

Een korte geschiedenis van het evolutionaire denken

Johan Braeckman & Stefaan Blancke
Universiteit Gent

Gepubliceerd in: Coomans, A., ed., *Evolutie en Darwinisme anno 2009*, Koninklijke Vlaamse Academie van België voor Wetenschappen en Kunsten, Brussel, pp. 43-50.

1. Vóór Charles Darwin

Ideeën over evolutie vinden we reeds in de oudheid bij Griekse en Romeinse, en wellicht ook bij Arabische en Oosterse auteurs. De Griekse filosoof Anaximander (610-546 vóór onze tijdrekening), bijvoorbeeld, dacht dat het leven oorspronkelijk in de zee was ontstaan en later het land had gekoloniseerd. Je kan in teksten, ouder dan tweeduizend jaar, wel meer opvattingen vinden, die in onze tijd onvermijdelijk ‘darwinistisch’ aanvoelen. Losse opmerkingen over het dynamische karakter van het leven, over ontstaan en vergaan, over fossielen en de geschiedenis van levende wezens, en dergelijke meer, zijn echter nog lang niet hetzelfde als een volwaardige evolutietheorie. Deze is, zoals alle volwassen wetenschappelijke theorieën, behoorlijk complex en duikt pas op in het werk van de Franse bioloog Jean-Baptiste Lamarck. Ondanks diverse, relatief vage suggesties over evolutie, bekleemtoonde het dominante westerse beeld van de levende natuur tot in de negentiende eeuw, het statische en essentialistische karakter ervan. Statisch, want onveranderlijk. Essentialistisch, want elke soort bezit een ‘essentie’, een cluster van eigenschappen waarvan niet kan worden afgeweken. Daarom gelijken de nakomelingen van organismen die tot soort A behoren op alle andere organismen van soort A, en gelijken de nakomelingen van organismen die tot soort B behoren op de organismen die tot soort B behoren, enzovoort. Uit een koe komt geen kat voort, en uit een hond geen vogel. De opvatting gaat terug tot Plato’s vormentheorie, die stelt dat alles wat wij zintuiglijk kunnen waarnemen, een afspiegeling is van onveranderlijke, dimensieloze en zich buiten tijd en ruimte bevindende ‘vormen’. Onderlinge gelijkheid tussen organismen van dezelfde soort is de norm, variatie de uitzondering. Pas bij Darwin wordt dit omgekeerd: variatie is de norm, individuele organismen vormen ontologisch de ‘echte’ realiteit, en wat we een soort noemen is grotendeels een abstractie.

Om de orde in de natuur te verklaren ontwikkelden zich over de eeuwen heen in essentie twee visies: de gedachte van de natuur als ‘grote ketting van het bestaan’ (*great chain of being*) en de natuurtheologie (*natural theology, physico-theology, natural religion*).

De visie op de natuur als ‘een grote ketting’ vindt, zoals het essentialisme, haar oorsprong in de Griekse wijsbegeerte, in eerste instantie in het werk van Plato. In tegenstelling tot de wereld waarin we leven, was Plato’s vormenwereld stabiel, eeuwig en volmaakt. Elke soort die in de levende natuur wordt aangetroffen is een minder volmaakte versie van de perfecte vorm van die soort, die volgens Plato reëel en eeuwig in de vormenwereld bestaat. De eindige, onvolmaakte natuur waarin wij leven, dankt haar bestaan aan de oneindige en volmaakte goedheid van God, die, precies omdat hij oneindig goed is, de natuur geschapen heeft. Men kan zich dan de vraag stellen uit hoeveel wezens de natuur bestaat. Het antwoord hierop luidt: uit alle mogelijke wezens. Aangezien God oneindig goed is, moet alles wat mogelijk kan bestaan ook effectief bestaan. God kan immers niets dat kan bestaan, het bestaan misgunnen. Het aantal soorten op aarde is dan ook recht evenredig met het aantal soorten in de vormenwereld. Alles wat aanwezig is in de vormenwereld moet ook, voortvloeiend uit de aard van God, in onvolmaakte vorm bestaan op aarde; de aarde is een volledige, maar onvolmaakte afspiegeling van de vormenwereld. Kortom, de wereld, de levende natuur, is zo ‘vol’ als maar

mogelijk is. Elke soort die *kan* bestaan, bestaat ook echt. De filosoof en historicus Arthur Lovejoy, die de klassieke studie schreef over de natuur als ‘grote ketting van het bestaan’ (1936), noemt deze opvatting ‘het principe van volledigheid’.

