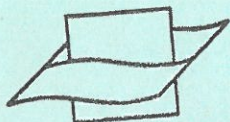


Overgedrukt uit het « *Natuurwetenschappelijk Tijdschrift* »
Natuurw. Tijdschr., 50 (1968), pp. 3-43, 5 fig. Gent, 31.1.68

16965

De Moderne Dierkundige Systematiek

door S. G. KIRIAKOFF (Gent)



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

1970
Patrick Sargelass

Natuurw. Tijdschr., 50 (1968), pp. 3-43, 5 fig. Gent, 31.1.68

De Moderne Dierkundige Systematiek

door S. G. KIRIAKOFF (Gent)

« Auf der Schule gibt es Wissenschaft, welche ist, an der Universität besteht Wissenschaft, welche wird » (W. Ulrich, 1950)

LA SYSTEMATIQUE BIOLOGIQUE MODERNE

Résumé. — Le présent article constitue en quelque sorte une revision moderne du livre par le même auteur « Beginnselen der dierkundige systematiek » paru en 1956 et épuisé depuis plusieurs années. Il en diffère pourtant notablement en ce que l'accent y est mis sur le côté théorique et philosophique, tandis que certains autres aspects (le polymorphisme, les méthodes statistiques, la phylogénèse etc.) sont omis. Les quatre principales écoles modernes sont passées en revue, avec une discussion épistémologique, à la suite de laquelle l'école **cladistique** est reconnue se rapprocher le plus de la réalité historique. Les principes et les méthodes de cette école sont ensuite exposés. Une attention particulière est attirée sur les facteurs, souvent sous-ou mésestimés, de **temps** et **d'espace**. Le problème de l'espèce animale et du complexe spécifique, fondamental en zoologie, est brièvement discuté. Des considérations assez détaillées sur la construction du système, et une revue critique des Règles internationales de la nomenclature zoologique terminent l'article.

WOORD VOORAF

Voorliggende bijdrage mag in een zekere zin beschouwd worden als een moderne bewerking van schrijvers boek « Beginnselen der dierkundige systematiek », verschenen in 1956 en uitverkocht sinds enkele jaren. Ze dekt echter slechts een deel van de inhoud er van. Het is nl. het theoretisch gedeelte van de « Beginnselen », dat in zekere opzichten verouderd was, zodat een nieuwe behandeling noodzakelijk bleek. Ook de filosofische verantwoording der moderne scholen van systematiek moest in een samenhangende tekst gebracht worden. Eindelijk moesten ook enkele moderne beschouwingen omtrent de opbouw van het dierenstelsel op papier komen. Samen met een korte behandeling van het « soort »-probleem en een kritisch overzicht van de moderne dierkundige nomenclatuur, vormen dus voorgaande punten de inhoud van deze bijdrage. De overige aspecten die in het boek van 1956 behandeld zijn, werden niet in aanmerking genomen daar zij van onrechtstreeks belang zijn.

I. ALGEMEENHEDEN

De biologische systematiek is een synthetische wetenschap die streeft naar het vaststellen van onderlinge betrekkingen of affiniteiten tussen de organismen — levende en/of fossiele — en die, op basis van de bekomen vaststellingen, de organismen in een systeem groepeeret.

De biologische systematiek is een synthetische wetenschap omdat ze, om de onderlinge betrekkingen tussen de organismen te kunnen vaststellen, gegevens moet gebruiken geleverd door de verschillende biologische disciplines zoals de morfologie *sensu lato*, de fysiologie, de biochemie, de ecologie, de ethologie, de genetica, de paleontologie, de biogeografie...

Vaak gebruikt men de term *taxonomie* om deze wetenschap aan te duiden. Misschien kan men hier een onderscheid maken en onder taxonomie het geheel der werkzaamheden verstaan die tot de vaststelling der betrekkingen tussen organismen leiden, terwijl wij het opbouwen van een systeem, als resultaat van deze werkzaamheden, als classificatie kunnen aanduiden. Samen vormen dan die twee fasen de systematiek.

De essentie van deze beide fasen is ook verschillend. Terwijl de classificatie zuiver beschrijvend is en bijgevolg een idiografische wetenschap uitmaakt, zoals de meeste hoger opgesomde biologische wetenschappen, bevat de taxonomie een belangrijk en zelfs primerend element van wetmatigheden, nl. wetmatigheden die de betrekkingen tussen de organismen regelen (zie volgende hoofdstukken), en door de taxonomie in de loop van haar werkzaamheden vastgesteld worden. De taxonomie is bijgevolg grotendeels een nomothetische wetenschap, en ze neemt haar plaats in tussen de andere nomothetische of *exacte* wetenschappen, zoals in de eerste plaats de natuurkunde. Dit niettegenstaande het fundamenteel verschil tussen de biologie en de andere natuurwetenschappen, dat bestaat in het feit dat de biologie zich met *levende organismen* bezighoudt.

Hoe worden de gegevens, door de verschillende biologische disciplines geleverd, door de systematiek gebruikt? een eerste selectie worden die gegevens uitgekozen, die voor de systematiek van *betekenis* kunnen zijn. Die keuze — niet altijd gemakkelijk — gebeurt op basis van verschillende criteria, naargelang de « approach » van de betrokken systematici tot hun wetenschap, zoals uitgelegd in hoofdstuk II.

Aan de feiten, gekozen omdat zij van betekenis zijn, geeft men de algemene naam van *kenmerken*. Van de kenmerken gebruik maken is de taak van een gedeelte van de systematiek die men *karakterologie* of *kenmerkenleer* noemt (hoofdstuk IV). Hier ook, hangt het gebruik hiervan af van de diverse « approaches » tot de systematiek. Hier valt echter te bemerken dat bepaalde van de in aanmerking komende feiten *geen kenmerken sensu proprio* zijn, en in de eerste plaats de verbreiding van de organismen in de tijd en in de ruimte. Hun betekenis kan echter van

beslissende aard zijn. Ze worden behandeld op dezelfde wijze als de eigenlijke kenmerken.

Ook de opbouw van een systeem, d.w.z. de classificatie, gebeurt in functie van de wijze, waarop de systematiek wordt benaderd.

II. DE VERSCHILLENDE OPVATTINGEN VAN DE BIOLOGISCHE SYSTEMATIEK

Naargelang men aan het begrip « onderlinge betrekkingen of affiniteiten » een verschillende betekenis toekent, varieert ook de « approach » tot de biologische systematiek. Een andere uiterst belangrijke factor die deze « approach » beïnvloedt, is de vraag naar de *doeleinden* van de systematiek. Dit facet wordt hier in de eerste plaats behandeld.

A. Waartoe moet een systeem der organismen dienen ? Deze vraag is kapitaal voor de keuze der principes waarop een systeem steunt. Ze kan op verschillende manieren beantwoord worden. Er zijn twee voorname meningen :

- (a) het systeem moet *nuttig* zijn : het moet gemakkelijker oriëntatie in de ontzaglijke menigte der organismen toelaten.
- (b) het systeem is de uitdrukking van de zuivere wetenschappelijke bevindingen over de verwantschap tussen de verschillende groepen organismen. Het begrip « nut » vindt hier geen plaats.

Het is duidelijk dat beide standpunten hemelsbreed van elkaar verschillen en de hieruit resulterende systemen dito. Een combinatie van beide zoals dit meestal gedaan wordt (cf. b.v. SIMPSON 1961) leidt bijgevolg tot moeilijkheden en tegenstrijdigheden.

B. De tweede fundamentele vraag is : welke zijn de onderlinge betrekkingen of affiniteiten tussen organismen ?

Hier kan men de meningen nogmaals in twee groepen indelen :

- (a) de affiniteiten tussen organismen zijn de uitdrukking van *gelijkenissen* tussen deze laatste. Dit is het *typologisch* standpunt (*sensu lato*).
- (b) de graad der onderlinge betrekkingen tussen organismen is het resultaat van hun *gemeenschappelijke afstamming*. Dit is het *fylogenetisch* standpunt (*sensu lato*).

In beide groepen vinden wij verschillende strekkingen.

a-1) Het principe van *gelijkenis* (typologisch principe) wordt door sommigen in een beperkte zin aangenomen. Dit is de zuivere *typologische school*, vertegenwoordigd vooral door botanici : TROLL, DANSER, DACQUÉ e.a. Iedere groep organismen heeft een fundamenteel bouwplan dat het *type* is van de groep (b.v. het weekdiertype, het chordatentype enz.). Het *type* is een ingebeeld wezen dat al de fundamentele plannen der lagere groepen in zich draagt; waar er uiteenlopende kenmerken zijn, zijn de kenmerken van het *type* de meest oorspronkelijke (« primitieve »). De

typologen noemen hun systeem « het natuurlijk systeem », dat wordt gedefinieerd als een classificatie die in de eerste plaats ons gevoel of onze zin voor de natuurlijke betrekkingen bevredigt, zonder dat er rekening gehouden wordt met een praktisch nut of een filosofische juistheid. De typologische classificatie heeft dus niets te maken met de historische werkelijkheid. Het is begrijpelijk dat dergelijke gedachten maar weinig aanhangers vinden.

a-2) De *fenetische school*, van zeer recente oorsprong, en waarvan de theoretici SNEATH en SOKAL zijn, erkent het bestaan en het belang van de « historische werkelijkheid ». Ze gaat echter uit van het standpunt dat deze werkelijkheid niet te reconstrueren is zoals ze was, en dat al de pogingen in die zin niets meer zijn dan een produkt van de menselijke geest, dus speculaties. Dit speculatief element wordt door de fenetische school geëlimineerd en vervangen door een realistische « approach », gebaseerd op *gelijkenis*. Deze kan, volgens de fenetici, berekend en gemeten worden, en de bekomen « taxonomische afstanden » tussen de organismen worden gebruikt voor het opbouwen van het systeem. De gehele methodiek steunt hier dus op de wiskunde; van daar de gebruikelijke naam voor de strekking, nl. de *numerieke taxonomie*; ook wordt ze de « fenetische taxonomie » en het « Neo-Adansonisme » genaamd, het laatste naar de 18e eeuwse botanicus Michel ADANSON, op wie de fenetici zich beroepen als op hun « geestelijke vader ». Een zeer groot aantal kenmerken wordt bij talrijke exemplaren gemeten, waarbij al de kenmerken als evenwaardig beschouwd worden. Een meer recente strekking in diezelfde beweging heeft een bepaald « afwegen » der kenmerken aanvaard, maar het principe is hetzelfde gebleven : met de historische verwantschap der organismen wordt geen rekening gehouden. Deze school van de numerieke taxonomie heeft thans talrijke aanhangers, vooral in de Angelsaksische landen; ze wordt het hevigst bestreden in Duitsland.

b-1) Veruit de meeste systematici zijn tegenwoordig voorstanders van het z.g. *klassiek fylogenetisch* of *evolutief systeem*. Het principe hiervan berust op de *evolutietheorie*. Iedere groep organismen ondergaat een evolutie, uitgedrukt in de veranderingen van zijn kenmerken. De verhoudingen tussen de groepen worden beoordeeld naar het « tempo en mode » (SIMPSON) van hun resp. evolutie. Het fundamentele principe is dus de *gemeenschappelijke afstamming*, maar sterk beïnvloed door overwegingen van structurele (dus typologische) aard. Waar beide in conflict komen, geven vele systematici (MAYR, SIMPSON) de voorkeur aan het structureel criterium. Zo worden b.v. de vogels en de z.g. reptielen (schildpadden, krokodillen, squamaten) op hetzelfde niveau geplaatst (als klassen), terwille van de sterk uitgesproken morfologische verschillen. Deze werkwijze is voor bepaalde auteurs (KIRIAKOFF) de aanleiding geweest zulke systemen te bestempelen als « verkapte of crypto-typologische systemen ».

b-2) De *cladistische school* legt ook de nadruk op de afstamming.

« Tempo en mode » van de evolutie worden hier echter aan de afstamming en aan de onderlinge geologische ouderdom ondergeschikt. Zo worden de vogels, de krokodillen en de squamaten op een lager taxonomisch niveau geplaatst dan de schildpadden die geologisch veel ouder zijn. Deze school wordt door de « klassieke » fylogenetici soms heftig aangevallen (b.v. MAYR 1965).

Indien wij nu de punten A en B op basis van de geschriften der vooraanstaande systematici vergelijken, dan stellen wij vast dat :

1° het principe van « nuttig zijn » voor een systeem zowel door de fenetici als door de « klassieke » fylogenetici aangenomen wordt;

2° dit principe door de zuivere (of « idealistische ») typologen en door de cladisten verworpen wordt, alhoewel om zeer verschillende redenen.

De vier voornaamste strekkingen in de systematiek steunen alle op waargenomen feiten. Het introduceren van een abstracte « type » door de idealistische typologen maakt echter hun doctrine praktisch voor iedereen onaanvaardbaar.

Wij dienen thans de vier voornaamste scholen epistemologisch te onderzoeken. Hiervoor echter zijn enkele voorafgaandelijke historische overwegingen noodzakelijk.

Sinds het ontstaan van een op feiten en niet langer op mythen en verhalen gebouwde systematiek, en tot het verschijnen in 1859 van DARWIN's « Origin of species » heerste de opvatting dat de *soorten* in de loop van hun geschiedenis onveranderlijk bleven, en dat iedere soort afzonderlijk geschapen werd. Al nam men, op zijn minst in de 19^e eeuw, de door de Bijbel geleverde « inlichtingen » niet meer letterlijk op, toch bleef het geloof vastgeankerd in een « speciale creatie » en in een « immanentie », d.w.z. onveranderlijkheid, der plant- en diersoorten. Bijgevolg, de enige mogelijke, ja de enige denkbare classificatie, was er een gebaseerd op gelijkenis.

Nà DARWIN echter kwam een principiële verandering in de inzichten. Het geloof in een organische evolutie, met een ontstaan van soorten uit andere soorten, en dus geleidelijke verandering in de loop der tijden, eerst half mystisch (DARWIN kon natuurlijk geen wetenschappelijke verklaring van de evolutie geven !), werd door de ontwikkeling der genetica en de vooruitgang van alle biologische wetenschappen, tot een quasi-zekerheid. Het kon moeilijk anders dan dat men ook het systeem der organismen aan de nieuwe gedachten trachtte aan te passen. Hieruit volgt de z.g. fylogenetische systematiek, die de afstamming der soorten uit elkaar, op zijn minst op papier, als leidend principe aanneemt.

III. EPISTEMOLOGIE DER MODERNE STREKKINGEN IN DE SYSTEMATIEK

Ieder systeem heeft, filosofisch gesproken, een waarde. Zodra wij voor een aantal voorwerpen een discriminatie invoeren, en b.v. de ronde voorwerpen van de vierkante scheiden, doen wij aan systematisch werk, omdat wij onze voorwerpen volgens een bepaald criterium rangschikken. In die zin, mag men de oude systemen der organismen (deze van ARISTOTELIS, PLINIUS, GESSNER, ALDROVANDI, BRISSON, BUFFON e.a.) niet als waardeloos veroordelen.

De *onderlinge waarde* der systemen kan echter wél ongelijk zijn. Voor wat betreft de natuurwetenschappen, is er een tak der wijsbegeerte die zich met de kritiek dezer wetenschappen bezighoudt. Deze tak noemt men de *epistemologie*.

Vermits er, zoals we al gezien hebben, verschillende hoofdcriteria of principes zijn waarop de biologische systemen gebouwd worden, is het noodzakelijk deze criteria of principes epistemologisch te bekijken en dan een besluit te trekken nopens de onderlinge waarde der bedoelde systemen.

Wij hebben gezien dat de twee voornaamste groepen der biologische systemen als hoofdcriterium de *gelijkenis*, resp. de *oorsprong* gebruiken. Wij hebben dus de *typologische* (*sensu lato*) en de *fylogenetische* (*sensu lato*) strekking in de systematiek.

