. De zaak is echter nogal ingewikkeld. Om te beginnen, moet eraan herinnerd worden dat de moderne evolutieleer de *bestendigheid* der soorten verwerpt, — meer dan dat, haar essentie ligt in de *veranderlijkheid* ervan! Dit stelt een geweldig principieel probleem : waar eindigt en waar begint een soort? Het wezen van dit probleem wordt meestal niet voldoende begrepen, al worden er veel tijd en moeite aan verspild.

Wij kunnen dit probleem hier slechts aanroeren. Essentieel gesproken, wordt een soort gewoonlijk als een *reproductieve gemeenschap* gedefinieerd : al haar leden zijn dus minstens potentieel onderling vruchtbaar, en de grens tussen de soorten bestaat in een reproductieve gaping, de z.g. *steriliteits-barrière*, zoals uitgelegd. Dit criterium is *geldig voor de meerderheid der gekende soorten*, echter in veel mindere mate voor de planten dan voor de dieren. Bovendien, zijn er talrijke zich ongeslachtelijk reproducerende organismen, b.v. door deling. Daarom is de gebruikelijke manier foutief die slechts één bepaling van de soort geeft. Er zijn *verschillende categorieën* soorten, en dat begint men stilaan te beseffen. Misschien kan men wél aannemen dat, bij de meerderheid der organismen, tenminste bij dieren, de speciatie op de hogerbeschreven wijze gebeurt, d.w.z. door mutatie, isolatie, selectie met daaropvolgende reproductieve gaping. Maar is dat verschijnsel wel definitief? M.a.w., is de door isolatie geholpen geslachtelijke incompatibiliteit bestendig? Verdwijnt zij niet nà talrijke generaties hernieuwd contact met de moedersoort? Erfelijkheids- en evolutieleer zijn té jonge wetenschappen om zulke vragen met zekerheid te kunnen beantwoorden.

De hierboven beschreven processen vormen dus de inhoud van de z.g. synthetische evolutie-theorie (zij wordt *synthetisch* genaamd omdat zij

inzichten en principes overgenomen heeft van de verschillende in het begin van deze voordracht beschreven strekkingen). Het is als men wil de « orthodoxe » evolutie-theorie. In de laatste jaren hebben er zich verschillende afwijkingen ontwikkeld, vooral in verband met het zo belangrijke soort-probleem en de speciatie, en het aantal afvalligen schijnt te groeien, vooral in de Verenigde Staten. Zo werd door ANDERSON en zijn school de rol der mutaties als de voornaamste evolutie-factor in twijfel gebracht. Volgens deze grote en zeer bedrijvige school, speelt de z.g. *introgressie* de eerste rol in het ontstaan van soorten en bijgevolg in de evolutie. Het gaat hier om bastaardering tussen verwante soorten, met *back-crossing* (d.w.z. kruising der bastaarden met individuen van zuiver bloed), wat de variabiliteit sterk verhoogt en leidt tot de kristallisatie van bastaard-populaties die dan een reproductieve isolatie zouden verwerven (cf. de heterosis!). Talrijke gevallen van introgressie zijn bij de planten gekend, en een paar bij de dieren. Wij menen getoond te hebben (KIRIAKOFF, 1960) dat deze theorie tegen de soortelijke reproductieve isolatie regelrecht indruist. Er wordt echter beklemtoond dat de door ANDERSON e.c. gepostuleerde ineenstorting der tussensoortelijke seksuële barrières slechts dan tussenkomt, waar door bepaalde gebeurtenissen (veroorzaakt voor een zeer groot deel door de menselijke actie) het natuurlijk evenwicht van een ecologische niche verbroken wordt. Moest dit inderdaad het geval zijn, dan zou de rol van de mens als vernielers van het natuurlijk evenwicht in een fel licht komen staan. Hier stelt zich evenwel de vraag of de reproductieve isolatie van een door introgressie ontstane z.g. « nieuwe soort » bestendig is, of slechts een tijdelijk verschijnsel.