Aristoteles, Plato’s belangrijkste leerling, koppelde dit principe aan een inzicht van zichzelf, door Lovejoy het ‘principe van continuïteit’ genoemd. Aristoteles redeneerde als volgt: als de natuur volledig is, dan moet de ‘afstand’ tussen de soorten onderling minimaal zijn. Dat wil zeggen dat we in de natuur een graduele, continue overgang kunnen waarnemen, van het anorganische naar het organische; van het kleine naar het grote; van het eenvoudige naar het complexe, enzovoort. De twee principes samen – volledigheid en continuïteit – leveren het beeld op van de natuur als ‘grote ketting van het bestaan’. Alle soorten hangen als schakels aan elkaar vast en tussen de schakels die met elkaar verbonden zijn bestaat slechts een minimaal verschil. Lovejoy toont uitvoerig aan hoe dit beeld van de natuur tot in de negentiende eeuw grote invloed uitoefende op de manier waarop men nadacht over de plaats van de mens en de andere soorten in de natuur, over classificatie en taxonomie, over zogenaamde *missing links* en fossielen, over merkwaardige, er ambigu uitziende organismen zoals de zoetwaterpoliep, over buitenaards leven, enzovoort. De natuur als *great chain of being* schiep metafysische orde in de natuurlijke chaos. Het duurde tot Darwin alvorens een wetenschappelijk aanvaardbaar alternatief naar voren werd gebracht.

Ook de natuurtheologie gaat uit van het standpunt dat de orde in de natuur er van ‘bovenaf’ is ingebracht of aan opgelegd. Waar de visie van de natuur als *great chain of being* vooral een verklaring bood voor de veelheid en diversiteit van levende soorten, probeerde de natuurtheologie duidelijk te maken hoe het kan dat individuele organismen, van eencelligen tot mensen, *functioneel ontwerp* vertonen. Een oog, aldus de natuurtheologen, dient duidelijk om te kijken, alle onderdelen van het oog werken mee om die taak zo goed mogelijk uit te voeren. Vleugels zijn de middelen waarmee vogels kunnen vliegen, een spin maakt een web om insecten te vangen, bacteriën hebben zweepstaartjes om zich voort te bewegen, enzovoort. Als er iets opvalt aan de levende natuur, dan wel dat we overal functioneel ontwerp aantreffen. Als er ontwerp in de natuur is, aldus de natuurtheologen, dan moet er ook een ontwerper zijn. Een horloge veronderstelt een horlogemaker, dus een oog ook een oogmaker. Wie anders dan God kan verantwoordelijk zijn voor het ontwerp in de natuur?

Zowel de visie op de natuur als *great chain of being* als die van de natuurtheologie, was inherent statisch en essentialistisch. De levende natuur kan fundamenteel niet veranderen, want dit zou ingaan tegen de goddelijke ideeën zoals die tot expressie komen in soorten, en tegen het goddelijke plan waarvan elk organisme getuigt. Het sloot mooi aan bij de bijbelse verhalen die de schepping willen verklaren. Door berekeningen te maken aan de hand van de stambomen die men in de bijbel aantreft kon men zelfs uitrekenen wanneer de schepping had plaatsgevonden. De meeste berekeningen gaven een getal van ongeveer zesduizend jaar. Bekend is die van aartsbisschop James Ussher, die in 1654 berekende dat de schepping plaatsvond in de nacht vóór 26 oktober 4004 vóór Christus. Zeer gereputeerde wetenschappers zoals Johannes Kepler en Isaac Newton kwamen tot vergelijkbare uitkomsten. Het is pas in de achttiende eeuw dat sommigen ernstig begonnen te twijfelen aan dit christelijke, statische en essentialistische beeld van de natuur. Naturalisten en geologen zoals James Hutton en George-Louis Leclerc de Buffon beseften dat de aarde véél ouder moet zijn dan wat men traditioneel dacht. Erasmus Darwin, Charles’ grootvader, speculeerde over evolutie. Andere achttiende-eeuwse denkers zoals Pierre Louis Maupertuis en James Burnett ontwikkelden analoge ideeën. Maar het is pas dankzij de Franse bioloog Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) dat men voor het eerst kennismakte met een uitgewerkte evolutietheorie. Lamarcks eerste publicaties brachten de Franse, en later ook de Europese, flora in kaart. Hij zorgde ervoor dat de beroemde *Jardin des Plantes* op wetenschappelijke wijze haar collectie ordende en presenteerde. Lamarck was in het museum verantwoordelijk