A. De typologische (*sensu lato*) strekking

a) De zuivere typologische of idealistisch-morfologische school

De bezwaren tegen deze strekking werden het best door BLOCH (1956) samengevat. Bij zuiver wetenschappelijke uiteenzettingen gebruiken de typologen van deze school metafysische beelden of « Gestalten » : dit zijn hun *types* (zie blz. 11). Vaak worden die « Gestalten » : zelfs principieel gedacht, zo de « urbildliche Erkenntnisse » van TROLL, of het « diagrammatisch type » van REMANE. Dit laat toe de vraag te stellen : bezit een organisme een door onze zintuigen waarneembare realiteit, of is die realiteit deze van een *Platonisch idee* ? Deze laatste is niet waarneembaar, en is bovendien noch algemeen noch individueel. Een ideaal type echter bezit geen waarneembare realiteit en dient verworpen te worden, omdat het enige door de natuurwetenschappen erkende bestaan het *fysische* is. Vermits de idealistische typologen zich op de morfologie beroepen, is het hun niet toegelaten platonische ideeën te gebruiken. Dit is het grootste verwijt dat men aan de zuivere typologie kan maken.

b) De fenetische systemen

Deze erkennen geen types. Ze worden echter als typologisch beschouwd omdat hun criterium zuiver structureel is. Het verwijt gericht aan de idealistische morfologie kan ze niet treffen. Ze zijn realistisch en steunen op waarneembare feiten. De *graad van gelijkenis* is het criterium

waarop ze gebouwd worden, en om die graad te bepalen, gebruiken ze een aantal wiskundige methodes. Wat is echter *gelijkenis*? Het volstaat niet te zeggen « vogels gelijken meer op elkaar dan zoogdieren op elkaar gelijken »: in deze relatie vinden wij geen bepaling der eigenschappen die ze gelijk of ongelijk maken. En indien men deze bepaling wél geeft, dan is ze zuiver subjectief, dus willekeurig. Het stokpaardje der numerieke taxonomen, de « *overall similarity* » heeft geen zin; het is een zuiver metafysisch idee. Eigenlijk hangt die bepaling af van de persoon van de bepaler: ze is een subjectieve indruk door het onderwerp op deze laatste gemaakt. Daarom kan men, met GHISELIN (1966), de vraag stellen: willen wij organismen of onze reactie op organismen classeren? De numerieke taxonomen zeggen dat aan deze toestand verholpen wordt door wat ze « random sampling » noemen; de keuze der monsters kan echter niet anders dan willekeurig zijn, en de classificatie die eruit voortspuit heeft maar een schijn van orde, die in feite niet bestaat. Gelijkenis maakt geen deel uit van de inhoud der dingen: strikt gesproken, mag men niet zeggen dat een ding meer op het éne dan op het andere ding gelijkt (GHISELIN 1966).

Waarom kan men de gelijkenis niet kwantitatief uitdrukken? Hier nogmaals vinden wij het antwoord bij GHISELIN (1966). Gelijkenis is een verhouding. Indien een temperatuur van 80°F dubbel zo hoog is als een temperatuur van 40°F, dan is deze verhouding niet dezelfde indien we Celsius gebruiken: $40^{\circ}\text{F} = +4,4^{\circ}\text{C}$ en $80^{\circ}\text{F} = +26,7^{\circ}\text{C}$, zodat dezelfde verhouding wordt 6,1 in plaats van 2. De grond der zaak is dat, indien men iets meten wil, dan moeten de meeteenheden gelijkwaardig zijn. Wel, kenmerken en eigenschappen der organismen zijn niet gelijkwaardig. Het is onzinnig een lange staart en een rode neus met elkaar te vergelijken. Individuele kenmerken kunnen wel vergeleken worden, en een classificatie kan opgebouwd worden op basis van één kenmerk. Twee zulke classificaties bezitten echter geen onderling vergelijkingspunt. Daarom, er bestaat geen kwantitatieve evolutieve ratio in de graad van morfologische verschillendheid: « kwantitatieve gelijkenis is een metafysisch zelfbedrog ».

Verder, zowel GHISELIN (1966) als BLACKWELDER (1967), de twee meest recente critici van het neo-Adansonisme, trekken de aandacht op het feit dat de fenetische taxonomie geen methode is om vergelijkende gegevens te leveren, maar slechts een methode om deze gegevens te analyseren. Dit duidt de juiste plaats aan van het neo-Adansonisme in de systematiek: het is niets meer dan een der vele mogelijke methodes.

Eindelijk, de weigering der numerieke taxonomen, de oorsprong der organismen in aanmerking te nemen, berooft hun methode van ieder element van causaliteit. Ze registreren eenvoudig de huidige stand der evolutie, zonder enig inzicht in het proces zelf. Hun informatie is in die zin totaal ontoereikend. Met reden noemde SIMPSON (1961) de methode van de numerieke taxonomie « shallow and incomplete ».

B. De fylogenetische (*sensu lato*) strekking

a) De klassieke fylogenetische of evolutieve school

Dit is de school die tegenwoordig de grote meerderheid der systematici verenigt. De meest typische vertegenwoordigers ervan zijn de « twee groten » der huidige taxonomie, nl. MAYR en SIMPSON.

Welke zijn de bezwaren tegen deze overheersende strekking in de moderne systematiek? De kritiek van REMANE (1952) verdient betrekkelijk weinig aandacht. Hij meent dat de evolutieve « fylogenetische » systematiek ook idealistisch is: hier vervangt de voorouder het type, zodat de fylogenetische evolutie op een creationistische, dus metafysische idee steunt. De voorouder is in gelijke mate een « Urbild » als het ideale type van de typologen. Hier vergeet REMANE dat de voorouder noodzakelijk een fysisch bestaan heeft, in tegenstelling met het morfologisch type (KIRIAKOFF 1960). REMANE zegt echter ook dat de fylogenetische school zich eenvoudig de morfologische methodes toegeëigend heeft, zonder er iets nieuws aan toe te voegen, behalve de terminologie. Dit is slechts gedeeltelijk juist: andere dan morfologische methodes (zie blz. 4) worden in de moderne systematiek meer en meer gebruikt.

De essentie van de klassieke of evolutieve fylogenetische school ligt n.o.m. in de volgende zin van SIMPSON (1961, blz. 110): « A basic principle of taxonomic art is that its results should be useful ». Dit betekent 1° dat een begrip van « kunst » in de wetenschap binnengehaald wordt (een andere definitie van SIMPSON, ib., luidt: « ... taxonomy is really a combination of a science, most strictly speaking, and of an art »), 2° een begrip van « nut » op het voorplan gezet wordt. Beide moeten noodzakelijk in bepaalde gevallen met de zuivere wetenschap in botsing komen. En indien men bedenkt dat SIMPSON als subsidiair het principe beschouwt dat de verhouding tussen groepen organismen de basis van de classificatie moet vormen en dat deze verhouding de meest betekenisvolle moet zijn, biologisch gesproken, — dan moet in zulke botsingen de zuivere wetenschap het onderspit delven.

De structurele kenmerken spelen in de hier behandelde school een doorslaggevende rol. En alhoewel de klassieke fylogenetici zich op fylogenie beroepen, valt b.v. MAYR (1965) de op het zelfde principe steunende cladistische school heftig aan. Hierover meer in de volgende paragraaf.

In principe tenminste, steunt de klassieke fylogenetische of evolutieve school op de oorsprong en op de monofylie der groepen. In die zin ligt de *causaliteit* aan haar basis. Voor zover het afstammingsprincipe echter de eerste plaats aan het evolutieprincipe (in de zin van *structurele verandering*) moet afstaan, is deze basis maar gedeeltelijk en wankelbaar. Deze kwestie van de causaliteit zal bijgevolg in de volgende paragraaf behandeld worden.

b) De cladistische of consekvente fylogenetische school

Zoals gezegd, steunt het systeem hier op de afstamming en, in tegen-

stelling tot a) geeft deze laatste in alle gevallen de doorslag. Door allerlei omstandigheden is deze school minder bekend dan b.v. de fenetische. Onder de leidende aanhangers ervan telt men HENNIG (die de school in 1950 gesticht heeft), GÜNTHER, MEISE en KIRIAKOFF.

HENNIG gebruikt voor zijn theorie de naam « consekvente fylogenetische systematiek ». Onlangs (1965) heeft MAYR aan die school de benaming van « cladistische school » gegeven. Dit lijkt gerechtvaardigd, omwille van de grote verschillen tussen de gebruikelijke klassieke fylogenetische school (zie a) en de strekking die als eerste en overheersend criterium de afstamming heeft.

Beide strekkingen steunen weliswaar (de ene voorwaardelijk, de tweede volkomen) op de afstamming, dus op de opeenvolging van generaties vanaf een eerste voorouder. Aan de basis ligt dus een fysisch onweerlegbaar feit, de afstamming door voortplanting. Al de types (in de filosofische betekenis), van de originele tot de meest afgeleide (de originele types zijn hier de individuele semaforonten — zie bepaling in hoofdstuk 5, A — de afgeleide types zijn de semaforonten-groepen, dus individuen, soorten, genera, enz.), zijn materiële wezens, verbonden door het materiële feit der afstamming. Deze vormt de oorzaak van hun bestaan; samen vormen ze een fyletische reeks die zich hoofdzakelijk in de tijd materialiseert. Een fyletische reeks is per definitie monofyletisch. Dit is een onvoorwaardelijk postulaat, en het is het logisch gevolg van het feit dat iedere fyletische reeks een causaalketen is. Ieder erfelijk kenmerk verschijnt telkens éénmaal in dezelfde reeks, wat de constructie van een chronologische reeks toelaat. Een dergelijke reeks is een produkt van de causaalketen zoals deze door de theorie van de ontogenese wordt gepostuleerd (DINGLER 1954). De wet der causaliteiten vindt dus logisch en ongedwongen haar toepassing in de fylogenetica (*sensu lato*) als geschiedkundige wetenschap. Voor zover het systeem de reconstructie van de fyletische reeksen voor doel heeft, heeft het een grondslag van causaliteit. Anderzijds, kan de « gelijkenis » (in de breedste zin) slechts dan een filosofische betekenis hebben als ze causaal veroorzaakt wordt. In feite is het ook zó in de grote meerderheid der gevallen : de « gelijkenis » is het gevolg van een gemeenschappelijke oorsprong. Hierbij weze echter met klem gezegd dat het hier, omwille van de talrijke uitzonderingen, om een feit en niet om een principe gaat. Aangezien echter de gelijkenis een resultaat van de gemeenschappelijke afstamming is, houdt dit feit een verklaring van oorzaak en gevolg in. Chronologisch gesproken, heeft natuurlijk de oorzaak de voorrang op het gevolg. In de zuivere logica moet een op de oorzaak gegrond systeem dan ook voorrang genieten boven een systeem gegrond op het gevolg. Epistemologisch gesproken, moet dus aan de fylogenetische systemen de voorkeur gegeven worden boven de typologische (*sensu lato*).

Wij hebben gezien dat de klassieke fylogenetische systematiek epistemologisch een aantal bezwaren oproept. Blijft te onderzoeken of de cladistische strekking ook kan bevochten worden en op welke gronden.

MAYR (1965) verwijt aan de cladisten dat zij aan speculatie doen, en dat hun methode eenvoudig uit vergelijkingen tussen recente vormen bestaat, met willekeurige gevolgtrekkingen. Was het inderdaad zo, dan zou er tussen de cladisten en de klassieke fylogenetici geen verschil bestaan, omdat de door MAYR beschreven methode precies die der laatsten is. In feite, heeft MAYR van de theorie van het cladisme niets begrepen. Een kenmerk speelt er een rol in, niet omdat het « belangrijker » is dan de andere, maar uitsluitend omdat een bepaalde reeks, vóór en na afsplitsing van de moederreeks, dit bepaald kenmerk verworven heeft. Het is het ontstaan van dit kenmerk, gepaard met de reproductieve isolatie, dat de afsplitsing bewijst en toelaat de nieuwe reeks als een taxonomische eenheid te erkennen. Er kunnen dan tientallen andere kenmerken van beide groepen al dan niet overeenstemmen, dat doet niets ter zake. Eens dat de afsplitsing is bewezen, en dat het geologisch ogenblik van haar ontstaan is vastgesteld, spelen de holomorfologische gelijkenissen en verschillen geen rol meer. Een enorme oorzaak van willekeur en speculatief handelen (het afwegen en het vergelijken van kenmerken) verdwijnt dus bij de cladistische methode. Het is n.o.m. duidelijk dat dit laatste een groot voordeel boven de klassieke methode biedt. Epistemologisch is bijgevolg de *consequente fylogenetische systematiek* (HENNIG) of het *cladisme* (MAYR) de « beste » die bestaat.

De ontoereikendheid van het fossiel materiaal (« fossil record ») schijnt echter een onoverkomelijke moeilijkheid te zijn voor het vaststellen van de tijdstippen der afsplitsing van de groepen. Inderdaad, in de huidige staat van onze kennis en van onze technieken, kan een consequent fylogenetisch systeem slechts gedeeltelijk opgebouwd worden. De op *synapomorfieën* (voor definitie, zie hoofdstuk IV, B) gebaseerde methode van HENNIG geeft ongetwijfeld betere resultaten dan al de andere. Men mag echter nooit de fundamentele vaststelling uit het oog verliezen, dat *in geen enkel bekomen resultaat 100 % zekerheid bestaat.* Het kan desniettemin door de vooruitgang van onze kennis en door de aanwending van nieuwe technieken geleidelijk verbeterd worden. Degeen die aan de fylogenetische principes deze staat der zaken verwijten, getuigen van een totaal onbegrip van de biologische realiteit.

IV. KENMERKENLEER OF KARAKTEROLOGIE

Alhoewel zij niet het enig materiaal voor de onderzoeken en de gevolgtrekkingen der taxonomen vertegenwoordigen, toch vormen de « kenmerken » der organismen de overgrote massa van dit materiaal. Zoals gezegd in hoofdstuk I, kunnen de gebruikte kenmerken van allerlei aard zijn : er zijn morfologische (die in feite het grootste aandeel voor zich opeisen), fysiologische, ecologische, biochemische, ethologische en genetische trekken waaraan men de hoedanigheid van kenmerken kan toeschrijven. De factoren *tijd* en *ruimte*, alhoewel belangrijk en in vele

gevallen doorslaggevend, maken, zoals reeds gezegd, geen deel uit van de eigenlijke kenmerkenleer, omdat ze niet als « kenmerken » kunnen beschouwd worden. Ze worden dan ook in hoofdstuk VI afzonderlijk behandeld. Het geheel der morfologische en andere bovenvernoemde kenmerken vormt de holomorfe van een organisme (HENNIG 1950).

Behalve in de numerieke taxonomie, worden meestal niet al de waarneembare kenmerken gebruikt (de fenetici stellen zich overigens tevreden met een paar honderd, dus maar een fractie van de bestaande kenmerken), en dit vooral op het hoger niveau van het taxonomisch onderzoek, nl. waar het om gevolgtrekkingen gaat. In die zin kan men *positieve* en *negatieve* kenmerken erkennen. Slechts de eerste hebben een taxonomische betekenis. Indien men echter zegt dat de kenmerken niet dezelfde « waarde », ofwel niet dezelfde « betekenis » hebben, dan hebben die termen maar een figuratieve zin. « Waarde » en « betekenis » zijn geen synoniemen, en het woord « waarde » is eigenlijk van geen toepassing op holomorologische bijzonderheden. Herinneren wij er aan dat in de numerieke taxonomie al de kenmerken dezelfde waarde bezitten, wat die « waarde » van elke « betekenis » berooft. Zie ook de epistemologische beoordeling van deze begrippen in hoofdstuk III.

Vanuit het standpunt van de « betekenis » der kenmerken voor het (niet fenetisch) taxonomisch werk, kunnen wij deze kenmerken van uit twee gezichtspunten beoordelen.

A. Met de meeste systematici, kunnen wij de kenmerken in *homologe* en *analoge* indelen. De leer van homologieën en analogieën werd in detail door REMANE (1852) uitgewerkt.

Meestal worden de homologieën gedefinieerd als gelijkenissen die het resultaat zijn van een gemeenschappelijke oorsprong. Voorbeeld : het z.g. *archaedictyon* d.w.z. een dichte netachtige vleugeladering bij bepaalde groepen insekten. Deze structuur komt bij de oudste gekende insekten voor, nl. bij de Palaeodictyoptera uit het Carboon. Men vindt haar terug bij de recente en fossiele libellen, de eendagsvliegen, de recht- en de z.g. netvleugeligen.

