

HOOFDSTUK 4 EVOLUTIE EN CLASSIFICATIE - DE BOOM VAN HET LEVEN SCHUDT ZIJN TAKKEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN
MARCO ROOS

De organismen die met elkaar de Nederlandse biodiversiteit vormen hebben allemaal evolutionaire relaties met elkaar die in het volgende hoofdstuk weergegeven worden door stambomen. Classificaties volgen de evolutionaire verwantschappen die nog steeds het onderwerp van wetenschappelijke studies zijn en daarom vaak veranderen. De laatste decennia gaan die veranderingen snel en zijn soms veelomvattend, maar de grote lijnen lijken met name door DNA-onderzoek nu grotendeels bekend. De recente veranderingen in 'de boom van het leven' zijn soms lastig te volgen en begrijpen. In dit hoofdstuk proberen we de achtergronden daarvan nader te belichten en illustreren we de verwantschap van alle groepen door middel van een volledige stamboom.

EENHEID IN VERSCEIDENHEID

Het bijzondere van de biodiversiteit is niet alleen de enorme variatie en aantallen verschillende levensvormen, maar vooral ook dat al die levensvormen door de evolutie samenhangen en afstammen van slechts één oerorganisme (de 'Laatste Gemeenschappelijke Voorouder'). Dit weten of vermoeden we al sinds de publicaties van Charles Darwin, maar de ontdekking van de structuur van het DNA in de twintigste eeuw, en vooral de grote éénvormigheid van de genetische code bij alle levensvormen, is een onmiskenbare en zeer sterke aanwijzing dat inderdaad alle leven met elkaar verwant is. Sinds Charles Darwin zien de evolutionisten en systematici de verwantschappen van het leven als een grote boom, een stamboom des levens, of 'the Tree of Life'. Voor Darwin was het al duidelijk dat deze boom de echte 'genealogische verhoudingen' zou moeten weergeven (DARWIN 1859), tegenwoordig zouden we fylogenetische verwantschappen zeggen. Een volgende logische stap is dat de classificatie van het leven de organismen rangschikt volgens die boom. Ernst Heinrich Philipp August Haeckel (1834-1919) was de eerste die een complete fylogenie ook letterlijk als een boom weergaf, zoals in de bekendste van zijn acht stambomen met een driedeling tussen dieren, planten en protisten (fig. 1, uit HAECKEL 1866).