voor de ongewervelden, waarin hij zich decennia lang specialiseerde. Tussen 1815 en 1822 publiceerde hij, in verschillende delen, hierover ook zijn belangrijkste werk, getiteld *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Ondanks zijn opmerkelijke wetenschappelijke verdiensten is Lamarck vandaag de dag vrijwel uitsluitend bekend als iemand die een foutieve evolutietheorie naar voren bracht. Hij ontwikkelde zijn evolutionaire visie in een werk uit 1809, *Philosophie zoologique*. De gangbare opinie stelt dat Lamarcks centrale idee de overerving van verworven eigenschappen was. Het is waar dat Lamarck dit punt naar voren bracht, maar het maakt niet de kern uit van zijn evolutietheorie. Het geloof dat verworven eigenschappen doorgegeven worden aan nakomelingen bestond reeds lang vóór Lamarck, bovendien deed ook Darwin er soms een beroep op. Het werd pas ten gronde betwist door de Duitse bioloog en darwinist August Weismann (1834-1914), die ondubbelzinnig aantoonde dat verworven eigenschappen niet erfelijk worden doorgegeven. Lamarcks evolutietheorie berust op de gedachte dat de natuurwetten voortdurend op de materie inwerken, dusdanig dat de resultaten ervan anders zijn naargelang de omstandigheden waarin de materie zich bevindt. Levende organismen, die zelf louter materie zijn, ondergaan veranderingen – van eenvoudig naar complex – door de werking van de natuurwetten. Bovendien streven organismen er zelf naar om steeds complexer te worden. Toch dacht Lamarck niet dat de evolutie van de levende natuur finalistisch was. Het proces dat hij beschrijft is volkomen doelloos; er is geen richting in te bespeuren. Zijn theorie liet hem toe te verklaren waarom fossielen vaak lijken op soorten die momenteel bestaan, maar er toch niet aan gelijk zijn. Hij veronderstelde, terecht, dat de huidige soorten geëvolueerd zijn uit soorten die we nu slechts in fossiele vorm vinden. Lamarck beweerde dat ook de mens op die manier geëvolueerd is, uit een ‘eenvoudig dier’. Zijn evolutionaire visie kende in zijn tijd weinig navolging. Niet alleen viel zijn materialistische filosofie niet in goede aarde, men vond ook dat hij te weinig bewijzen leverde voor de evolutie van het leven. Het grootste probleem met Lamarcks evolutietheorie is dat ze geen mechanisme naar voren brengt dat verantwoordelijk is voor het ontstaan van adaptaties, de functionele vormen van ontwerp waar de natuurtheologen, terecht, zo van onder de indruk waren. Vijf decennia later bracht Darwin een dergelijk mechanisme wel naar voren, namelijk natuurlijke selectie.

Uit onvrede met Darwins mechanisme grepen sommige evolutionisten in de tweede helft van de negentiende eeuw terug naar Lamarck. Ze legden de klemtoon op het erfelijk doorgeven van verworven eigenschappen, een idee dat ze toeschreven aan Lamarck. In plaats van eliminatie, door selectie, van alle levensvormen die niet voldoende aangepast zijn, werd aangenomen dat organismen zelf voor ‘gerichte variatie’ zorgden. Behalve door het werk van Weismann in de negentiende eeuw werd dit zogenaamde neo-Lamarckisme ten grave gedragen door de ontwikkeling van de moderne genetica in de twintigste eeuw. (Het valt evenwel niet uit te sluiten dat door recente studies over epigenetische processen de zogenaamd Lamarckistische opvatting dat verworven eigenschappen op erfelijke manier een effect kunnen hebben naar de volgende generaties toe, een heropleving kent.)