Kenmerken die niet het resultaat zijn van een gemeenschappelijke oorsprong, maar van een noodzakelijke aanpassing aan dezelfde levenswijze of functie, worden dan analoog genaamd. Voorbeelden : de karakteristieke lichaamsvorm bij « vissen » en bij cetaceeën, een gevolg van het leven in het water. De springpoten der kangoeroe's, der springmuizen, der sprinkhanen en der vlooien, werden van hun resp. voorouders onafhankelijk uit gewone poten ontwikkeld om dezelfde functie te vervullen. Al deze gevallen worden als convergenties beschouwd (zie hoofdstuk V,B).

Historisch gesproken, mag echter het begrip « homologie » niet in een fylogenetische zin gebruikt worden. Zoals INGLIS (1966) het laat opmerken, had de schepper van het begrip, OWEN (1843), het alleen over de *gelijkenis*, zonder er een fylogenetisch aspect bij te betrekken.

Zijn definitie luidde: « (homology is) the same organ in different animals under every variety of form and function ». In zijn tijd, was er trouwens nog geen sprake van « fylogenie ». In feite, heeft de gehele door REMANE beschreven methodiek voor de vaststelling der homologieën een beslist typologische kleur. Deze auteur is typoloog en zijn gevolgtrekkingen hebben een zuivere fenetische basis.

De door REMANE uitgewerkte criteria zullen wij resumeren, omdat ze in de moderne taxonomie kunnen gebruikt worden, op voorwaarde dat men de gevolgtrekkingen in een fylogenetische zin maakt. Ze moeten liefst niet afzonderlijk gebruikt worden, en sommige ervan zijn slechts hulpcriteria.

a) Hoofdcriteria.

1° het criterium van gelijke plaats in een organisme of een systeem; deze plaats kan topografisch zijn (b.v. de ligging van de lever, van de ovariën enz.) of als een geheel fungeren in een structuur (b.v. de verschillende beenderen in de schedel der gewervelden);

2° het criterium van de bijzondere hoedanigheid der structuren (b.v. structurele bijzonderheden laten ons toe de chorda en de zenuwstreng der manteldieren met dezelfde structuren der gewervelden te homologiseren, niettegenstaande de grote verschillen in de algemene bouw);

3° het criterium der tussenvormen, door vergelijking der ontogenesen of der volwassen organismen (b.v. het reeds door GOETHE bemerkte grote verschil tussen het os intermaxillare van een pad en van een olifant, en van de tussenvormen die deze structuren verbinden).

In de drie categorieën komen vaak moeilijke gevallen voor, reden waarom REMANE het gelijktijdig gebruik ervan aanbeveelt. Voorbeeld: de homologie tussen de incus en de malleus der zoogdieren enerzijds en het quadratum en het articulare der sauropsiden anderzijds kan vastgesteld worden op grond a) van de ontogenese, b) van de tussenvormen gevonden bij de fossiele Theriodonta.

b) Hulpcriteria.

Deze zijn bijzonder behulpzaam in gevallen van eenvoudige organismen (de meeste eencelligen, vele coelenteraten enz.).

1° hoe talrijker de verwante soorten zijn die een gemeenschappelijk kenmerk bezitten, hoe waarschijnlijker de homologie is (b.v. een verkorte derde tasterlid bij meer dan 200 soorten van de loopkeveronderfamilie Bembidiinae);

2 hoe meer andere kenmerken bij verwante organismen overeenstemmen, hoe hoger de waarschijnlijkheid van een homologie, op voorwaarde dat die kenmerken niet met elkaar door functionele noch ontwikkelingsfysiologische oorzaken in correlatie staan (b.v. sterke temporalia verbonden met de ontwikkeling van een crista sagittalis; graaf-

poten, verkorte oren, gereduceerde ogen bij de niet-verwante *Spalax* [knaagdier], mol [insekteneter] en *Notoryctes* [buideldier], alle drie gravende dieren);

3° hoe vaker een kenmerk bij niet-verwante soorten voorkomt, hoe kleiner de waarschijnlijkheid van een homologie (b.v. de aanwezigheid van haemoglobine bij slakken, vele ringwormen, muggen van de familie Tendipedidae).

Mits verschillende dezer criteria te gebruiken, kan men, naar REMANE, in de meeste gevallen analogieën van homologieën onderscheiden. Vermelden wij echter dat bepaalde structuren door de ene auteur niet, door een andere wél als homologieën beschouwd worden, dit in verband met de eigenlijk weinig duidelijke definitie van het begrip homologie. Het gebeurt b.v. dat vormen, die geen nauwe verwantschap vertonen, gelijk uitzierende structuren bezitten, die bij de tussenvormen afwezig zijn. Zo bezit de gorillaschedel een benige kam; een geheel gelijkuitziende kam bezit ook de hyaena. Zelfs bij de naastverwanten van de gorilla, b.v. de chimpansee, vindt men geen crista sagittalis, en bij lagere primaten zeer zelden. NAEF e.a. geven aan dergelijke gevallen de status van homologieën. PLATE (1922) noemt ze *homoiologieën*.

Het begrip « homologie » in een fylogenetische zin, alhoewel historisch onjuist, is echter het enige dat in de fylogenetische systematiek van betekenis kan zijn. REMANE's criteria kunnen in vele gevallen met succes aangewend worden. De gevolgtrekkingen dienen echter zoals gezegd in een andere geest gemaakt.

B. In de cladistische of konsekvente fylogenetische systematiek erkent men ook twee groepen kenmerken, nl. de plesiomorfe en de apomorfe. De eerste zijn de oorspronkelijke, reeds bij de voorouders aanwezige en in de loop der evolutie zeer weinig of niet gewijzigde kenmerken. De tweede zijn « nieuwe » kenmerken, verworven in de loop der evolutie, in de regel door een wijziging der plesiomorfe kenmerken; ze waren dus bij de voorouders niet aanwezig. Plesiomorf en apomorf zijn eigenlijk nieuwe (HENNIG 1950) en veel betere termen voor « primitief », « oorspronkelijk », « gegeneraliseerd » enerzijds, en « secundair », « afgeleid », « gespecialiseerd » anderzijds, die in de literatuur vaak op een eerder bonte manier worden gebruikt. In een zekere mate vallen de plesiomorfe kenmerken met de analoge, en de apomorfe met de homologe samen; dit echter alleen in een beperkte zin, langs de vaststelling dat de apomorfe kenmerken *positief*, terwijl de plesiomorfe *negatief* zijn i.v.m. hun betekenis voor de fylogenie, zoals het ook het geval is met de homologieën resp. de analogieën. Over het onderscheidelijk gebruik der plesio-, resp. apomorfe kenmerken, wordt in het volgend hoofdstuk een en ander gezegd.

V. BEGINSELEN EN METHODES VAN DE CLADISTISCHE SYSTEMATIEK

A. De basis-eenheid van het cladistisch of consequent fylogenetisch systeem is niet de soort noch het individu, maar een *individu bekeken gedurende een gegeven kort tijdstip van zijn leven*. Dit is de *semaforont* (HENNIG 1950). Het ideaal is natuurlijk een organisme bekeken op iedere fractie van ieder ogenblik van zijn leven. Voor onderzoeksdoeleinden kunnen wij echter grovere indelingen in overweging nemen. De holomorfe van een individu verandert weliswaar bestendig. Zijn leven kan echter in tijdperken ingedeeld worden waarin de verandering veel trager gebeurt, b.v. : ei — larve — pop — imago van een insect. Verder kunnen wij hier verschillende embryogenetische stadia onderscheiden, daarna de larvale stadia enz., dit alles naargelang de natuur van het organisme. Van een beperking in de keuze van semaforonten kan geen sprake zijn.

Als eerste taak van de taxonoom zien wij dus de vaststelling dat verschillende semaforonten tot bepaalde soorten behoren. De moeilijkheid is echter dat de soorten (als reële verschijnselen, onafhankelijk van het menselijk waarnemingsvermogen) eenheden zijn die morfologisch noch genetisch kunnen gedefinieerd worden. Ze zijn nl. *voortplantings- en niet gelijkenis-gemeenschappen* (HENNIG 1965; zie ook hoofdstuk VII). Het zijn bijgevolg de *hologenetische* (d.w.z. voortplantings-) betrekkingen tussen al de organismen, die aan de basis liggen van het cladistisch systeem, in tegenstelling met de systemen gebaseerd op morfologische gelijkenis.

B. Dit betekent niet dat de holomorfologische kenmerken van geen belang zijn. Integendeel, in de huidige staat onzer kennis, vormen zij het grootste deel van onze informatie. Ze worden echter in de cladistische taxonomie op een andere wijze gebruikt dan in allerlei fenetische systemen. Zoals HENNIG (1965, bl. 102) zegt, bestaat dit grondig verschil in het feit dat de consequente fylogenetische systematiek het concept van « gelijkenis » verbreekt; wij zouden kunnen zeggen « ontleeft ».

Gezien de verschillen tussen organismen *historisch zijn ontstaan, als gevolg van kenmerkenveranderingen in de loop van de evolutie*, is de grootte der huidige verschillen tussen organismen van weinig belang in het fylogenetisch onderzoek. Wat telt, is de *verhouding der huidige kenmerken tot de vroegere*. Daarom erkennen wij verschillende categorieën van gelijkenis.

Deze « ontleding » van het gelijkenisconcept vindt trouwens haar oorsprong in het reeds lang gekend verschijnsel van *convergentie*, vaak in verband met homo- en analogieën. Convergentie is gelijkenis tussen kenmerken van verschillende soorten, ontstaan onafhankelijk van elkaar als resultaat van evolutie. Uit « ongelijke » voorouders hebben wij dus

«gelijke» nakomelingen. Aangezien de oorsprong der convergerende groepen of vormen verschillend is, is een systematische groep bestaande uit dergelijke vormen *polyfyletisch*. Voorbeeld: de vroegere «zwemvogels», «roofvogels», «klimvogels», «waadvogels» enz. Geen enkele evolutionist zal een polyfyletische groep als «natuurlijk» beschouwen.

Een systematische groep is echter niet altijd monofyletisch alleen omdat ze geen «convergenties» insluit, zoals zóvele systematici nog geloven. Dit omdat wij plesiomorfe en apomorfe kenmerken moeten onderscheiden. De eerste zijn, zoals uitgelegd, in de loop van vele speciaties onveranderd gebleven. Het gemeenschappelijk bezit van plesiomorfe kenmerken (*symplesiomorfie*) is geen bewijs van monofylie (zie blz. 32), dus van nauwe verwantschap tussen bedoelde groepen. Het is het gemeenschappelijk bezit van een of meer apomorfe kenmerken (*synapomorfie*) dat op een nauwere verwantschap wijst.

HENNIG (1965, blz. 104) heeft groepen, gebaseerd op symplesiomorfieën, *parafyletische* groepen genoemd. Zulke groepen zijn talrijk in onze classificaties, b.v. de «Protostomia», de «Vissen», de «Reptilia», de «Apterygota», de «Symphyta» en vele andere.

(a) Alleen de monofyletische groepen komen in aanmerking bij het opbouwen van een cladistisch systeem. Monofylie is het corollarium van synapomorfie, en dit postulaat ligt aan de basis van de gehele consequente fylogenetische systematiek. De filosofische gegrondheid van deze laatste, vergeleken met de z.g. klassieke «fylogenetische» maar in feite pseudofylogenetische of cryptotypologische systemen (KIRIAKOFF, 1956, etc.), werd reeds besproken (zie hoofdstuk III).

(b) Een tweede basisprincipe van de cladistische taxonomie is dat van de dichotomie. Bij iedere speciatie, en bijgevolg bij het ontstaan van iedere taxonomische groep, hebben wij twee monofyletische eenheden: zuster groepen, waarvan één tenminste één apomorf kenmerk bezit, of beter een kenmerk dat apomorf is t.o.v. de andere groep (*relatieve apomorfie*). Dit is het principe van de deviatie (HENNIG 1950). Dit is waar voor deze andere groep t.o.v. andere kenmerken. Men heeft dus een mozaïek-verdeling van relatief apomorfe en relatief plesiomorfe kenmerken in verwante eenheden. Deze verdeling kreeg de naam van specialisatie-kruisingen of heterobathmie (TACHTAJAN, 1959). Ze is dus een voorafgaande voorwaarde voor het vaststellen van fyletische betrekkingen tussen taxonomische eenheden. Het gehele consequent-fylogenetisch systeem steunt hier bijgevolg op. De schorpioenvliegen bezitten b.v. als apomorf kenmerk het opbouwen van de cocons uit speeksel, zoals de andere orden van de grote groep Mecoptera (schubvleugeligen, kokerjuffers, tweevleugeligen en vlooien). Vergeleken met deze andere groepen hebben ze echter een aantal plesiomorfe kenmerken, b.v. de structuur van de vleugels.

De heterobathmie zou waardevolle informatie geven over de opeen-

volging van de evolutieve verschijnselen bij de soorten uitgaande van hun gemeenschappelijke voorouders. HENNIG (1965, blz. 107) vergelijkt de mozaïek der heterobathmische kenmerken met een stereoscoop, waar beide tweedimensionele beelden samen driedimensioneel worden. Dit inzicht schijnt ons wat optimistisch te zijn, vermits de waarneembare kenmerken deze niet insluiten die in de loop der vroegere evolutie ver-

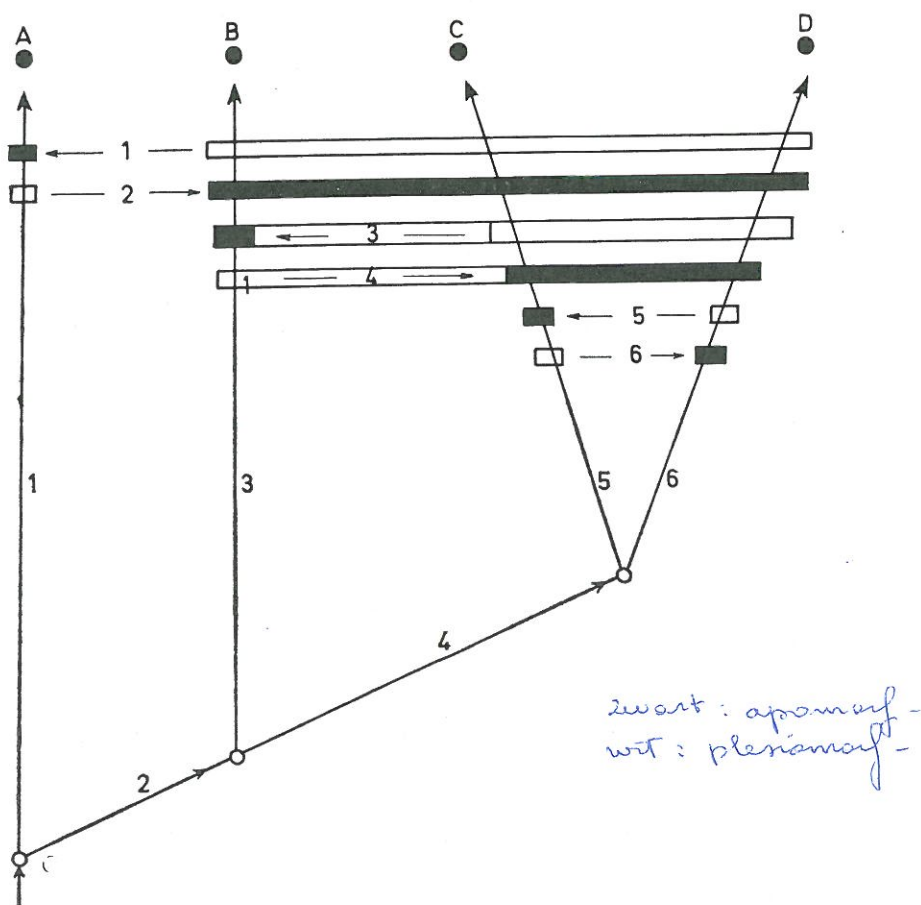


Fig. 1.

In een cladistisch systeem heeft iedere monofyletische groep **autapomorphe kenmerken** (zwarte vierkantjes). In groepen B + C + D en C + D duiden de zwarte strepen aan dat de autapomorphe kenmerken 2 en 4 tegelijkertijd **synapomorphe kenmerken** zijn van die twee groepen. Pijlen verbinden de apomorphe kenmerken met hun **vroegere** plesiomorphe toestanden die in andere groepen aanwezig zijn (witte vierkantjes en strepen). Het gebruik van hetzelfde nummer duidt de manier aan waarop de verbindingen van fylogenetische verwantschap (1, 2, 3, 4, 5, 6) uit de veranderingreeks (1, 2, 3, 4, 5, 6) der kenmerken kunnen bepaald worden. Het systeem steunt dus op reeksen veranderingen van kenmerken. (Naar HENNIG 1966, fig. 22, gewijzigd).

loren zijn gegaan, en die in sommige gevallen juist een heterobathmische betekenis gehad hebben. Het element van onzekerheid, zo vaak aan de « fylogenetici » verweten, blijft dus bestaan. Alleszins is het door de hier beschreven methode sterk gereduceerd.