Door anderen (b.v. EHRLICH & HOLM, 1963) wordt zelfs ons soort-begrip in twijfel getrokken. Zo menen vernoemde auteurs dat waarschijnlijk de meeste van de ongeveer 400 noordamerikaanse dagvlinder-soorten in de natuur niet bestaan, maar slechts in de verzamelingen (op. cit. : 307). Ook onze inzichten over de « ecologische niches », de « gemeenschappen » enz. zouden moeten gereviseerd worden.

Sommigen, b.v. HUXLEY (1942), geloven dat de speciatie slechts één aspect is van de evolutie, en dat zij eigenlijk een toeval, een « biologische luxe » is, zonder invloed op de evolutie. Anderen, b.v. MAYR (1963), menen integendeel dat precies de vorming van zó talrijke soorten naar de evolutie leidt. Zeer raak zegt MAYR : « soorten, in de zin van de evolutie, kunnen zeer goed met mutaties vergeleken worden ». Al is een soort niet noodzakelijk een evolutie-eenheid (bij introgressie, vormen twee soorten die eenheid ; bij de asexuële organismen — één individu, cf. THODAY, 1953), is zij dat in feite in de grote meerderheid der gevallen. Iedere soort heeft

haar ecologische niche ; de speciatie gaat gepaard met de bezetting van een nieuwe ecologische niche, wat haar in vele gevallen doet mislukken. Dit doet MAYR (1963) zeggen dat iedere nieuwe soort een « biologisch experiment » is. Inderdaad, zó veel wordt van een succesvolle speciatie laat staan transspeciatie vereist, dat berekeningen van SIMPSON, MAYR e.a. waarschijnlijk ongeveer juist zijn, die willen dat slechts één soort op 10.000 tot 100.000 het « geluk » zou hebben over de nodige combinatie kenmerken te beschikken om een belangrijke ecologische wijziging te kunnen ondergaan. Het gaat dan ook meestal om zeer gelijkaardige ecologische niches, behorende tot dezelfde groep, wat SIMPSON « adaptieve zones » noemt. Het bestaan van zulke zones laat o.m. de normale, trage, zeer geleidelijke transspeciatie toe. Maar hoe sterker de differentiatie, hoe breder de adaptieve zone. Grote groepen (orden, klassen...) hebben dan ook adaptieve zones met talloze indelingen, b.v. de vissen die als adaptieve zone het water hebben, met alle overgangen van zoet naar zeewater, met al de mogelijke verschillen van chemisme, temperatuur, druk, belichting enz.

Laten wij echter opmerken, dat ook het concept van aanpassing wordt in twijfel getrokken. EHRLICH & HOLM b.v. raden aan de term « adaptatie » volkomen te laten vallen, en slechts over de « natuurlijke selectie » te spreken (*op. cit.* : 312).

Zoals hoger gezegd, slaan de moderne « opstandige » strekkingen in de eerste plaats op de soortvorming (speciatie). N.o.m., schuilt hierachter, als de voornaamste beweegreden de taxonomische zijde van het evolutieprobleem. In een zekere zin zijn bijgevolg de meeste niet-conformisten « geëngageerd », wat ons tot voorzichtigheid maant in onze beoordeling van de meeste « moderne » hypothesen.

Zoals men ziet, bestaat er geen enkele aspect van de moderne z.g. synthetische evolutieleer waar wij niet voor problemen staan. Gezien het feit dat de organische evolutie zich vanaf het ontstaan van het leven afspeelt, valt het te betwijfelen of vele van die problemen ooit zullen opgelost worden. Aan de andere zijde, hebben wij reeds een betrekkelijk stevig gebouw opgetrokken van logische, gedeeltelijk moeilijk aan te vechten werkhypothesen en zelfs theorieën. Een der voorwaarden van een vooruitgang is echter, naar onze mening, de behandeling der vele gestelde problemen zonder enig vooroordeel en zonder dogmatisme.