Behalve Lamarck publiceerden, vóór Darwin, nog anderen een evolutionaire visie op het leven in de eerste helft van de negentiende eeuw. Vermeldenswaard in dit verband is Robert Chambers, die in 1844 anoniem het boek *Vestiges of the Natural History of Creation and other Evolutionary Writings* publiceerde. Chambers ideeën werden hard aangepakt door de wetenschappelijke gemeenschap van zijn tijd. Charles Darwin, die op dat moment, in het geheim, zijn eigen evolutionaire ideeën volop aan het uitwerken was, begreep dat Lamarck en Chambers gelijk hadden wat betreft het bestaan van evolutie zelf. Maar hij begreep ook dat hun critici het evenzeer bij het rechte eind hadden in hun standpunt dat Lamarcks en Chambers pogingen om die evolutie te verklaren, wetenschappelijk niet toereikend waren.

2. Van Darwin naar het neodarwinisme

De voorbije decennia zijn tientallen studies verschenen die de complexiteit en subtiliteit van Darwins evolutietheorie aantonen. Meerdere factoren speelden een rol in de ontwikkeling van Darwins gedachtegang. Erg belangrijk was de invloed van Charles Lyells boek *Principles of Geology* (drie delen, 1830-1833). Dit boek betekende de start van de moderne geologie, die in het spoor van ondermeer Newtons fysica het uniformitarisme bepleitte. Dit is de opvatting dat de natuurwetten die vandaag werkzaam zijn, dezelfde zijn als in het verleden. In de geologie betekent dit dat de krachten die de aarde nu vormgeven, dat ook in het verleden deden, op precies dezelfde manier. Lyells pleidooi voor uniformitarisme ging in tegen het catastrofisme, dat stelde dat de biologische en geologische geschiedenis van de aarde werd gekenmerkt door catastrofes die voor radicale veranderingen zorgden (bijvoorbeeld de zondvloed). De ideeën die Lyell in zijn *Principles* ontwikkelde hielden ook in dat de aarde veel ouder was dan wat toentertijd, ondanks Hutton, Buffon e.a., vrij algemeen werd aangenomen. Verder werd Darwin beïnvloed door tal van waarnemingen die hij deed tijdens zijn beroemde reis met de Beagle (in het bijzonder de spotvogels van de Galapagos eilanden zetten hem aan het denken over een mogelijke gemeenschappelijke afkomst van de verschillende soorten), door de lectuur van het werk van Thomas Malthus, door zijn correspondentie met duivenkwekers, door zijn eigen experimenten en waarnemingen (ondermeer zijn achtjarige studie van *Barnacles*), enzovoort.

De belangrijkste vraag die Darwin zich stelde, betrof, ondanks de titel van zijn hoofdwerk (*On the Origin of Species*, 1859) niet zozeer de oorsprong van soorten, maar die van *adaptaties*: complexe, functionele, biologische structuren die een probleemoplossend vermogen hebben. Vóór Darwin was er geen aanvaardbaar wetenschappelijk alternatief voor het eerder aangehaalde natuurtheologisch argument dat stelde dat god alle adaptaties gecreëerd had (het 'ontwerp'- of 'designargument'). Verschillende filosofen, waaronder Spinoza, Kant en Hume, verwierpen weliswaar het designargument, maar het was wachten op Darwins ontdekking van het mechanisme van *natuurlijke selectie* voor een grondig wetenschappelijk inzicht in de ontwikkeling van adaptaties.