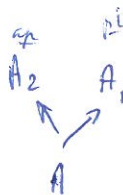
Deze methode geldt natuurlijk ook voor de andere kenmerken dan de morfologische: fysiologische, biochemische, zelfs ethologische. Er bestaat geen de minste aanleiding om ze op een andere wijze te behandelen.

c) Een bijzonder aspect is dat van de z.g. incongruenties, d.w.z. uiteenlopende kenmerken bij verschillende ontwikkelingsstadia of generatiewisselingen. Dit is bijzonder waar o.m. voor de insekten, en het meest treffend voorbeeld is de noodzakelijkheid van een afzonderlijke classificatie voor poliepen en kwallen bij de Hydrozoa. Deze moeilijkheid is echter slechts reëel in de morfologische (fenetische) systematiek, omdat de cladistische systematiek de organismen niet naar hun gelijkenissen classeert, maar naar de graad van hun fyletische betrekkingen. Indien één enkel ontwikkelingsstadium of generatie de nodige synapomorfieën vertoont, kan hierop het monofyletisme van de bedoelde eenheid vastgesteld worden.

Het chorologisch en het paleontologisch aspect in de cladistische taxonomie maakt het onderwerp uit van hoofdstuk VI.

d) Een ander principe van de hier uitgelegde theorie is de taxonomische coördinatie der zuster groepen, d.w.z. het toekennen hieraan van dezelfde taxonomische rang, b.v. geslacht, familie, orde, enz. Indien wij de monotremen als een zuster groep beschouwen van de eutheriën, dan hebben wij twee groepen van dezelfde taxonomische waarde, b.v. onderklassen. En indien bij de Eutheria, de Marsupialia en de Placentalia zuster groepen zijn, dan hebben wij b.v. twee infraklassen die deze namen dragen. Dit principe van taxonomische coördinatie der zuster groepen toont bijzonder duidelijk de noodzakelijkheid aan van een zeer nauwkeurige beoordeling van de fyletische betrekkingen der bedoelde entiteiten.

e) De beoordeling van de toe te kennen taxonomische rang hangt af van de *ouderdom* der betrokken groepen, en wordt dus meer in detail behandeld in hoofdstuk VI. Het principe echter van de coördinatie der zuster groepen vloeit voort uit een ander postulaat. Er wordt aangenomen dat de zuster groepen dezelfde ouderdom bezitten. Gegeven dat groep A zich op een bepaald ogenblik in twee splitst, en dus twee groepen, A₁ en A₂ geeft, de ene plesiomorf, de andere apomorf, dan neemt men aan dat de groep A tot haar eind gekomen is en zich totaal in haar beide dochter groepen A₁ en A₂ opgelost heeft. Vele systematici nemen dit standpunt niet aan. Voor hen, blijft A bestaan, zodat wij na de splitsing in plaats van geen A, vervangen door A₁ en A₂, nog steeds A en bovendien A₂ (de apomorfe groep) hebben. Hun argument is dat A (= A₁), als plesio-



morf, onveranderd is gebleven en dat er geen aanleiding bestaat tot het erkennen van een A_1 , dat er van verschillend is. Dit is een zuiver fenetische redenering. In dit geval moet aan de (moeder)soort een onbeperkte levensduur worden toegeschreven (zie figuur 2): een « soort »

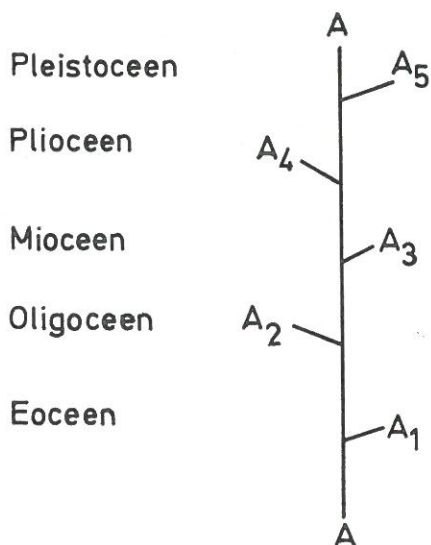


Fig. 2.

kan bijgevolg « dezelfde » blijven gedurende gehele geologische tijdperken, evolueert dus niet, wat als regel onzin is. Afgezien hiervan, schijnt het toch redelijk dat de splitsing de natuur van een soort, als voortplantingsgemeenschap (zie begin van dit hoofdstuk), dermate wijzigt dat ze niet meer dezelfde is. Inderdaad, tot op het ogenblik der splitsing, bedroeg de voortplantingsgemeenschap A, zegge n leden met y genen en kenmerken, alle leden onderling kruisend en vruchtbaar. Na splitsing, verlieten de voortplantingsgemeenschap, zegge p leden met z genen en kenmerken. De voortplantingsgemeenschap wordt dan n-p. Dit is geen zuiver kwantitatief verlies, zoals het b.v. na een kata-

stroof zou kunnen gebeuren (een vloedgolf verslindt p leden van de gemeenschap...); het is hiernaast ook kwalitatief omdat de p afgescheurde leden een nieuwe, afgezonderde voortplantingsgemeenschap gevormd hebben. Het apomorf kenmerk dat aan de afgescheurde groep vóór de splitsing eigen was, maakte toch deel van het soort-patrimonium uit. Door de splitsing (dus, het ontstaan van een voortplantingsisolatie) werd dit deel van het soortpatrimonium aan de moedergroep ontrukkt. Haar natuur werd hierdoor gewijzigd, en ze werd van moeder- tot zustergroep, nl. de plesiomorfe.

Deze redenering moet in verband gebracht worden met het principe van de coördinatie geologische ouderdom/taxonomische rang. Door haar te verwerpen, wordt de toepassing van dit principe onmogelijk. Dit zou, op zijn beurt, het binnensmokkelen van fenetische overwegingen in een z.g. fylogenetisch systeem meebrengen.

Anderzijds, dient rekening gehouden te worden met het feit dat iedere soort in de loop van de tijd veranderingen ondergaat (en in de eerste plaats, van genetische aard), dus evolueert. Er komt dus onvermijdelijk een ogenblik dat zij een andere soort wordt. Dit ogenblik dat, zoals pas gezegd, genetisch wordt geconditioneerd, wordt meestal op de basis van morfologische veranderingen vastgesteld, naar een subjectieve beoordeling van de betrokken systematicus. Dit element van subjectiviteit wordt door het bovenbeschreven principe uitgeschakeld.

Om op een praktische manier de bestaansgrenzen van een soort te bepalen, kan de door HENNIG (o.m. 1966, blz. 58-59, fig. 14) voorgestelde methode aangehaald worden (zie ook hoofdstuk VI, B en figuur 3). Deze grenzen worden bepaald, aan het « onderste » uiteinde, door het ontstaan van een soort, als een onafhankelijke voortplantingsgemeenschap, en, aan het « bovenste » uiteinde, door het ogenblik waarop de nakomelingen hiervan ophouden als een homogene voortplantingsgemeenschap te bestaan. Deze methode legt de nadruk op twee opeenvolgende speciaties, en wordt soms gekritiseerd omwille van de té grote nadruk die hierop gelegd wordt. Haar voordeel ligt in een duidelijke afgrenzing van de « levensduur » van een soort.

C. Wij hebben gezien dat de verwantschap tussen groepen organismen niet door *symplesiomorfieën* maar door *synapomorfieën* bepaald wordt. Dit is een gemakkelijk te verrechtvaardigen principe. *Plesiomorfe* kenmerken bestaan bij al de leden van een bepaalde groep, *apomorfe* kenmerken echter niet. *Metamerie* is een gemeenschappelijk kenmerk van al de gelede dieren, zowel de ringwormen als de geleedpotigen. Gelede poten kenmerken al de geleedpotigen. De *hexapodie* echter, een verdere ontwikkeling van de *artropodie*, vindt men slechts bij een deel van de geleedpotigen. Dit betekent dat dit deel door een *synapomorfie* gekenmerkt wordt, met name door een *apomorf* kenmerk dat bij bepaalde groepen geleedpotigen voorkomt: de Collembola, de Protura, de Diplura en de Insecta. Wij verenigen dan die groepen in een grote afdeling Hexapoda. Afwijkingen, die zich gedurende de ontogenese voordoen, zijn hier van geen tel (cf. B, c in dit hoofdstuk), b.v. de *hexapodie* gedurende bepaalde larvale stadia bij sommige duizendpoten, de abdominale extremititeiten die zich vertonen gedurende de embryogenese van vele insecten, enz.

In de gebruikelijke systemen, die oorspronkelijk zuiver typologisch waren, en door het fylogenetisch gedachte maar zwak en dan nog vooral theoretisch beïnvloed werden, vindt men talrijke « hogere » en « lagere » eenheden, opgebouwd op *symplesiomorfieën* (*parafyletische groepen*, zie hoger B). In de laatste tijden heeft men veel van die groepen, als polyfyletisch zijnde, geplitst (vissen, kruipende dieren, tweeslachtigen bij de gewervelden), echter niet altijd op een zuiver fylogenetische wijze (zie hoofdstuk VIII). Oude begrippen en ingewortelde voorstellingen hebben echter een taai leven, en zelfs op een universitair niveau hoort men nog over prikken als « vissen » spreken en dergelijke ongerijmdheden.

Vele voorbeelden van een zuiver fylogenetische beoordeling der groepen vindt men in het moderne systeem der insecten, dank zij vooral HENNIG. Wij geven hier slechts één voorbeeld uit de reeks. Men heeft de Hymenoptera bij de plesiomorfe insecten geplaatst omwille van de structuur der uitwendige genitaliën der wijfjes: deze behoren tot het plesiomorfe, z.g. orthopteroïde type, met drie paar valven die samen een, hier tot angel omgebouwde, legbuis vormen. Later heeft men echter gevonden dat de Hymenoptera hun cocon met het produkt van de speeksel-

(Hymenoptera - Mecoptera)
legbuis plesiom

klieren bouwen, op dezelfde wijze als de leden van de meest apomorfe insektengroep, nl. de Mecoptera (cf. B, b in dit hoofdstuk), terwijl bij de plesiomorfe groepen de cocon met de produkten van de buisjes van Malpighi wordt gebouwd. Aangezien een synapomorfie een positieve factor is bij de beoordeling van de verwantschappen, terwijl een symplesiomorfie in dit verband neutraal is, verenigt men thans de Hymenoptera met de Mecoptera in één « hogere », de meest apomorfe groep der insekten.

In veruit de meeste gevallen kan een specialist apomorfe kenmerken van plesiomorfe onderscheiden, op zijn minst in « zijn » groep, en hierop steunend, kan hij in het systeem hiervan verbeteringen aanbrengen. Over de behandeling van de *convergenties* (die vaak moeilijk te beoordelen zijn) hebben wij in hoofdstuk IV, A gesproken.

VI. HET CHOROLOGISCH EN HET PALEONTOLOGISCH ASPECT VAN DE CLADISTISCHE SYSTEMATIEK

A. De chorologie.

Het *chorologisch element* in de biologie omvat alle vormen van de verbreiding der organismen in de ruimte. Er zijn twee voornamelijk aspecten van de chorologie, die in vele gevallen min of meer intiem met elkaar verbonden zijn :

- (a) het zuiver aardrijkskundig aspect;
- (b) het ecologisch aspect.

Dit laatste wordt meestal apart onderzocht, als voorwerp van de biologische deelwetenschap de *ecologie* (in onze taal vaak foutief « *œcologie* » gespeld). De geografische verbreiding der dieren wordt door de *dierenaardrijkskunde* behandeld, en sommige zoögeografen bemoeien zich bijzonder (b.v. DARLINGTON 1957) om beide aspecten zo duidelijk mogelijk uit elkaar te houden. Contacten en zelfs overlappingsen van beide facetten zijn evenwel legio. Voor de moderne systematiek is dit echter geen bezwaar, vermits ze én de *dierenaardrijkskundige* én de *ecologische* informatie ten nutte tracht te maken. Beide aspecten worden hier afzonderlijk behandeld.

a) De *dierenaardrijkskunde*.

De z.g. « klassieke » fylogenetische systematiek heeft in de laatste decennia veelvuldig gebruik gemaakt van de verspreiding der dieren. Dat gebruik wordt echter tot de soortcategorie beperkt, en meer bepaald tot de z.g. geografische rassen of ondersoorten (*subspecies* van de officiële dierkundige nomenclatuur, cf. hoofdstuk IX). Het werd bovendien in een zuiver typologische geest gemaakt. De procedure is nogal simplistisch : al de vormen die naar de mening van de onderzoeker morfologisch « minder » dan op het soortniveau van elkaar verschillen, worden als

rassen van één soort beschouwd. Vooral in de vogelkunde hebben wij talrijke voorbeelden van deze handelwijze. Eén voorbeeld volstaat: men heeft bij de Noordamerikaanse zwartkopboomklever (*Sitta canadensis*) de vormen uit Korsika (*S. whiteheadi*), uit Kleinazië (*S. krueperi*), uit China (*S. villosa*, *S. yunnanensis*, *S. bangsi*, *S. corea*) als ondersoorten gevoegd, zonder zich de vraag te stellen op welke manier deze uiterst merkwaardige soortverspreiding tot stand kon komen. Bij de nog overheersende typologische geestesgesteldheid, heeft men tot nog toe weinig gedaan om zulke « soorten » tot normale afmetingen te reduceren.

De cladistische systematiek hecht aan de geografische verspreiding der organismen een zeer groot belang. Hiervan kan in vele gevallen gebruik gemaakt worden om uiterst betrouwbare gevolgtrekkingen te maken omtrent de taxonomische status van de betrokken vormen. Om het pas besproken voorbeeld te gebruiken, staat het ongeveer vast dat de meeste vernoemde « ondersoorten » van de zwartkopboomklever onafhankelijk uit verwante soorten ontstaan zijn. Er zijn in het Holarctisch faunistisch gebied een goede dozijn soorten *Sitta*, met als apomorf kenmerk een zwart kapje bij sommige soorten; dit kon echter op verschillende plaatsen ontstaan: op Korsika, in Syrië, in Noord-Amerika, enz., omdat het een deel van het genetisch patrimonium (« morfologisch potentieel » van VERHEYEN, alhoewel het zich natuurlijk niet tot de morfologie beperkt) van het geslacht *Sitta* uitmaakt. Dit is eenvoudig een geval waar de wet van VAVILOV in werking is getreden.

De morfologische en zelfs holomorfologische gelijkenis speelt hier geen rol. In ieder individueel geval dient echter het ontstaansgebied vastgesteld en de expansiemogelijkheden overwogen (voor details zie KIRIAKOFF, in het boek « Aspecten van de moderne biogeografie »). Verschillende oplossingen kunnen in overweging genomen worden. Hier twee voorbeelden.

Bij het wapendragersgeslacht *Cerura* (hermelijnvlinders) vindt men een reeks soorten van Zuid-Amerika tot in Australië, langs Noord-Amerika, de Palaearctis en het Oosters faunistisch gebied. Deze continuïteit van het areaal pleit in het voordeel van een enkel ontstaanscentrum (vermoedelijk ergens in Oost-Azië), met zeer brede expansie in alle richtingen, zodat men van één taxonomische eenheid (geslacht) mag spreken.

Een ander z.g. geslacht van dezelfde familie van wapendragers (Notodontidae), nl. *Chadisra*, komt enerzijds voor in het palaeotropisch gebied, anderzijds in Zuid-Amerika. Er zijn geen soorten in het Holarctisch gebied. Een expansie naar Zuid-Amerika via Azië en Noord-Amerika is veel minder waarschijnlijk (men zou hiervoor een uitsterven van alle palaearctische soorten moeten aannemen) dan een onafhankelijk ontstaan van de neotropische soorten; ook een rechtstreekse migratie dwars over de Atlantische oceaan, vanuit Afrika, is minder waarschijnlijk, daar deze vlinders slechte vliegers zijn en zeer sedentair. De wet van VAVILOV

komt ook hier haar woord zeggen. Een anatomisch onderzoek toont trouwens aan dat tussen al die vormen aanzienlijke verschillen bestaan. Dit alles leidt tot de gevolgtrekking dat de neotropische soorten niet tot het palaeotropisch geslacht *Chadisra* behoren.