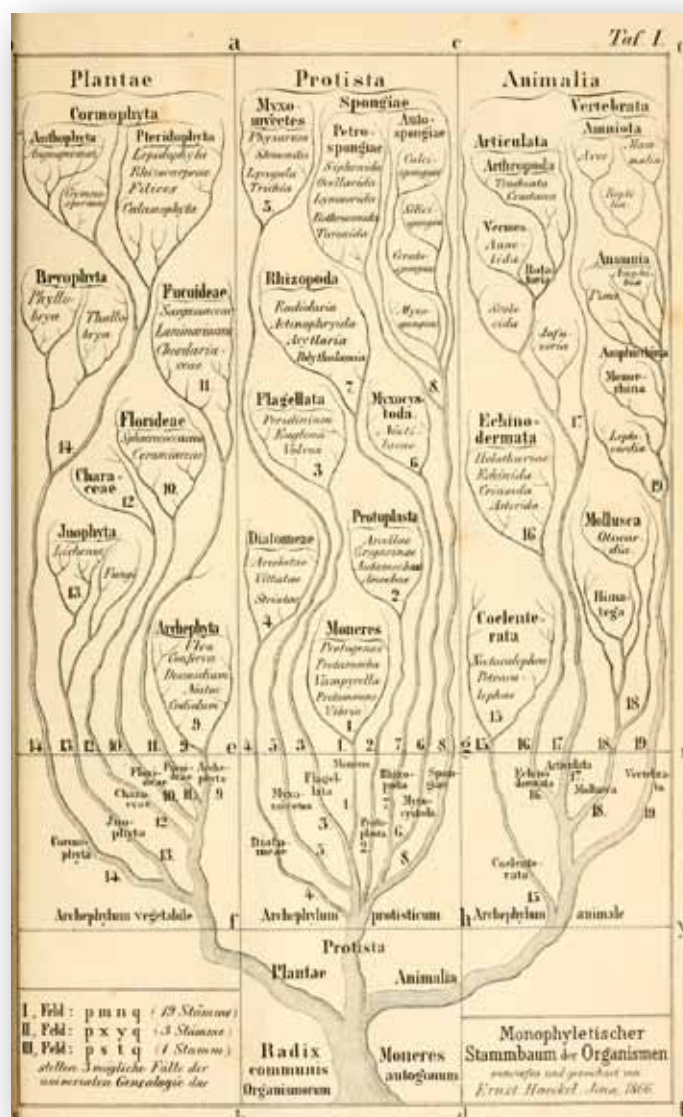
GROTE VERANDERINGEN

Het zal bijna niemand ontgaan zijn dat er de laatste 20 jaar heel veel gebeurd is met die boom van het leven, en dus de classificatie daarvan. Takken worden afgebroken en elders weer aangeplakt en door elkaar geschud alsof het niets is. Vele wetenschappelijke publicaties geven nieuw inzicht in de verwantschap en evolutie van grote groepen organismen. In Nederland zijn die grote veranderingen onder andere bijzonder duidelijk geworden in de laatste editie van de Heukels' Flora (VAN DER MEIJDEN 2005), waar voor het eerst de nieuwste fylogenetische classificatie integraal in een flora en vooral ook in de determinatiesleutels voor families en genera is verwerkt. Families als de bremraapachtigen (Orobanchaceae), weegbreeachtigen (Plantaginaceae) en helmkruidachtigen (Scrophulariaceae) hebben een totale andere

samenstelling gekregen, en moeten op een andere manier gedetermineerd worden. Dit soort grootschalige veranderingen vindt momenteel plaats op alle niveaus in bijna alle groepen, zowel bij eencelligen, planten en schimmels als bij dieren. Vertrouwde classificaties uit de bekende handboeken, maar ook de schoolboeken, kloppen op vele punten niet meer. Bekende groepen als protozoën, algen, tweezaadlobbigen, amoeben of reptielen, om er maar een paar te noemen, bestaan feitelijk niet meer of hebben een andere betekenis gekregen. De grote vlucht die het moleculaire onderzoek heeft genomen is natuurlijk een belangrijke motor hiervan. Niet minder belangrijk is de enorme vergroting van computergeheugen en rekensnelheid, waardoor datasets die tien jaar geleden niet te bewerken waren nu met computer algoritmes geanalyseerd kunnen worden, mede mogelijk gemaakt door een fundamentele vernieuwing van

Figuur 1

De eerste stamboom van het leven, zoals gepubliceerd door Ernst Haeckel (1866).



de biologische systematiek in de laatste decennia. Wij zijn van mening dat ook de Nederlandse biodiversiteit alleen goed bestudeerd kan worden als die geplaatst wordt in de juiste evolutionaire context. We proberen daarom in hoofdstuk 5 de besproken groepen in die context te plaatsen en waar nodig dit toe te lichten. Dit is niet altijd makkelijk: niet alle ontwikkelingen lijken meteen voldoende robuust te zijn, niet alle specialisten van de soortgroepen volgen ook onmiddellijk dergelijke ontwikkelingen, en voor de redactie is het niet altijd makkelijk de namen van de Nederlandse taxa in de juiste evolutionaire context te plaatsen. De klassieke scheiding van de naamgeving in botanisch en zoölogisch onderzoek, elk met eigen regels, maakt dit ook lastig. In dit hoofdstuk proberen we de achtergronden van de grote veranderingen uit te leggen en de huidige kennis in een paar stambomen samen te vatten. Omdat het onderzoek niet stilstaat, is dit niet het laatste woord. Voortschrijdend inzicht zal hypothesen van fylogenetische verwantschappen voortdurend toetsen en eventueel bijstellen, met als gevolg dat classificaties zullen blijven veranderen, en in een volgend boek over onze biodiversiteit zullen ze er zeker weer anders uitzien. Wel verwachten we dat het onderzoek langzamerhand naar een in de kern stabielere classificatie zal leiden, maar een echt laatste woord zal er nooit zijn.

WAAROM VERANDEREN CLASSIFICATIES?