Natuurlijke selectie is in essentie gebaseerd op de vaststelling, vóór Darwin geformuleerd door Thomas Malthus in zijn *An Essay on the Principle of Population* (1798), dat er meer organismen worden geboren dan er kunnen overleven. Hieruit volgt automatisch dat zich competitie zal voordoen tussen de organismen, en, aangezien er steeds variatie is, zullen sommige organismen beter aangepast zijn aan de omgeving dan andere ('survival of the fittest'). Organismen die beter aangepast zijn, zullen gemiddeld genomen langer leven en hebben bijgevolg meer kans om zich voort te planten. Als de eigenschappen die hen meer succesvol maakten in de 'struggle for life' erfelijk zijn, dan vinden we die eigenschappen bij hun nakomelingen terug. Die nakomelingen variëren echter ook ten opzichte van elkaar, waardoor sommige ervan de gunstige, overgeërfde eigenschappen in hogere mate bezitten dan de anderen. Aangezien er ook nu, door schaarste, competitie zal ontstaan, is het opnieuw zo dat de organismen met de meest geschikte eigenschappen gemiddeld genomen langer leven en meer kans hebben om zich voort te planten. Er treedt met andere woorden steeds 'selectie' op, zij het 'blind' en ongericht, van eigenschappen die ervoor zorgen dat, in de gegeven omgeving en context, de organismen die deze eigenschappen bezitten beter kunnen overleven. Hierdoor hebben ze ook meer kans zich te reproduceren. Dit hele proces herhaalt zich iedere generatie opnieuw, duizenden, tienduizenden, honderdduizenden malen, waardoor op langere termijn adaptaties ontstaan: functionele eigenschappen die eruit zien alsof ze 'van bovenaf' ontworpen zijn, maar in werkelijkheid het onbedoelde resultaat zijn van het blinde en mechanische proces van natuurlijke selectie. Men kan letterlijk miljoenen voorbeelden van adaptaties in de levende natuur vinden: organen en anatomische structuren zoals het oog, het hart, gewrichten, spieren, vleugels, vinnen en dergelijke meer, maar ook emoties, allerlei

gedragsvormen, biochemische eigenschappen, neuronale eigenschappen, enzovoort, zijn alle het resultaat van darwinistische selectie.

Darwin stelde verder vast dat sommige eigenschappen vooral functioneel zijn binnen een reproductieve context, bijvoorbeeld de indrukwekkende staarten van pauwen en paradijsvogels, het gewei van sommige hertensoorten, de complexe zang van vele vogels, en dergelijke meer. Ook deze eigenschappen zijn het resultaat van een vorm van selectie, die Darwin '*sexual selection*' (seksuele selectie) noemde.

Als organismen van een en dezelfde soort door omstandigheden van elkaar geïsoleerd worden en in verschillende milieus terechtkomen, bijvoorbeeld op verschillende eilanden, en daardoor reproductief van elkaar gescheiden geraken, dan zullen, tengevolge van de werking van natuurlijke en seksuele selectie, op langere termijn verschillende eigenschappen ontstaan bij de nakomelingen van de respectieve organismen. In een eerste fase van dit proces ontwikkelen zich op die manier verschillende 'populaties'. Als de verschillen tussen die populaties zo groot geworden zijn dat de organismen ervan onderling geen vruchtbare nakomelingen meer kunnen verwekken, dan stelt men dat ze tot twee verschillende soorten zijn geëvolueerd. Met andere woorden, de ontdekking en verheldering door Darwin van de beschreven selectiemechanismen verklaart niet alleen hoe adaptaties ontstaan, maar ook hoe soorten kunnen evolueren tot andere soorten, en hoe ze kunnen uitsterven (als ze er niet in slagen om zich snel genoeg aan nieuwe omstandigheden aan te passen).

Darwin maakte in dit alles voor de mens geen uitzondering (*The Descent of Man*, 1871). Ook hij is het resultaat van dit ongerichte evolutionaire proces van natuurlijke en seksuele selectie, en net zomin als dit het geval is voor andere soorten, is ook de mens niet het 'eindpunt' van de evolutie. De mens, met andere woorden, is één van de tientallen miljoenen uitlopers van de evolutionaire 'boom', die tot zijn huidig stadium gekomen is door een proces van toevalsmatige veranderingen waarbij, om manifest niet 'toevallige' redenen, bepaalde veranderingen behouden blijven en andere verdwijnen.

Darwins werk overtuigde de wetenschappelijke gemeenschap vrij snel dat evolutie plaatsvindt, en dat men de overeenkomsten tussen soorten en hun verspreiding over de aarde kan begrijpen vanuit historisch, evolutionair perspectief. Andere aspecten lagen moeilijker.