Zoals gezegd, moet in ieder individueel geval de meest waarschijnlijke oplossing gezocht worden. In het algemeen echter mag men zeggen dat soorten of groepen die wegens hun morfologische gelijkenis tot hetzelfde geslacht worden gerekend en ver van elkaar liggende arealen bevolken, ofwel een produkt van de wet van VAVILOV zijn, ofwel nakomelingen van groepen of soorten die lang genoeg een onafhankelijke evolutie hebben doorgemaakt om op zijn minst als afzonderlijke geslachten beschouwd te worden.

b) De ecologie.

Ecologische gegevens kunnen van belang zijn indien het bewijs kan geleverd worden dat ecologische verschillen tot de vorming van een taxonomische, d.w.z. een monofyletische eenheid, geleid hebben. In de praktijk, wordt dit bewijs maar zelden geleverd, en men zoekt er zelfs zelden naar. Grotere taxonomische eenheden (vanaf het geslacht) vertonen vaak ecologische specialisaties als autapomorf kenmerk. Synapomorfien zijn hier zelden te bemerken, en, gezien de ecologische plasticiteit der meeste dieren, blijken de convergenties een haast verplicht alternatief te zijn. Vaak gaat het om zeer kleine, soms nauwelijks te bespeuren ecologische verschillen, gepaard met meestal zeer zwakke morfologische verschillen (cf. de tweelingsoorten in hoofdstuk VII). Duidelijkere ecologische verschillen gaan trouwens vaak ook met onduidelijke morfologische verschillen gepaard, b.v. zeer talrijke insektensoorten waarvan de larven zich met verschillende planten voeden (ecologische ondersoorten, zie ook hoofdstuk VII).

B. De paleontologie.

Het is overduidelijk dat de fossiele organismen, als voorouders van de recente, een zeer belangrijke rol in de systematiek moeten spelen. Ongelukkig, is het « fossil record » soms — eigenlijk haast altijd — ontoereikend. Voor vele groepen kent men geen fossielen, voor andere moet men zich met geraamten of delen hiervan tevreden stellen. Dit maakt dat de paleosystematiek slechts de morfologische criteria, en dan nog zeer gedeeltelijk, kan gebruiken. Het is echter verkeerd te geloven dat paleosystematiek andere methodes en concepten (b.v. het soortbegrip) gebruikt. Neosystematiek gebruikt in feite grotendeels dezelfde methodes en concepten, maar met meer zekerheid en nauwkeurigheid.

Principieel, moeten de fossiele vormen samen met de recente in het systeem opgenomen worden. Er zijn echter beperkende elementen, en in zover het de paleontologische aspecten betreft, liggen die elementen juist in de gebreken inhaerent aan de fossiele resten. Voor zover men zich van die beperkingen rekenschap geeft, kunnen de fossiele vormen een

nuttige rol spelen. Ze kunnen nl. helpen bij de interpretatie der overeenstemmende kenmerken bij recente vormen, die anders onverklaarbaar zijn: gaat het om convergenties of echte synapomorfieën? Fossielen kunnen in bepaalde gevallen helpen bij het vaststellen van de volgorde der evolutie van de bedoelde kenmerken. Een voorbeeld, door HENNIG 1966 gegeven, kan dit duidelijk maken: de zeeëgels van de groep Cidaroidea, een monofyletische groep (apomorfe structuur der stekels), hebben zoals de meeste andere recente zeeëgels, een stijve test. Slechts de familie Echinothuridae bezit een buigzame test (een plesiomorf kenmerk); anderzijds, bezit deze familie uitwendige kieuwen (apomorf), een kenmerk afwezig bij de Cidaroidea. Hoé moet men dan die dieren classeren? Welk kenmerk (stijve test of uitwendige kieuwen) is difyletisch ontstaan en is dus een produkt van convergentie? Wel, de oudste fossiele Cidaroidea hadden een buigzame test. Een stijve test is dus difyletisch ontstaan, nl. éénmaal bij de Cidaroidea en éénmaal bij de andere zeeëgels, uitgezonderd de Echinothuridae. De aanwezigheid van uitwendige kieuwen bij de recente groepen zeeëgels is dus een synapomorfie. Hun verlies bij sommige groepen gebeurde secundair.

Het is veel minder in het verminderen van gapingen tussen de structurele kenmerken der recente vormen dat het belang der fossielen ligt: veel meer is het in de mogelijkheid een keuze te maken tussen sympleiomorfieën, synapomorfieën en convergenties.

Voor de bepaling van de *anciënniteit* of de geologische ouderdom van de diergroepen zijn de fossielen nog belangrijker. De moeilijkheid ligt hier in het feit dat men vaak slechts moeilijk de verwantschap kan aantonen tussen een fossiele en een recente monofyletische groep. Aangezien verwante monofyletische groepen zeer vaak heterobathmie vertonen, gebeurt het veelvuldig dat het monofyletisme van één der zuster groepen slechts op een of twee apomorfe kenmerken wordt gegrond, die daarbij moeilijk te verifiëren zijn. Dit is van minder belang voor diagnosen en dergelijke, waarvoor men ook plesiomorfe kenmerken kan gebruiken. B.v. (HENNIG 1966), al de recente duizendpoten hebben een homonome segmentatie met meer dan drie paar gelede romppoten: deze zijn echter plesiomorfe kenmerken en zeggen niets i.v.m. de mono- of polyfylië der duizendpoten. Fossiele vormen die deze kenmerken vertonen kunnen echter ook andere dan duizendpoten zijn, omdat de gemeenschappelijke voorouders van de Myriapoda en van de Hexapoda ze allemaal bezaten. Hiervoor moet men ook apomorfe kenmerken in aanmerking nemen, b.v. de afwezigheid van facetogen en van ocellen bij de duizendpoten (ze zijn blind of vertonen slechts ommatidiën). Zulke kenmerken zijn echter bij de fossiele stukken vaak onduidelijk. Dit is een bron van allerlei foutieve gevolgtrekkingen en van het opstellen van parafyletische groepen.

Het is slechts indien vastgesteld kan worden dat een fossiel inderdaad tot een monofyletische groep behoort, dat dit fossiel van belang

kan zijn voor de bepaling van de minimale ouderdom van deze groep, en zelfs die van verwante groepen waarvan men geen fossielen kent. Zo bewijst de beroemde *Rhyniella praecursor* uit het Devoon niet alleen dat de Collembola toen reeds bestonden, maar ook dat bepaalde andere gevleugelde en ongevleugelde hexapoden toen ook voorkwamen, vermits de Collembola een aantal apomorfe kenmerken vertonen. /

Wij hebben gezien dat de duur van het leven van een soort door twee opeenvolgende speciaties bepaald wordt, en dus een zuiver temporeel fenomeen is. Deze methode geldt ook voor de monofyletische groepen. Hier is het beginpunt het ogenblik waarop bedoelde groep van haar zustergroep gescheiden werd door de splitsing van hun onmiddellijke voorouder (*ontstaansouderdom*) en het eindpunt is het ogenblik waarop bedoelde groep als laatste gemeenschappelijke vooroudersoort van al de meer recente hiertoe behorende soorten opgehouden heeft te

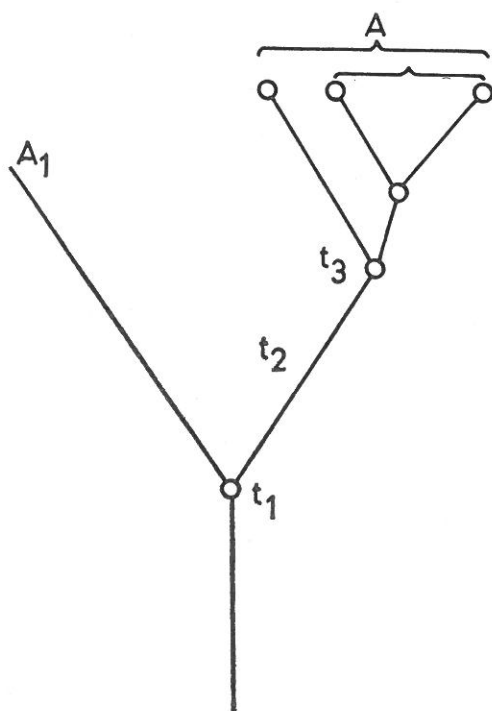


Fig. 3.

A, A₁ = zustergroepen;
t₁ = ontstaansouderdom;
t₂ = eerste ontstaan van « typische » kenmerken van A; t₃ = splitsingsouderdom (laatste gemeenschappelijke voorouder van al de meer recente soorten van groep A). (Naar HENNIG 1966, gewijzigd).

bestaan als een homogene voortplantingsgemeenschap (*splitsingsouderdom*). Het is belangrijk tussen die twee punten een onderscheid te maken, en dit vooral voor groepen waarvan de recente soorten vele synapomorfieën vertonen, die, naar men moet aannemen, reeds bij de laatste gemeenschappelijke voorouder (t₃ op figuur 3) aanwezig waren; ze konden gedurende de tijdspanne t₂ ontstaan en evolueren.

Indien men over de « ouderdom » van een groep spreekt, is het belangrijk vast te stellen waarover het juist gaat: over punt t₁, t₂ of t₃? Meestal houdt men hier geen rekening mee, vooral omdat men de fylogenese gewoonlijk slechts aanziet als het ontstaan van bijzondere « types » of « bouwplannen ». Bekijken wij b.v. de kwestie: wanneer zijn de reptielen tot zoogdieren of tot vogels geëvolueerd? (cf. ook hoofd-

stuk VIII). Dit kan vermeden worden indien men de bovenstaande methode consequent toepast.

VII. HET SOORTCOMPLEX

De soort (*species*) is eigenlijk een samengestelde entiteit, zodat de term soortcomplex beter geschikt lijkt. De plaats van de soort *sensu lato* in het systeem is enigszins verschillend van die der overige taxonomische categorieën, omdat alleen de soorten een voortplantingsgemeenschap voorstellen. Meteen hebben wij een eerste definitie van de soort (NAEF 1919). Er bestaat een aantal andere definities, die alle rond hetzelfde middelpunt draaien. De oudste is van ... BUFFON (1749) die wij naar HENNIG (1966) citeren : « men kan een lijn trekken tussen twee soorten, d.w.z. tussen twee groepen individuen die zich zonder vermenging voortplanten; anderzijds, kan men in één soort twee groepen individuen verenigen die zich vermengen gedurende de voortplanting ». Sinds die tijd heeft men niet veel beter gevonden !

De grote fout is de veronderstelling dat er maar één aard van *species* bestaat. Al de definities spreken van een voortplantingsgemeenschap. Kan men hierover spreken als het om zich asexueel voortplantende entiteiten gaat ? Zulke entiteiten zijn, volgens HENNIG (1966) geen soorten in de gewone opvatting (b.v. de bdelloïde raderdiertjes, cf. hoofdstuk VIII). Anderzijds, zullen wij zien dat het criterium van voortplantingsgemeenschap (dat het element inhoudt van *seksuele isolatie* van de gemeenschap) niet absoluut is, en dat de interspecifieke onvruchtbaarheid niet universeel is, doch niets meer dan een zeer vaak voorkomend verschijnsel.

Het zou misschien raadzaam zijn (HENNIG 1966) in de definitie van de soort de « capaciteit tot bastaardering » (eerder dan feitelijke bastaardering) in te lassen. In bepaalde definities vindt men trouwens de uitdrukking « potentiële voortplantingsgemeenschap » wat op hetzelfde neerkomt. Waar zulke capaciteit niet bestaat, gaat het om een « echte » soort. Hiertegen spreekt de sterke variabiliteit van deze « capaciteit », die vaak functie is van allerlei factoren. Zo vond PICTET (1939) dat de vruchtbaarheid en de vitaliteit der nakomelingen van bepaalde vlindersoorten in omgekeerde verhouding staat tot de geografische afstand tussen de geboorteplaatsen van de ouders. Dit geldt natuurlijk ook voor gehele populaties. RENSCH (1929) vermeldt dat de vruchtbaarheid tussen ver van elkaar liggende populaties van de fazant en van de chinese tortel sterk verminderd is. Dit zou, in extreme gevallen, perifere populaties van een soort als niet-conspicuef laten beschouwen, wat uiteindelijk tot allerlei willekeurige gevolgtrekkingen zou leiden. HENNIG (1966) raadt dan ook aan in de soortdefinitie ook een ruimte-element in te lassen. Een soort zou « een complex (zijn) van ruimtelijk verspreide (of vicariërende) voortplantingsgemeenschappen ». *Ruimte* is hier in een zeer brede zin genomen. Naast een zuiver geografische, bestaat hier ook een lokale ruimte, met of zonder een ecologisch element. DINGLER (1929) heeft hier een gehele nomenclatuur voor uitgedacht : hij spreekt van zuiver meetkun-

dige, trofische en temporele « lokatie ». De ruimte is dus eigenlijk multi-dimensioneel. Voorbeelden : « topografische specialisatie » der hoofd- en lichaamssluisen, der trematoden die in verschillende organen huizen; twee vliegesoorten leven de ene in de hoofdjes van *Centaurea scabiosa*, de andere in de stengel ervan; twee soorten dennekevers boren hun gangen de ene in de as van de boomstam, de andere in een rechte hoek t.o.v. deze as (dit is de « zuivere meetkundige lokatie » van DINGLER). Aanpassingen aan het substraat, en meer in het bijzonder aan de voedselplant bij insecten, nematoden e.a. stellen zo 'n bonte menigte van gevallen voor, dat de onderscheiding van de z.g. ecologische rassen of ondersoorten de vorsers soms ingewikkelde en echt vervelende problemen stelt. Naast deze ecologische (ook biologische genaamd) soorten of ondersoorten, hebben wij ook de z.g. tweelings- (soms drielings-, vierlings- enz.) soorten, die structureel praktisch niet te onderscheiden, en die in zeer enge grenzen vicariëren en ook een volledige of sterk gevorderde reproductieve isolatie hebben bereikt. Voorbeelden : steenmarter en boommarter; gewone en zuiderse hooivlinder (*Colias hyale* en *C. australis*). Anderzijds, vindt men meer en meer dat de z.g. polyfage soorten (die soms honderden voedselplanten hebben) eigenlijk uit een aantal populaties bestaan die oligo- en zelfs min of meer monofaag zijn (cf. o.m. HERING 1926 en volg. jaren). Een der talrijke gevallen van « gastheerverandering » is het gevolg van de ecologische « HOPKINS' keuzeregels » : het wijfje van polyfage insecten en nematoden kiest meestal, voor haar nakomelingen, de plantensoort waarin of waarop ze zich ontwikkelde. Door een toevallige verandering van plant, kan dan een nieuwe « gewoonte » ontstaan.

Vermits de vicariatie in alle mogelijke dimensies kan gebeuren, moeten ecologische en fysiologische vicarianten op dezelfde manier behandeld worden als de aardrijkskundige. De door verschillende auteurs (cf. HUXLEY in « Evolution », KIRIAKOFF, LORKOVIC, AMADON e.a.) voorgestelde indeling in geografische, ecologische en fysiologische rassen is dus *in principe* aanvaardbaar.

Naast de soort *sensu proprio* (*species*) en de eventuele z.g. subspecifieke categorie, nl. de ondersoort of ras (*subspecies*), erkennen de systematici soms nog andere categorieën die tot het soortcomplex behoren. Het zijn de halfsoort (*semispecies*) en de boven- of buitensoort (*super- of ultraspecies*). Hun erkenning wordt verrechtvaardigd door dat het soortvormingsproces (speciatie) in de meeste gevallen (uitgezonderd het plots optreden van soorten door polyploidie, uiterst zeldzaam bij dieren) langdurig en vooral geleidelijk is. Het kan o.m. gebeuren dat de subspeciatie bij een soort met speciatie gepaard gaat, d.w.z. een perifere populatie « nog » een ondersoort is (dus nog geen reproductieve isolatie heeft verworven), terwijl een andere populatie reeds zeer dicht bij de soort-status staat (dus met een sterk verminderde of praktisch verdwenen vruchtbaarheid of op zijn minst een min of meer volledige reproductieve isolatie *de facto* t.o.v. de overige populaties van de soort). Zulke

populaties duidt men dan soms als *semispecies* aan. Voorbeeld: het blauwtje *Glaucopsyche melanops* bezit twee geografische rassen in Midden-Europa, die zich min of meer als goede soorten gedragen.