\*  
\* \* \*

Indien wij nu een synthese of samenvatting willen maken van wat hier verteld werd (en dat zoals gezegd ook maar een sterk geconcentreerde

synthese is), dan kunnen wij het best doen door erop te wijzen dat elke stap van de organische evolutie uit een *toeval* bestaat gevolgd door bepaalde *wetmatigheden*. Een toevallige mutatie moet dan toevallig van een bepaalde aard zijn, en de natuurlijke selectie kan haar wetmatige invloed slechts uitoefenen indien er toevallig een of andere manier van isolatie bestaat. Eens dat de vereiste toevallige elementen verenigd zijn, komen de wetten van de natuurlijke selectie in actie. *Hierin ligt de causaliteit van de organische evolutie.*

En indien wij een op deze manier opgebouwde levende wereld in haar oneindige diversiteit aanschouwen, dan moeten wij aan die wonderlijke combinatie denken van toeval en wetmatigheid die er aan de basis van ligt.

Toeval... volgens de definitie van woordenboeken « een onberekenbaar gebeuren ». Is het werkelijk absoluut onberekenbaar, tenminste waar het om de organische evolutie gaat? Wat denkt de natuurfilosoof er van? Wij tenminste doen het in de woorden van Nicolai HARTMANN:

« 1. Alles was in der Natur geschieht, beruht auf dem Zusammen-treffen der Bedingungen (contingentia), ohne Vorbestimmung. Es geschieht also « zufällig ».

2. Alles, was « zufällig » geschieht, kann auf Grund des Vorausgehenden nicht anders ausfallen, als es ausfällt. Es geschieht also notwendig.

3. Alles was notwendig geschieht, geschieht in seiner Vollständigkeit nur einmal, es ist qualitativ individuell. Diese Individualität hat es nicht auf Grund eines Prinzips, sondern aus dem Realzusammenhang heraus.

4. Alles was einmalig geschieht, steht gleichwohl in allen seinen Einzelbestimmungen unter allgemeinen Prinzipien. Es hat also nichtsdestoweniger auch die Wesensnotwendigkeit des streng Allgemeinen in sich. Dieses streng Allgemeine ist die Naturgesetzlichkeit ».

Zó omschreven en met die beperkingen neemt het « toeval » in de levens-evolutie een heel bijzondere vorm aan. Hierdoor maakt het een integre-rend deel uit van de « Naturgesetzlichkeit ». Hieruit ook de speciale aard van de natuurwetten die nog bezwaarlijk als « wetten » kunnen aange-sproken worden. En wij besluiten met nogmaals een zin van het begin te herhalen, nl. het scherp en treffend oordeel van JAHN: « *Biology is a disorderly science* ».

#### LIJST DER GECITEERDE WERKEN

- ALLISON, A. C., 1955, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 20 : 239-255.  
ANDERSON, E., *Introgressive Hybridization*, New York, 1953.

- DARWIN, Ch., 1859, *On origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*, London, 1859.
- EHRICH, P. R. & R. W. HOLM, 1963, *The Process of evolution*, New York, 1963.
- HUXLEY, Sir Julian, 1942, *Evolution. The modern synthesis*, London, 1942.
- JAHN, Th., 1961, *Systematic Zoology*, 10 : 179-192.
- KIRIAKOFF, S. G., 1960, *Ann. Soc. roy. Zool. Belgique*, 90 (1959/1960) : 233-246.
- LERNER, J. M., 1959, *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 103(2) : 173-182.
- MAYR, E., 1959, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 24 : 1-14.
- MAYR, E., 1963, *Animal species and evolution*, Cambridge, Mass., 1963.
- SEGAL, J., 1958, *Die dialektische Methode in der Biologie*, Berlin, 1958.
- THODAY, J. M., 1953, *Symp. Soc. Exptl. Biol.*, N° 7 : 96-113.
- WADDINGTON, C. H., 1957, *The Strategy of the genes*, London, 1957.

S. G. KIRIAKOFF