Voor het darwinistische mechanisme om adaptaties te verklaren, natuurlijke selectie, werd door veel wetenschappers niet aanvaard. Ook het gebrek aan een goede erfelijkheidstheorie zorgde voor tegenstand, omdat de bron van variatie van eigenschappen van organismen niet bekend was. Dat Darwin niet kon uiteenzetten hoe variatie ontstaat, maakte de skepsis tegenover natuurlijke selectie alleen maar groter. Het verklaart mede hoe naar het einde van de negentiende eeuw toe meerdere 'alternatieven' voor Darwins evolutietheorie ontstonden, zoals theïstische evolutie, neo-Lamarckisme, orthogenese en saltationisme. Theïstische evolutie is de opvatting, vandaag nog steeds populair in niet-wetenschappelijke kringen, dat de evolutie door God zo gestuurd wordt dat ze wel moest uitmonden in bewustzijn, intelligentie, mensen. Aangezien een 'van-bovenaf-gestuurde' evolutie niet strookt met het door wetenschappers vrij algemeen aanvaarde methodologisch naturalisme, dat stelt dat men geen beroep kan doen op het bovennatuurlijke in de wetenschap, werd 'theïstische evolutie' al snel weer afgevoerd als 'wetenschappelijk alternatief' (enkele opflakkingen in de twintigste eeuw, bijvoorbeeld het werk van Teilhard de Chardin, niet te na gesproken). Ook de andere 'alternatieve' visies bleken niet vol te houden, hoewel het er lange tijd naar uitzag dat Darwins evolutietheorie inderdaad enkele fundamentele tekortkomingen vertoonde.

Belangrijke vroeg-twintigste-eeuwse genetici zoals William Bateson en Hugo de Vries waren aanhangers van het saltationisme, dat stelde dat nieuwe soorten 'plots' kunnen ontstaan tengevolge van het optreden, zo nu en dan, van grote mutaties. Hun opvatting bood een 'oplossing' voor het gebrek aan inzicht in het proces van *random* variatie waarop volgens Darwin *non-random* selectie inwerkte. De Vries en zijn collega's accepteerden uiteraard

evolutie, maar die evolutie verliep in ‘sprongen’, van de ene soort direct naar de andere soort, in plaats van gradueel en stapsgewijs.

Langzaam maar zeker begon het tij te keren ten voordele van Darwins opvattingen. De ontwikkeling van de genetica in de eerste helft van de twintigste eeuw maakte duidelijk, zij het niet zonder felle debatten en discussies, dat Mendeliaanse opvattingen over erfelijkheid wel degelijk geïntegreerd konden worden met darwinistische opvattingen over evolutie en selectie. Ondermeer het werk van de Britse biologen R.A. Fisher (*The Genetical Theory of Natural Selection*, 1930) en J.B.S. Haldane, en de Amerikaanse bioloog Sewall Wright gaf aan hoe natuurlijke selectie de genenfrequentie in populaties kan veranderen, met evolutie als gevolg. Een volgende generatie biologen kon hierop de synthese tussen de toenmalige genetica en Darwins evolutietheorie voltrekken, wat bekend staat als de ‘evolutionaire synthese’, of het ‘neodarwinisme’. De belangrijkste namen zijn hier Theodosius Dobzhansky (*Genetics and the Origin of Species*, 1937), Ernst Mayr (*Systematics and the Origin of Species*, 1942), Julian Huxley (*Evolution: The Modern Synthesis*, 1942), George Gaylord Simpson (*Tempo and Mode in Evolution*, 1944), en G.L. Stebbins (*Variation and Evolution in Plants*, 1950).

3. De derde darwinistische revolutie

Hoewel de verdiensten van de architecten van de ‘neodarwinistische synthese’ ontegensprekelijk zeer groot zijn, zag een aantal biologen in de jaren zestig in dat de ‘synthese’ ook ernstige tekortkomingen vertoonde. De inspanningen die deze mensen leverden, niet alleen om de problemen aan te stippen en te verduidelijken, maar ook om ze proberen op te lossen, leidde tot wat we de ‘derde darwinistische revolutie’ noemen. De eerste revolutie is het werk van Darwin zelf; de tweede kwam tot stand door de synthese tussen Mendeliaanse genetica en darwinistische evolutie.