Anderzijds, bij voltrokken maar recente afscheiding van nieuwe soorten, kan men een verder tussenstadium erkennen, dat van *super-species*. Deze categorie groepeerst zowel de plesio- als de apomorfe zustersoorten; de reproductieve isolatie is reeds voltrokken, maar de waarneembare holomorfologische verschillen zijn nog onbeduidend; soms gaat het slechts om ecologische of ethologische verschillen, naast de genetische die meestal onbekend blijven. Al de tweelingssoorten behoren hiertoe, b.v. de reeds vernoemde hooivlinder, verder de zeer dicht bij elkaar staande soorten met verschillende, maar naast elkaar liggende arealen, zoals vele eiland-soorten. Voorbeeld: de drongo *Chibia hottentottus*, superspecies bestaande uit een aantal vormen, gedeeltelijk soorten, gedeeltelijk ondersoorten, meer dan dertig in totaal, verspreid van China tot Australië. Zulke complexen noemt men ook soms «genera geographica». MAYR (1947 e.a.) wil slechts dergelijke groeperingen bij zijn superspecies betrekken. KIRIAKOFF (1948) en KIRIAKOFF en LORKOVIC (1958) hebben het begrip tot de tweelingssoorten uitgebreid waar er geen allopatrie bestaat, slechts ecologische verschillen (*alloecie*); daarom heet de door KIRIAKOFF voorgestelde entiteit *ultraspecies*.

Al die groepen beantwoorden aan een werkelijke stand der zaken. Het principe is vanuit het fylogenetisch standpunt aanvaardbaar, omdat het telkens om monofyletische entiteiten gaat. Het is niet omdat de holomorfologie slechts geringe verschillen vertoont dat een semi- of ultraspecies kan erkend worden, maar om historische redenen. Voegen wij er echter bij dat MAYR, en met hem HUXLEY, de zaken meer typologisch opgevat hebben.

In de laatste jaren woont men verschillende pogingen bij, tot het afbreken van het soortbegrip. Al kent men talrijke gevallen van de neerstorting van de reproductieve isolatie (o.m. met de introgressie als gevolg), het soortcomplex blijft toch een realiteit. Veruit de meeste soorten vormen een voortplantingsgemeenschap, en de controlemogelijkheden waarover wij beschikken, maken van het soortbegrip een haast zuiver materieel fundament van het systeem.

VIII. HET SYSTEEM

Indien de systematiek de wetenschap is die de onderlinge betrekkingen tussen de organismen vaststelt en onderzoekt, dan is het *systeem* de concrete uitdrukking van de resultaten hiervan.

Daar de systematiek een biologische wetenschap is, gelden voor haar de voorafgaande voorwaarden van het algemeen biologisch onderzoek, nl.

1° het axioom van de reële buitenwereld, en

2° dat van de gelijkvormigheid en ordening van de werkelijke natuur (M. HARTMANN).

Dit laatste kan men dagelijks vaststellen. Al de bonte kraaien gelijken zeer sterk op elkaar en vertonen een gelijkvormigheid, zodat men ze zonder moeite in een bepaalde categorie kan plaatsen, waaraan men in de dierkunde de naam « soort » (*species*) geeft. Bepaalde eenheden van de soort-categorie vormen dan ook gelijkvormige groepen, zo de kraaiachtigen, de zangvogels, de vogels, de gewervelden. Telkens telt een categorie een groter aantal entiteiten (individueën of éénvormige groepen individueën) en sluit ze omzeggens in. Deze toestand komt ons als een *natuurlijke ordening* voor, een rangschikking, dus een systeem, en wel een rangschikking van groepen die op een verschillend niveau staan, met opeenvolgende insluiting van categorieën van een bepaald niveau in een categorie van het volgend niveau. Onze geest is zo geschapen dat wij er een *hiërarchie der niveau's* in zien. Het biologisch systeem stelt zich bijgevolg als *hiërarchisch* voor. Er zijn entiteiten (individueën of groepen individueën) die wij op hetzelfde niveau plaatsen, en ze hierdoor *coördineren*. Het geheel van entiteiten die een bepaald niveau uitmaken (b.v. een geslacht, *genus*) wordt dan aan het volgend niveau (b.v. een familie, *familia*) ondergeschikt of gesubordineerd. Daarom zegt men dat de opbouw van een systeem uit *coördinatie* en *subordinatie* bestaat. Deze begrippen zijn vanzelfsprekend abstract; ze komen ons echter als « natuurlijk » voor, en beheersen de systematiek in zoverre dat wij over « hiërarchie », over « lagere » en « hogere » categorieën of groepen spreken alsof wij het hadden over iets concreets. Er is hier heel zeker een parallelisme met ons begrip van « hogere » en « lagere » organismen, onderscheiden door een min of meer ingewikkelde structuur waarbij de zenuwcellen een bijzondere rol spelen. Zoals een zoogdier als « hoger » wordt beschouwd dan een mosdiertje, zo wordt ook een « orde » als « hoger » beschouwd dan een « geslacht ».

Beide begrippen zijn foutief. In geen van beide gevallen kan er sprake zijn van een « superioriteit » en « inferioriteit ». De structuur van een organisme is diegene, welke het best aan zijn levenswijze en zijn milieu aangepast is. Voor het leven in de darmen of in de lever is een lintworm oneindig « superieur » aan een vogel.

Betreffende de systematische categorieën staan de zaken enigszins anders. Ze bestaan uit individuen, en ieder individu maakt tegelijkertijd deel uit van *al* de mogelijke categorieën van het systeem. Zo is een bonte kraai tegelijkertijd lid van het geslacht *Corvus*, van de familie *Corvidae*, van de orde *Passeres*, van de klas *Aves*, van het fylum *Vertebrata*... In geen enkel opzicht staat een familie « boven » een geslacht. Ze omvat eenvoudig een bepaald aantal geslachten (soms één), en het is oneindig juist de z.g. verticale hiërarchie der categorieën door een horizontaal beeld te vervangen (figuur 4).

Lapidair uitgedrukt, is iedere categorie niet *hoger* maar *breder* dan de voorgaande.

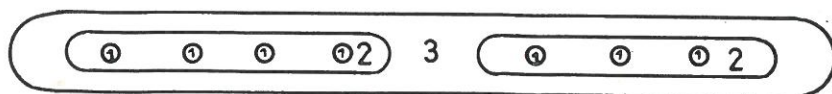


Fig. 4.

1 = soort, 2 = geslacht, 3 = familie

Dit begrip van hiërarchie, van hogere en lagere categorieën is in de gedachtengang van de systematici zo diep ingeworteld dat het aan de gehele idee van het systeem een karakter van innerlijke ordening verleent die het niet bezit en niet kan bezitten, omdat het eigenlijk geen « systeem » is. De meest « natuurlijke » rangschikking is het produkt van onze menselijke redenering. Wat er in de natuur wél bestaat, zijn individuen die van andere individuen afstammen. De cladistische systematiek probeert het systeem op dit eenvoudige feit op te bouwen. Gelijkenissen van structuur hebben voor haar alleen daarom betekenis omdat ze bij het vaststellen van die afstamming helpen. De soort bonte kraai bestaat omdat al de bonte kraaien een gemeenschappelijke voorouder hebben die ook een bonte kraai was en dat ze van elkaar afstammen, en niet omdat ze allemaal dezelfde bouw en dezelfde kleur hebben. Men kan niet vaak genoeg herhalen dat hier het fundamenteel verschil ligt tussen allerlei typologische (de z.g. klassieke fylogenetische inbegrepen) en het cladistisch systeem.

Al de bestaande systemen (zelfs het systeem gebouwd op de principes van het cladisme) zien er echter als « hiërarchisch » uit omdat het aldus op papier voorkomt.

Hun structuur is overal dezelfde en bestaat uit een reeks categorieën geplaatst in een vertikaal vlak. Deze *taxonomische categorieën* worden door speciale termen aangeduid, en dit sinds de 10^e uitgave van LINNAEUS' « Systema Naturae » (1758). Hun aantal kan vanzelfsprekend onbeperkt zijn, maar een bepaalde fractie wordt door al de dierkundigen gebruikt, nl. : soort — geslacht — familie — orde — klasse — fylum. De voorvoegsels *sub-* (= onder) en *super-* (= boven) kunnen dit aantal categorieën verdrievoudigen : onderfamilie — familie — boven- of meer gebruikelijk superfamilie. De internationale regels van dierkundige nomenclatuur schrijven hier het juiste gebruik voor (zie hoofdstuk IX).

Men heeft jarenlang gediscussieerd, en men doet het nog, over de *realiteit* van deze taxonomische categorieën. Bepaalde auteurs beperken de realiteit tot de *soort*; aan het andere uiterste hebben wij b.v. PLATE voor wie slechts de *fyla* reëel zijn. Dit alles heeft weinig zin. Een *taxonomische categorie*, zoals gebruikt, is een fictie, of beter : een abstractie. In de natuur zijn er geen soorten noch families noch klassen. Wél zijn er groepen organismen verbonden door een gemeenschappelijke afstamming en soms daarnaast door een gemeenschappelijk voortplantingsvermogen,

en voorzover men zo'n monofyletische groep omschrijft, is ze reëel genoeg. Abstractie is de benaming die men er aan geeft en de plaats die men er in het systeem aan toekent. Dat men dit onderscheid zo vaak niet ziet, is voorwaar verwonderlijk vanwege zó vele systematici.

In de laatste jaren gebruikt men vaak de term *taxon* (meervoud *taxa*) om de systematische categorieën aan te duiden. Deze term werd door het internationaal dierkundigen-congres van 1958, te Londen, voorgeschreven. Er is echter een verwarring ontstaan omtrent zijn juist gebruik. Een *familie* is geen *taxon*. De familie Corvidae is er een. Een *taxon* is dus geen abstract begrip, maar een zeer materiële groep organismen waarvan men denkt dat ze « natuurlijk » is. Vermits praktisch al de systematici (uitgezonderd natuurlijk de verschillende typologen) slechts de monofyletische groepen als « natuurlijk » beschouwen, is het algemeen gebruik thans alleen monofyletische (of zo gedachte) groepen als *taxa* te beschouwen.

→ Dit brengt ons tot het vraagstuk van *mono- en polyfyletisme*. Wat is een monofyletische groep? Vreemd genoeg, zijn er verschillende definities van. Van de in de jongste kwarteeuw voorgestelde definities halen wij deze van MAYR (1942) aan: « wij gebruiken de term monofyletisch om de nakomelingen aan te duiden van één enkele zich onderling voortplantende groep van populaties, met andere woorden, de nakomelingen van één soort ». De meest recente zijn de volgende definities van HENNIG (1966): « een monofyletische groep is een groep soorten die van één stamsoort afstammen, en die al de hiervan afstammende soorten insluit », en « een monofyletische groep is een groep soorten waarin iedere soort met iedere andere soort nauwer verwant is dan met om het even welke soort die buiten die groep gerangschikt is ».

Om welke « voorouder » gaat het? Zowel MAYR als HENNIG spreken van een « soort ». Streng gesproken — en vele auteurs zijn deze mening toegedaan — moet echter deze « voorouder » één paar organismen zijn (mannelijk en vrouwelijk). Andere (HANDLIRSCH 1925, MEZ 1926) beschouwen een groep als monofyletisch indien ze van een groep afstamt die dezelfde taxonomische rang bezit, b.v. een familie stamt van een andere familie af, zodat haar vertegenwoordigers verschillende genera als voorouders kunnen hebben. Het feit dat, naar de bevindingen van de moderne populatie-genetica, een nieuwe soort gewoonlijk door een afsplitsing van een perifere populatie ontstaat, spreekt de beide jongste definities van monofyletische groepen niet tegen; het helpt echter de deviatie-regel (hoofdstuk V, B) verklaren. Gezien, anderzijds, de aangenomen ontstaansmodaliteiten van nieuwe soorten, is het logisch al de soorten als monofyletische groepen te beschouwen.

— Het monofyletisme van de « hoogste » groepen, b.v. de fyla, is een kwestie die enigszins apart staat. Er is een hypothese van LAM (1926) over de mogelijkheid van herhaald ontstaan van het leven, en van een onafhankelijk ontstaan der grote groepen door spontane generatie. De

« hologenese » van ROSA (1931) is met de hypothese van LAM nauw verwant. Zelfs indien de fyln op die manier konden ontstaan, zou men ze als monofyletisch moeten beschouwen, omdat er telkens één « stamsoort » in het begin zou zijn.

Een ander vraagstuk is dat der zich uitsluitend parthenogenetisch vermenigvuldigende dieren, b.v. de Bdelloida, waarvan men geen mannetjes kent. Volgens HENNIG 1966, kan men hier van geen « soorten » spreken. Het gaat hier veeleer om « klonen ».

Eindelijk, staan de concepten van *dichotomie* en van *radiatie* in eng verband met het mono- en polyfyletisme. Meestal ontstaat een nieuwe soort door splitsing, zodat er twee zustersoorten optreden (*dichotomie*). Het kan echter gebeuren dat de speciatie verschillende nieuwe soorten produceert, op min of meer onbepaalde tijdstippen, zodat men de indruk krijgt van een quasi gelijktijdige vermenigvuldiging van soorten (*radiatie*). Een radiatie is, strikt gesproken, niets anders dan een opeenvolging van dichotomieën, d.w.z. splitsingen waarvan de juiste tijdstippen onbepaalbaar zijn.

* Een breder aspect van radiatie is het vaak aangenomen min of meer gelijktijdig ontstaan niet van soorten maar van hogere groepen uit één « stamgroep ». De oorsprong der zoogdieren, der vogels, der squamaten e.a. uit « reptiele » voorouders op het einde van het Palaeozoicum/begin van het Mesozoicum is een voorbeeld hiervan. Vaak spreekt men van een polyfyletisch ontstaan van die groepen. Indien men de definities van het monofyletisme door HENNIG aanvaardt, is dit niet juist, omdat de pas vernoemde voorouders een monofyletische groep waren. Men verlieze nooit uit het oog dat polyfylie een fylogenetisch proces is en geen kwestie van derivatie van een structureel type uit een andere. Typologische concepten hebben hier geen plaats. Zo neemt SIMPSON (1959) aan dat de zoogdieren een polyfyletische groep zijn, dus geen *cladus* maar een *graad* (graad is een bepaald ontwikkelingsniveau, dat gemeenschappelijk kan zijn aan groepen van verschillende oorsprong. Dit is vanzelfsprekend een zuiver typologisch begrip dat in nauw verband staat met de ideale morfologische types) (cf. hoofdstuk II). Dit omdat de gekende osteologische kenmerken een paar keren bij de mesozoïsche Therapsida zijn ontstaan. Dit ontstaan gebeurde echter, zegt HENNIG (1966), niet noodzakelijk op die manier bij de recente zoogdieren en hun onmiddellijke voorouders. Het is niet omdat een groep apomorfe kenmerken (in de eerste plaats de squamoso-dentale articulatie) de recente Mammalia onderscheidt, dat de aanwezigheid ervan bij fossiele groepen van deze laatste « zoogdieren » maakt. Dit is zuiver typologisch. Het polyfyletisch ontstaan van de zoogdieren is hierdoor niet bewezen; wel is duidelijk, dat één enkel apomorf kenmerk een zeer twijfelachtig bewijs is voor de monofylie van een groep, omdat er zeer vaak z.g. parallelle evolutie optreedt.

Hoe moeten wij dan het systeem opbouwen ? Voor zeer vele groepen

kunnen wij geen bewijs van monofylie voorleggen. Dit betekent dat de *taxonomische waarde* der groepen welke ons systeem uitmaken, zelfs op hetzelfde niveau niet eenvormig kan zijn.

Het systeem is dus noodzakelijk een compromis. Het is een verzameling heterogene groepen, en het is maar gelukkig dat de onderzoekingen op taxonomisch gebied hieraan meer en meer zekerheid geven en het systeem steeds « verbeteren ».

Niet alleen de bovenvermelde reden maakt dat het systeem voor een groot deel uit parafyletische of polyfyletische groepen bestaat. Echte, monofyletische groepen, dus taxa, van hetzelfde niveau bezitten ook meestal niet dezelfde taxonomische waarde. SIMPSON en anderen hebben op deze ongelijkheid gewezen, echter in een typologische geest. Een insektenorde en een vogelorde zijn b.v. naar hun mening niet evenwaardig omdat bij de insekten de morfologische verschillen veel diepgaander zijn dan bij de vogels. De cladistische taxonomie erkent deze ongelijkheid, maar op een andere wijze en om andere redenen. Zoals wij gezien hebben, bepaalt de *geologische ouderdom* de taxonomische rang. De insekten-« orde » Blattaria, b.v., bezit een « grotere » of « hogere » taxonomische waarde dan de « orde » Amphiesmenoptera, omdat de eerste reeds in het Carboon als Blattaria bestonden, terwijl de eerste Amphiesmenoptera (nl. de kokerjuffers) slechts uit het Lias gekend zijn.

In dit opzicht is nog alles te doen. Zelfs HENNIG heeft geen echt consokwent systeem opgesteld; hij omzeilt echter de moeilijkheid door nergens in zijn werken (cf. « Taschenbuch der Zoologie » 2^e en 3^e deel) de « wetenschappelijke » categorie-namen zijner groepen te vermelden.

Aangezien een systeem « volledig » moet zijn (dit is het voornaamste verschil tussen de « systematiek » en de « fylogenie », waar de onmiddellijke noodzakelijkheid van een volledig beeld van het dierenrijk niet bestaat), zijn wij verplicht groepen van twijfelachtige taxonomische waarde (dus, groepen die min of meer waarschijnlijk polyfyletisch zijn ontstaan) naast de « echte » taxa te plaatsen. Het wordt aanbevolen, om redenen van wetenschappelijke eerlijkheid, de twijfelachtige taxonomische waarde der bepaalde groepen telkens te vermelden. B.v. de z.g. onderorde Symphyta (Hymenoptera) schijnt polyfyletisch te zijn; het is nog niet uitgemaakt of een zijner superfamilies (vermoedelijk Cephoidea) tegenover al de andere Hymenoptera als zustergroep moet gesteld worden (en dan de rang van onderorde aannemen) ofwel dat een andere schikking aanbevolen is. Een ander voorbeeld : alle vogelkundigen zijn akkoord om de « orde » Gruiformes als heterogeen te verklaren; alhoewel er een aantal andere schikkingen voorgesteld werd, wordt deze « orde » in de meeste boeken toch behouden. In beide gevallen dringt zich de noodzakelijkheid op de twijfelachtige natuur van de classificatie duidelijk te vermelden.

Deze onzekerheid en naast dit de bestendige wijzigingen in het systeem, vooral van « lagere » groepen, als gevolg van onderzoeken, werden en worden door bepaalde personen aangevallen en als bewijs aangehaald voor de ontoereikendheid van de z.g. fylogenetische systemen. Dit is zuiver onzin, omdat het eenvoudig niet anders kan zijn. Daarnaast is het moeilijk in te zien waarom deze staat van zaken deze personen hindert: het zijn doorgaans geen systematici, maar mensen die andere vakken der biologie beoefenen, en zelfs toegepaste biologen. De onderzoeken van niet-systematici betreffen immers doorgaans afzonderlijke soorten of kleine groepjes soorten. Hoe het gehele dierenrijk of afzonderlijke fyla of klassen gerangschikt worden, is van geen praktisch belang voor hen, en de methodes van de systematici gaan hen eenvoudig niet aan. Het systeem dient niet tot het bepalen van soorten; hiervoor bestaan talloze determinatiewerken. Deze moeten voor de niet-systematici voldoende zijn: verder reiken hun belangen niet.

Blijft nog te onderzoeken onder welke *vorm* een dierensysteem zich voorstelt. De gebruikelijke manier bestaat hierin, met de minst ingewikkelde, de z.g. « primitieve » of « lagere » groepen te beginnen, geleidelijk naar de meer ingewikkelde over te gaan en met de meest ingewikkelde, « gespecialiseerde » of « hogere » te eindigen. Afgezien van het reeds besproken feit dat er geen « lagere » en « hogere » vormen bestaan, maar enkel vormen die naar hun aanpassingsbehoeften verschillen — is bovenbeschreven werkwijze vanzelfsprekend zuiver typologisch. In een z.g. « fylogenetisch » kleedje gestoken, vertrekt ze vanuit het principe dat « hogere » vormen zich uit « lagere » ontwikkeld hebben, wat slechts een deel van de waarheid inhoudt. Inderdaad, het is verkeerd aan te nemen dat de sponzen zich uit de ciliaten ontwikkelden, de coelenteraten uit de sponzen, en de platwormen uit de coelenteraten. Al de vernoemde groepen vertegenwoordigen afzonderlijke fyla waarvan de oorsprong dateert uit de oudste tijden, en die ieder vanaf het begin hun eigen weg hebben bewandeld. Vermits voor geen enkel fylum het ontstaanstijdperk bekend is, en gezien hun allereerst gekende vertegenwoordigers reeds de kenmerken van hun resp. fyla vertoonden, zonder gekende tussenvormen, — is het verkeerd een fylum uit een ander te willen afleiden. Wél mag men aannemen dat de eerste levende organismen eencelligen waren; de verschillende fyla veelcelligen hebben zich echter onafhankelijk uit verschillende eencelligen ontwikkeld. In die zin is overigens het z.g. dierenrijk monofyletisch.

Verder, in ieder afzonderlijk fylum, en ook in iedere afzonderlijke klas, orde, enz., moeten wij — zoals hoger uitgelegd — van een onderscheid tussen « primitieve » = « lagere » en « afgeleide » = « hogere » groepen afzien. Er zijn, zoals wij al weten, plesio- en apomorfe semaforonten van alle graden. Apomorf is niet « superieur » maar eenvoudig afgeleid en meer recent. Een apomorf, zoals ook een plesiomorf, kenmerk handhaaft zich alleen omdat het aan een bepaalde aanpassingsbehoefte

beantwoordt. Ingewikkeldheid, gelijkenis enz. hebben hier niets te doen. Om deze redenen, zijn de op deze begrippen gebaseerde systemen (dus in feite alle systemen, uitgezonderd — in principe — het cladistisch systeem) kunstmatig.

Dit wil niet zeggen dat al de in deze systemen erkende groepen kunstmatig zijn (zie bespreking hiervan hoger in dit hoofdstuk). Vele van deze groepen schijnen echt monofyletisch te zijn. Kunstmatig is de meestal aangenomen volgorde met de z.g. « afstamming » van een groep uit een andere. In zulke systemen vormt het feit dat ze op papier slechts tweedimensioneel zijn, één grote hinderpaal omdat z.g. « verwante » groepen vaak ver van elkaar verwijderd zijn. Als men b.v. aan de duiven een engere verwantschap toeschrijft tegelijkertijd met de koekoeken, de laro-limicolen en de hoenderachtigen, dan kan men ze onmogelijk tussen deze drie van elkaar ver verwijderde groepen plaatsen. Verder begaat men vaak de capitale fout, fossiele groepen naast recente op één lijn te brengen, b.v. de totaal fantaisistische indeling van de « klas » Aves in « onderklassen » Saururae en Ornithurae.

Deze moeilijkheid tracht men te omzeilen door stambomen, dendrogrammen en dergelijke op te stellen, waarvan men in allerlei handboeken voorbeelden kan vinden. Vermits echter een stambom een factor tijd insluit, kan hij slechts een fylogenetische betekenis hebben. Hij wordt echter totaal verkeerd ook gebruikt voor de « afstamming » van recente groepen uit andere recente groepen.

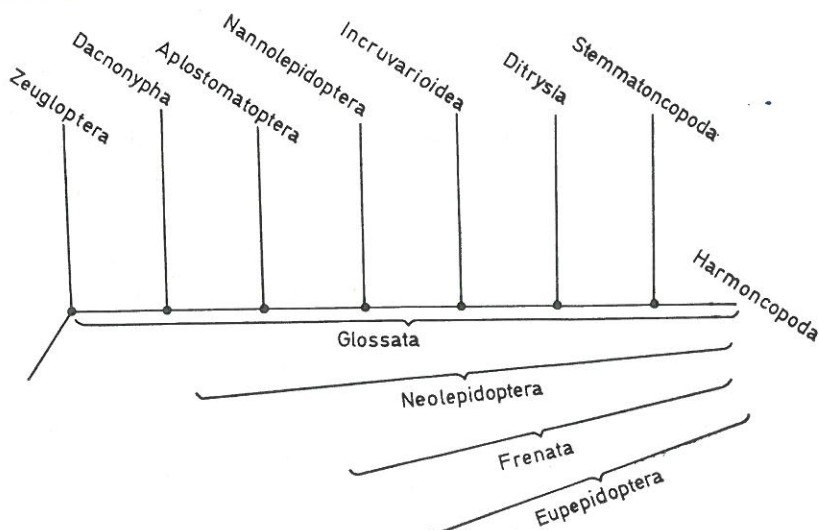


Fig. 5.

Het cladistisch of consequent fylogenetisch systeem, op dichotomische grondslag. Telkens heeft men twee zustergruppen, een **plesiomorfe** (links), een **apomorfe** (rechts). Op ieder in aanmerking komend taxonomisch niveau wordt de plesiomorfe zustergroep tegenover het overblijvende geheel van groepen gesteld. De zustergruppen staan telkens op hetzelfde taxonomisch niveau.

Erratum : in fig. 5 : Eulepidoptera moet zijn, **Eulepidoptera**.

In een cladistisch systeem, gebaseerd op de dichotomie van plesiomorfe en apomorfe zuster groepen, komen al die moeilijkheden zelfs niet ter sprake. Ieder taxonomisch niveau van het (schijnbaar) hiërarchisch systeem bevat een plesiomorfe en een apomorfe groep, en de resp. plaats van iedere groep in het systeem hangt uitsluitend af van zijn hoedanigheid van plesiomorfe of apomorfe zuster groep op een bepaald taxonomisch niveau. Zoals vroeger uitgelegd, spelen « gelijkenissen » geen rol; boven dien stammen beide zuster groepen van ieder niveau niet van elkaar af, maar van een niet meer bestaande moedergroep. Een cladistisch *twee-dimensioneel* systeem kan bijgevolg slechts *synchronische* groepen bevatten, zonder het onzinnig bijmengsel van fossiele groepen. Deze vinden echter hun plaats in een stamboom. Voorbeelden van cladistische stambomen vindt men in vele recente werken over paleontologie.

Figuur 5 toont een schema van de opbouw van een conseqvent fylogenetisch of cladistisch systeem der schubvleugelige insekten (onderorde Lepidoptera van de orde Amphiesmenoptera). De volgorde van de grotere vlindergroepen in een tweedimensioneel (= lineair) systeem volgt ongedwongen uit het schema.

IX. DE DIERKUNDIGE NOMENCLATUUR

LINNAEUS zei: « Nomina si nescis, periit et cognitio rerum », en hij heeft een systeem van biologische nomenclatuur uitgewerkt. Iedere plant en ieder dier kreeg een dubbele naam in de toenmalige (en huidige) wetenschappelijke taal, het Latijn. De eerste naam was die van het *geslacht* (*genus*) waartoe de plant of het dier behoorde, de tweede die van de *soort* (*species*). Zo heette b.v. de vink *Fringilla coelebs*, en een groot aantal kleine zangvogels met een dikke snavel behoorden tot het geslacht *Fringilla*, o.m. de huismus, *Fringilla domestica*. Verder, kregen ook de grotere, « hogere » groepen wetenschappelijke namen, nl. de *orden* (*ordines*) (b.v. Intestina, Mollusca, Testacea, Lithophyta en Zoophyta) en *klassen* (*classes*) (b.v. Vermes waartoe behoorden de pas vernoemde orden). Deze eenvoudige maar echt geniale manier om organismen te onderscheiden, is tot op onze dagen, met zeer weinig veranderingen, blijven gelden. Wat drastisch veranderde, was het systeem, en de veranderingen in de nomenclatuur waren slechts aanpassingen aan de nieuwe toestanden op het taxonomisch gebied. Het Linneaanse principe bleef echter behouden.

Gedurende ruim een eeuw bleven de zaken ongeveer zoals in de tijd van LINNAEUS. Stilaan kwamen echter alle soorten moeilijkheden en verwarringen. De talrijker wordende botanici en dierkundigen besteedden een groot deel van hun tijd aan beschrijvingen van nieuwe soorten, en het gebeurde aan de lopende band dat hetzelfde organisme door twee, drie, of meer vorsers beschreven werd, telkens onder een andere naam.

Anderzijds, beschreef soms dezelfde vorser hetzelfde organisme onder meer dan één naam, als gevolg van de seksuële of seizoen-variabiliteit. Hiervan gaf LINNAEUS zelf enige voorbeelden. Zo beschreef hij de wilde eend onder de naam van *Anas platyrhynchos*, en de woerd hiervan onder die van *Anas boschas*, omdat hij zo sterk verschilt van het wijfje. Deze onwetendheid vanwege LINNAEUS was eigenlijk onbegrijpelijk, omdat seksueel dimorfisme ook bij de huiseenden voorkomt.

In de steeds talrijker wordende gevallen van twee, drie of meer namen voor één plant of dier, gebeurde het vaak dat één dezer namen de voorkeur kreeg, en soms niet omdat het de oudste naam was, maar om andere, soms moeilijk te bepalen redenen, voornamelijk omdat het boek of artikel waarin het organisme beschreven was, meer gekend en gebruikt was dan het andere.

Tegen het einde van de vorige eeuw begon men er zich rekenschap van te geven dat de toestand werkelijk onhoudbaar was geworden, en begonnen zich stemmen te verheffen voor een reglementering ervan. Stilaan werd men overtuigd dat, in alle rechtvaardigheid en logica, van ieder organisme de oudste, dus eerst gegeven naam al de andere moest vervangen, en de enige geldige is. Dit is het prioriteitsprincipe, dat nog heden aan de basis ligt van de biologische nomenclatuur. Na allerlei pogingen om dit te verwezenlijken, besloot men tot het houden van internationale congressen, om nomenclatoriale — en andere — vraagstukken te onderzoeken en oplossingen te vinden voor de moeilijkheden. Het bleek onmiddellijk dat de belangen van de plant- resp. dierkundigen enigszins uiteenlopend waren, en zo kwamen twee reeksen internationale congressen in het leven: de zoölogische en de botanische congressen. Later kreeg men nog entomologische, ornithologische, biochemische, limnologische e.a. congressen, maar de kwesties van de nomenclatuur bleven aan de zoölogische resp. botanische congressen voorbehouden.

Het eerste internationaal zoölogen-congres werd in 1889 te Parijs gehouden, en sindsdien kreeg men regelmatig om de vijf jaren congressen, met lange onderbrekingen omwille van de wereldoorlogen 1914-1918 en 1939-1945. Een ontzaglijke massa werk werd verricht, en soms gebeurde het dat een congres de beslissingen van een vorig congres vernietigde en door andere verving. Stilaan kristalliseerde zich het werk der congressen onder de vorm 1° van een stel internationale regels van zoölogische nomenclatuur en 2° van het vormen van een bestendige internationale commissie voor de zoölogische nomenclatuur.

De thans geldige « Regels » werden in 1961 uitgegeven als gevolg van de beslissingen van het XV^e internationaal congres te Londen in 1958. Ze dragen de officiële naam van « Code international de nomenclature zoologique adopté par le XV^e congrès international de zoologie, Londres, juillet 1958 » en bevatten 87 artikels. Hiernaast zijn er de z.g. « meningen » (opinions) van de internationale commissie, die kracht van regels hebben. Er zijn verschillende honderden dezer meningen, en er komen er steeds nieuwe.

In het voorwoord, het z.g. Préambule, van de « Regels » wordt het doel ervan als volgt geformuleerd : « ... L'objet du Code est d'amener la stabilité et l'universalité des noms scientifiques des animaux, de telle sorte que chaque nom soit unique et distinct. Toutes ces dispositions tendent à ces fins, et aucune ne restreint la liberté de la pensée ou de l'action taxonomiques ».