De eerste auteur die de grootste moeilijkheid binnen het neodarwinisme uiteenzette is George C. Williams (°1926). In zijn boek *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought* (1966) verduidelijkt Williams hoe het idee van groepsselectie inherent is ingebakken in het neodarwinisme. De problematiek gaat terug tot het werk van Darwin, die van mening was dat natuurlijke selectie inwerkt op het niveau van organismen, maar zich genoodzaakt zag om voor sociale insecten (bijen, wespen, termieten, mieren) een uitzondering te maken. Bijen die een belager aanvallen, lijken zich op te offeren voor het welzijn van de gemeenschap die in de korf leeft. De aanvallende bij die steekt verliest daarbij immers vaak het leven. Ook zijn er bij de sociale insecten, in elke generatie opnieuw, telkens onvruchtbare organismen, die arbeid lijken te leveren voor het goed van het geheel. Darwin begreep dat dit moeilijk te verklaren was vanuit het perspectief dat selectie op het individuele organisme inwerkt. Hiervoor riep hij groepsselectie in, de opvatting dat selectie adaptaties kan ontwikkelen in functie van de groep (of zelfs de soort). In de evolutiebiologische literatuur ten tijde van de ontwikkeling van het neodarwinisme, wordt groepsselectie voortdurend, impliciet of expliciet, gehanteerd ter verklaring van diverse eigenschappen en gedragvormen van organismen. George Williams toonde echter aan dat groepsselectie problematisch is. Mochten er al eigenschappen zijn geëvolueerd ten voordele van de groep, dan worden deze weggeselecteerd van zodra er individuele organismen zijn die de baten ondervinden van dergelijke vermeende eigenschappen, maar er zelf niet de lasten van dragen. De Britse evolutiebioloog Johan Maynard Smith (1920-2004) gaf Williams inzichten wiskundig weer. Groepsselectie kan theoretisch bestaan, maar leidt niet tot wat Maynard Smith “evolutionair stabiele strategieën” noemde. Een mutant die eigenschappen heeft die bijdragen tot zijn persoonlijke fitness en niet tot die van de groep, zal meer nakomelingen hebben dan organismen die eigenschappen hebben die de groep bevoordelen. Het onvermijdelijke gevolg

is dat na een beperkt aantal generaties de ‘altruïstische’ organismen, met eigenschappen die zijn ontstaan door groepsselectie, zijn weggeselecteerd. Uiteindelijk moeten organismen uitsluitend eigenschappen hebben die nuttig zijn voor zichzelf. Dit lijkt uiteraard in strijd te zijn met het altruïstisch en opofferend gedrag dat relatief vaak in de natuur voorkomt (in extreme mate bij de sociale insecten). Williams begreep dat je de evolutie van dergelijk gedrag kan begrijpen door over evolutie en selectie na te denken vanuit *genetisch perspectief*. Onafhankelijk van Williams toonde het werk van William D. Hamilton (1936-2000) dit wiskundig aan. Williams' inzicht dat identieke genen zich in meerdere organismen kunnen bevinden leidde ertoe dat men darwinistische fitness kon herinterpreteren als *inclusive fitness*. Het probleem van altruïsme tussen genetische verwanten werd hierdoor opgelost. Verder werd ook het probleem van altruïsme tussen organismen die niet genetisch aan elkaar verwant zijn opgelost door het werk van de Amerikaanse evolutiebioloog Robert Trivers (°1943). Wijzelf behoren tot een soort die in hoge mate altruïstisch is in deze zin, maar we zijn lang niet de enige. Zelfs in soorten waar men het misschien niet bepaald zou verwachten, kan men altruïstisch gedrag aantreffen, zoals bij de zogenaamde vampiervleermuizen (*Desmodus rotundus*). Als een vleermuis in zestig uur geen bloed kan drinken, verliest ze een vierde van haar lichaamsgewicht, kan ze haar temperatuur niet op peil houden en gaat ze vrijwel met zekerheid dood. Ze moet vijftig tot honderd procent van haar lichaamsgewicht aan bloed vinden, elke nacht, om gezond te blijven. Ergens in de loop van hun evolutie hebben vampiervleermuizen geleerd om elkaar te helpen. Als een vleermuis genoeg voedsel heeft, doneert ze de rest aan een minder fortuinlijk exemplaar. De volgende nacht kunnen de rollen omgekeerd zijn. Dergelijke vorm van samenwerking heet wederkerig altruïsme, en Robert Trivers ontcijferde er de evolutionaire logica van. De voordelen van wederkerig altruïsme zijn vaak spectaculair. Zo is berekend dat vampiervleermuizen, mochten ze niet samenwerken, gemiddeld zo'n drie jaar oud kunnen worden. Dankzij de hulp die ze elkaar bieden, halen vele exemplaren maar liefst vijftien jaar. Trivers toonde aan dat wederkerig altruïsme zich kan ontwikkelen in soorten die het vermogen hebben elkaar te herkennen, en die een voldoende ontwikkeld geheugen hebben om zich te herinneren wie ze hebben geholpen en van wie ze hulp hebben ontvangen. Mocht dit niet het geval zijn, dan kan een *free rider* de samenwerkingstrategie van binnenuit torpederen. Bijgevolg kan men verwachten dat dergelijke soorten ook vermogens hebben ontwikkeld om bedrog te ontdekken, en misschien ook om elkaars intenties te lezen, gedrag te interpreteren, enzovoort. In dergelijke soorten kunnen, door natuurlijke selectie, de vermogens ontstaan die noodzakelijk zijn om moraliteit te ontwikkelen. Behalve bij de mens treffen we verschillende van deze vermogens aan bij mensapen, dolfijnen en walvissen. Hoe de ontwikkeling ervan precies is verlopen en wat de meest betrouwbare interpretatie ervan is, is nog niet bekend. Ondanks het werk van Darwin in de negentiende eeuw, en dat van William Hamilton en zijn collega's in de twintigste eeuw, komt het wetenschappelijk onderzoek naar de historische, evolutionaire oorsprong van de vele morele eigenschappen bij mensen en dieren pas vandaag ernstig op gang.

4. Een woord over het heden en de toekomst

De evolutietheorie zoals we ze vandaag kennen, is meerdere opzichten sterk verschillend van die van Darwin, ook al zijn de basisaspecten dezelfde gebleven. Niet alleen is ze gaandeweg verenigd met de moderne genetica en moleculaire biologie, er zijn ook diverse disciplines ontstaan die onderdeel van de moderne evolutietheorie zijn gaan uitmaken of er zijn uit voortgevloeid, waaronder ethologie, sociobiologie, evo-devo en epigenetica. Uiteraard zijn er ook meerdere interne discussies, karakteristiek voor elke gezonde wetenschap. Zo wordt nog steeds gedebatteerd over het niveau waarop natuurlijke selectie inwerkt; over de precieze

werking van natuurlijke en seksuele selectie; over de rol van genetische drift in de evolutie; over de snelheid van evolutie, enzovoort.

Vandaag de dag wordt evolutietheorie ook steeds meer toegepast in disciplines die tot voor kort geen interesse hadden in een darwinistisch perspectief, of er eenvoudigweg het nut niet van inzagen. We denken aan de toepassingen van evolutionaire inzichten in de geneeskunde, de psychologie, de economie, de landbouwwetenschappen, de informatica, de moraalwetenschappen en zelfs de architectuur en de kunstwetenschappen (zie Buskes 2006). Het zijn zondermeer boeiende tijden om aan wetenschappelijk onderzoek te doen, geïnspireerd door een evolutionair perspectief.

Bibliografie

- Bowler, Peter J. 2003 *Evolution. The history of an idea*. University of California Press, Berkeley.
- Braeckman, Johan 2001 *Darwins moordbekentenis. De ontwikkeling van het denken van Charles Darwin*. Nieuwezijds, Amsterdam.
- Buskes, Chris 2006 *Evolutionair denken. De invloed van Darwin op ons wereldbeeld*. Nieuwezijds, Amsterdam.
- Darwin, Charles 2002 (1859) *Over het ontstaan van soorten door middel van natuurlijke selectie, of het behoud van bevoordeelde rassen in de strijd om het leven*. Nieuwezijds, Amsterdam.
- Darwin, Charles 2002 (1871) *De afstamming van de mens en selectie in relatie tot sekse*. Nieuwezijds, Amsterdam.
- Larson, Edward J. 2004 *Evolution. The remarkable history of a scientific theory*. Modern Library, New York.
- Lovejoy, A. 1936, 1974 *The Great Chain of Being. A Study of the History of and Idea*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, Ernst 1982 *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, Ernst 2001 *What evolution is*. Basic Books, New York.
- Ruse, Michael & Travis, Joseph, 2009 *Evolution. The First Four Billion Years*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.