Terloops gezegd, werden de « Regels » eerst in het Frans opgesteld; op het XIV^e congres te Kopenhagen in 1953 heeft men echter in principe besloten twee teksten als geldig op te stellen, een Engelse en een Franse, tot grote ontsteltenis van de Franse afgevaardigden, die een zoniet uitsluitend Franse dan toch een Frans-Engelse tekst eisten. Uiteindelijk, staat toch in de « Code » de Franse tekst vóór de Engelse.

De stabiliteit van de nomenclatuur werd door de *prioriteitsregel* verzekerd. De oudste geldige naam van een soort of van een geslacht moet gebruikt worden. Vermits het echter om *geldige* namen gaat, wordt het principe in feite sterk beknot, want om geldig te zijn moet een naam niet alleen de oudste zijn maar aan een aantal voorwaarden beantwoorden. De *synonymie* (twee of meer namen voor één organisme) en de *homonymie* (dezelfde naam voor twee of meer organismen) zijn hier belangrijk, vooral omdat de regel luidt dat :

a) een soortnaam in ieder geslacht slechts éénmaal mag gegeven worden. Dus, geen twee *Passer domesticus* in het geslacht *Passer*;

b) een geslachtsnaam in het dierenrijk slechts ééns gebruikt mag worden. Moest b.v. iemand aan een slakkengeslacht de naam *Dione* gegeven hebben en een jaar, een maand of zelfs een dag nadien iemand anders dezelfde naam aan een vlindergeslacht, dan moet voor de vlinders een andere naam gevonden worden.

Geslachtsnamen uit het plantenrijk mogen echter aan diereengeslachten gegeven worden. B.v. *Oenanthe*, naam van een planten- en van een vogelgeslacht.

Dit schijnt allemaal redelijk. Ook redelijk is het geval waar een soort die later (d.w.z. door een latere vorser) naar een ander geslacht verplaatst wordt, ook soms van soortnaam verandert, omwille van de prioriteitsregel. Voorbeeld : in het vlindergeslacht *Desmeocraera* werd de soortnaam *leucophaea* door twee auteurs aan twee soorten gegeven. De jongere dezer namen moest dus veranderd worden. Later echter werd de soort *D. leucophaea* (oudere naam) naar een ander geslacht overgeplaatst. Hierdoor, werd de jongere naam *leucophaea* geldig (« beschikbaar » volgens de terminologie der « Regels ») en kon aan de soort teruggegeven worden. Moest nu iemand die overplaatsing niet willen erkennen (de door de « Regels » gewaarborgde wetenschappelijke vrijheid!), en de « oudere » soort in het geslacht *Desmeocraera* willen behouden, dan wordt de jongere naam opnieuw ongeldig.

Waar de zaken minder logisch zijn, is in het geval waar een *jongere*

en dus in principe ongeldige naam gedurende lange jaren (men spreekt van op zijn minst vijftig jaren) door iedereen gebruikt wordt, terwijl de oudere naam ongebruikt blijft, of, wat meestal het geval is, eenvoudig onbekend en dan later door een bijzonder ijverige vorser in een oud boek of tijdschrift ontdekt wordt. In zulke gevallen wordt de kwestie aan de internationale commissie voorgelegd, met verzoek de oudere naam ongeldig te verklaren. Meestal gaat de commissie op het verzoek in, krachtens het principe van de stabiliteit van de nomenclatuur. Men oordeelt dat de vervanging van een oudsher door iedereen gebruikte alhoewel jongere naam door een totaal onbekende oudere, in de nomenclatuur in plaats van orde, verwarring zou brengen. Schrijver dezes meent dat het prioriteitsprincipe in zulke gevallen geërbiedigd moet worden niettegenstaande de (meestal niet eens bestaande) verwarring die zou kunnen ontstaan. Overigens, zijn zulke gevallen eerder zeldzaam, en moeten — tenminste voor de specialisten — geen te grote geheugen-inspanning veroorzaken. Wat nu gebeurt, is dat in het officiële « Bulletin of Zoological Nomenclature », in iedere aflevering, tientallen dergelijke gevallen gepubliceerd worden, wat een geweldige massa werk betekent. Inderdaad, voor ieder geval van die aard, moet eerst het verzoek gepubliceerd worden om de specialisten toe te laten hun mening ten beste te geven; na zes maanden, gaat de internationale commissie het geval behandelen, en haar beslissing wordt, met de nodige vertraging, in het « Bulletin » gepubliceerd. Aangezien de commissie honderden zulke gevallen te behandelen heeft, kan men zich voorstellen hoe traag dit alles gebeurt.

In de laatste jaren is trouwens de gehele zaak der dierkundige nomenclatuur in een oneindige formalistiek verzeild. Alles gebeurt in een streng voorgeschreven vorm, in een rechtsgeleerde taal, en alles is tot een ongehoorde haarklieverij uitgegroeid. Schrijver dezes had al voor jaren een strengere toepassing van de prioriteitsregel aanbevolen (zonder succes, wel te verstaan), wat de drie vierden van de huidige tijdrovende bezigheden zou geëlimineerd hebben.

De « Regels » schrijven verder een groot aantal bijzonderheden voor betreffende de bouw van wetenschappelijke namen. Zo moeten b.v. de geslachts- en soortnamen gecoördineerd worden (art. 30). Zo b.v., *Passer domesticus*, maar *Fringilla domestica*. Dit schijnt voor mensen met klassieke vorming vanzelfsprekend. Er zijn echter vorsers — en niet de minst bekende — die volhouden dat een soortnaam in de voor het eerst gebruikte vorm moet aangewend worden; zij schrijven dan *Passer domestica*, omdat *domestica* de door LINNAEUS gegeven vorm was (dit gebeurde eenvoudig omdat LINNAEUS die zijn Latijn kende, de geslachtsnaam *Fringilla*, vrouwelijk, gebruikte; had hij de naam *Passer* gebruikt, dan zou hij vanzelfsprekend *Passer domesticus* geschreven hebben). De regel is echter, sinds 1962, formeel en verplichtend.

Voor de z.g. « hogere » categorieën werd tot nog toe geen volledige

overeenkomst bereikt. Men is dus, voor wat betreft b.v. de superfamilies, de orden enz., vrij om deze of andere vorm van een naam te gebruiken. Voor de onderfamilies hebben wij echter de in art. 29 voorgeschreven uitgang *-inae*, b.v. *Nymphalinae*, en voor de families *-idae*, b.v. *Nymphalidae*. Men is stilzwijgend tot de gewoonte gekomen de superfamilies op *-oidea* te doen eindigen, b.v. *Papilionoidea*. De « aanbeveling » (niet verplichtend) bij art. 29A spreekt overigens van de terminatie *-oidea* voor de superfamilies. Voor de orden echter heerst nog veelvormigheid. Zo hebben wij voor de zangvogels de vormen *Passeriformes* en *Passeres*, beide geldig (omdat er geen regel voor bestaat).

Een der principes van de dierkundige nomenclatuur is het bewaren van de « taxonomische vrijheid » (cf. hierboven). In de praktijk echter wordt deze vrijheid door bepaalde regels beknot. Wij vinden er b.v. definities van taxonomische categorieën, zoals *species*, *genus* enz., wat totaal buiten de taak van de nomenclatuur en, laten wij ook bekennen, buiten de bevoegdheid van de internationale commissie valt. De regels laten b.v. officieel maar één infraspecifieke (d.w.z. « onder » de soort) categorie toe, nl. de ondersoort (*subspecies*), niettegenstaande herhaalde verzoeken van vele vorsers, om de vooruitgang in de taxonomie door het aanvaarden van b.v. *semi-* en *superspecies* te concretiseren.

De regels sluiten o.m. de z.g. infrasubspecifieke categorieën uit. M.a.w. deze worden door de regels niet beschermd: er bestaat geen prioriteit hiervoor. Ze bestaan voor de « Regels » eenvoudig niet. Hieronder begrijpt men de z.g. « variëteiten », « aberraties » en « vormen », meestal individuele varianten waar men niet goed weet of het erfelijke of somatische vormen zijn. In ieder geval, deze individuen vormen geen *populaties*. Het zijn echter alleen populaties die een taxonomische categorie vormen, hetzij als *ondersoorten*, hetzij als *soorten*.

De weigering de infrasubspecifieke categorieën te erkennen heeft een groot praktisch belang, omdat talloze vormen die onder deze benaming vallen, wetenschappelijke (= Latijnse) namen bezitten die thans geen waarde meer hebben. O.m. beschrijven nog steeds specialisten van vele z.g. « lagere » groepen (ééncelligen, raderdiertjes, kleine kreeftjes, zelfs weekdieren) « variëteiten » of « vormen » die geen populaties vertegenwoordigen, b.v. « var. » *hispida*, « var. » *longispina*, « var. » *brevispina* van het raderdiertje *Keratella cochlearis*. Deze auteurs zijn voor het merendeel geen systematici, maar ecologen of hydrobiologen, voor wie de taxonomie bijzaak is en die, geheel ten onrechte, van de internationale nomenclatuurregels niets afweten, en die ook niet weten dat de door hen gegeven namen geen erkend bestaan hebben.

Een gehele groep hoofdstukken (art. 61-75) regelt het gebruik der types. Art 61 zegt dat een type objectief en onveranderlijk is; het type van een soort is *één specimen*; dat van een geslacht *één soort*; dat van een familie, *één geslacht*. Waar het om familietypes gaat, is de naam van het type in de naam van het resp. taxon begrepen: de familienaam *Corvidae* wordt door de naam van het typisch geslacht *Corvus* gevormd.

Voor een geslacht zijn er verschillende manieren om de typische soort aan te duiden: indien dit bij het beschrijven van een nieuw geslacht gebeurt, gaat het om een « *originele aanduiding* ». In andere gevallen, wordt als de typische soort van een geslacht een soort beschouwd die ofwel de soortnaam « *typicus* » of « *typus* » (b.v. het uiltje *Noctua typica* Linnaeus), ofwel dezelfde naam als het geslacht (b.v. *Pica pica*) draagt, ofwel de enige soort van het geslacht is (dit is een *type door monotypie*). Klopt het voorgaande niet, dan kan een (latere) vorser het geslachtstype bij « *subsequente aanduiding* » vaststellen. Voor vele oudere geslachten is dit het geval. Talrijke artikels van de « Regels » behandelen de moeilijke kwestie van de types vooral indien het over een soorttype gaat, dus één enkel exemplaar. Een type-specimen kan ofwel een origineel stuk ofwel een door een latere vorser aangeduid stuk zijn. In het eerste geval hebben wij:

a) een *holotype*, één enkel door de oorspronkelijke beschrijver aangeduid stuk.

In het tweede geval hebben wij:

b) een *syntype*. Hier kan men verschillende stukken hebben. De syntypes zijn nl. al de leden van een oorspronkelijke reeks exemplaren, indien de beschrijver geen *holotype* heeft aangeduid. Ze hebben alle dezelfde nomenclatorische waarde. Soms spreekt men ook van *cotypes*;

c) een *lectotype*. Een der syntypes mag door een latere vorser als lectotype aangeduid worden. Het vervangt in dit geval het holotype;

d) een *neotype*. Indien al de exemplaren van de oorspronkelijke reeks verloren of vernietigd zijn, kan een reviseur een ander stuk waarover hij beschikt en dat hij als conspecifiek beschouwt, als neotype beschrijven. Hier worden zeer strenge voorwaarden gesteld om de mogelijke misbruiken uit te schakelen.

De internationale regels van de zoölogische nomenclatuur zijn *verplichtend*. Er zijn vanzelfsprekend geen dwangmaatregelen mogelijk, en de sancties bestaan in het niet erkennen van namen die de regels niet eerbiedigen. Iedereen is dus vrij een « onregelmatige » naam te negeren, hem te verbeteren of door een andere te vervangen. Aangezien de meeste systematici zeer graag namen geven, schijnt deze beschikking nogal doeltreffend te zijn.

Niettegenstaande al hun tekortkomingen, ingewikkeldheid, formalisme enz., vormen de internationale regels van de dierkundige nomenclatuur toch een bewonderingswaardig instrument van uniformisatie en coördinatie, en iedereen wordt verzocht ze op alle punten te eerbiedigen.

Nota. — Acknowledgments are due to the Board of Trustees of the University of Illinois for permission to use some of the illustrations in Hennig's « *Phylogenetic Systematics* », University of Illinois Press, Urbana, Ill., 1966.

LITERATUUR

BLACKWELDER, R. E., 1967, A Critique of Numerical Taxonomy, Systematic Zoology, 16, bbl. 64-72.

- BLOCH, K., 1956, Zur Theorie der naturwissenschaftlichen Systematik unter besonderer Berücksichtigung der Biologie, *Bibl. Biotheor.*, 7, 1956.
- DARLINGTON, P. J., 1957, *Zoogeography: the geographical distribution of animals*, Wiley, New York, 1956.
- DINGLER, H., 1954, Die philosophische Begründung der Deszendenztheorie, in Heberer, *Die Evolution der Organismen*, 2. Aufl., bbl. 3-24, G. Fischer, Jena, 1954.
- GHISELIN, M. T., 1966, On Psychologism in the Logic of Taxonomic Controversies, *Systematic Zoology*, 15, bbl. 207-215, 1966.
- HANDLIRSCH, A., 1925, Die systematischen Grundbegriffe und Phylogenie und Stammesgeschichte, in Schröder, *Handbuch der Entomologie*, Bd. III, Jena, 1925.
- HARTMANN, M., 1956, *Allgemeine Biologie*, Göschen Sammlg., W. de Gruyter, Jena, 1956.
- HENNIG, W., 1950, *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, Deutscher Zentral Verlag, Berlin, 1950.
- HENNIG, W., 1963-64, Wirbellose I und II, in *Taschenbuch der Zoologie*, Georg Thieme, Leipzig, 1963-64.
- HENNIG, W., 1965, Phylogenetic Systematics, *Ann. Rev. Entom.*, 10, bbl. 97-116, 1965.
- HENNIG, W., 1966, *Phylogenetic Systematics*, Illinois Univ. Press, Urbana, Ill., 1966.
- HERING, M., 1926, Oekologie der Blattminierenden Insektenlarven in *Zool. Baust.*, 1, 2, Berlin, 1926.
- HUXLEY, J. S., 1940, *Evolution, the modern Synthesis*, Harper, New York, 1940.
- KIRIAKOFF, S. G., 1956, Beginnselen der dierkundige systematiek, *De Sikkel*, Antwerpen, 1956.
- KIRIAKOFF, S. G., 1960, De filosofische grondslagen van de biologische systematiek, *Natuurwet. Tijdschr.*, 42, bbl. 35-57, 1960.
- KIRIAKOFF, S. G., 1961, Aspecten van de moderne biogeografie, *Natuurwet. Tijdschr.*, buiten reeks, Gent, 1961.
- LAM, H. J., 1936, Phylogenetic Symbols, past and present, in *Acta Biotheor.*, A2, bbl. 153-194, 1936.
- MAYR, E., E. G. LINSLEY & R. L. USINGER, 1953, *Methodes and Principles of Systematic Zoology*, Mc Graw Hill, New York, 1953.
- NAEF, A., 1919, *Idealistische Morphologie und Phylogenetik*, Jena, 1919.
- PLATE, L., 1914, Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere, in *Kultur der Gegenwart*, Abt. 4, Teil 3, bbl. 92-164, Jena, 1914.
- REMANE, A., 1952, *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*, Geest & Portig, Leipzig, 1952.
- RENSCH, B., 1929, *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung*, Gebr. Borntraeger, Berlin, 1929.
- ROSA D., 1931, *L'Ologénèse, nouvelle théorie de l'évolution et de la distribution géographique des êtres vivants*, Alcan, Paris, 1931.
- SIMPSON, G. G., 1944, *Tempo and Mode in Evolution*, Columbia University Press, New York, 1944.
- SIMPSON, G. G., 1959, Mesozoic Mammals and the polyphyletic Origin of Mammals, *Evolution*, 13, bbl. 405-414, 1959.
- SIMPSON, G. G., 1961, *Principles of animal Taxonomy*, Columbia University Press, New York, 1961.
- ZIMMERMANN, W., 1954, Die Methoden der Phylogenetik, in Heberer, *Die Evolution der Organismen*, 2. Aufl., bbl. 25-102, G. Fischer, Jena, 1954.
- (Ingekomen 7-7-1967).

Rijksuniversiteit Gent
 Zoologisch Instituut
 Laboratoria voor morfologie
 en voor systematiek.