Wetenschapsfilosofische redenen

Het verdwijnen van groepen heeft niet altijd alleen nieuwe inzichten in de kenmerken als oorzaak. In feite begonnen de belangrijke veranderingen al vanaf de jaren 1970, voordat het moleculaire onderzoek een grote vlucht nam. In die periode was er een ware revolutie in het biologisch-systematisch onderzoek, die ontstond met name na de Engelse editie van het baanbrekende boek van Willy Hennig (HENNIG 1966A), een Duitse entomoloog, die voor het eerst heel expliciet maakte hoe stambomen gemaakt moesten worden. Voor die periode werden vaak groepen met primitieve kenmerken tegenover groepen met moderne (afgeleide) kenmerken gezet. Hennig betoogde echter dat alleen het gezamenlijk bezit van een afgeleid kenmerk een aanwijzing is voor verwantschap. Soorten die dat kenmerk bezitten, hebben immers allemaal dezelfde evolutionaire gebeurtenis doorgemaakt, aangenomen dat het kenmerk in al die soorten homoloog is (d.w.z. op dezelfde manier gevormd). Een simpel voorbeeld: voorheen werden de insecten verdeeld in een groep zonder vleugels (de Apterygota) en een groep met vleugels (de Pterygota). De insectenvleugel is een ingewikkeld en uniek orgaan en het bezit ervan is een prachtige aanwijzing voor verwantschap. Zo'n kenmerk heet een apomorfie of afgeleid kenmerk. De zogenaamde primitieve insecten zonder vleugels vormen echter geen evolutionaire eenheid, voordat de vleugel ontstond was er al heel wat evolutie geweest, en slechts één orde van de vijf zonder vleugels is de zogenaamde zustergroep van de gevleugelde insecten (nl. de zilversjies, Zygentoma). In dit geval heet de kenmerkstoestand 'afwezigheid vleugels' een plesiomorfie, of oorspronkelijk kenmerk. Natuurlijk is één kenmerk niet voldoende: er zijn immers insecten zonder vleugels, waarvan we weten dat ze toch tot de Pterygota behoren, omdat ze op grond van andere kenmerken nauwer verwant zijn

aan andere gevleugelde insecten. Dit is bijvoorbeeld het geval met de vleugelloze vlooiën (Siphonaptera), die verwant zijn aan de meestal gevleugelde schorpioenvliegen (Mecoptera). Hier is dus sprake van secundair verdwijnen van vleugels. Het voordeel van Hennigs methode is dat het de algemene wetenschappelijke methode van testbare hypothesen volgt, de methode volgens Karl Popper (de hypothetisch-deductieve methode). Eerdere taxonomen werkten vaak vanuit hun gezag en intuïtief, en hun indelingen waren dus niet controleerbaar. Hoewel de wetenschappelijke methode van Hennig in de fylogenetische systematiek in de jaren 1970 en 1980 snel school maakte en al leidde tot de veranderingen van classificaties, kon men aanvankelijk niet met grote hoeveelheden kenmerken en soorten (taxa) werken omdat de methodieken allemaal met de hand moesten worden uitgevoerd.

De stambomen die Hennig en zijn navolgers maakten bestaan in principe uit dichotome vertakkingen: telkens splitsen de takken in twee. Elke tak of clade heeft weer een zustergroep. In het voorbeeld hierboven zijn de zilversjies of Zygentoma de zustergroep van de Pterygota.

In de fylogenetische systematiek dient elk taxon (d.w.z. een formeel benoemde groep) in de classificatie tegelijk een tak (clade) van de stamboom te zijn. De daaruit ontstane groepen zijn monofyletisch, hetgeen betekent dat ze afstammen van één voorouder en ook alle nakomelingen van die ene voorouder omvatten. Groepen of 'taxa' die hier niet aan voldoen, en dus niet gelijk zijn aan een clade worden respectievelijk parafyletische of polyfyletische groepen genoemd. Zulke groepen mogen in een fylogenetische classificatie dus niet voorkomen. Een parafyletische groep stamt wel van één voorouder af, maar omvat niet alle nakomelingen. Een veel genoemd voorbeeld zijn de reptielen of 'Reptilia' zoals vroeger meestal gedefinieerd: deze groep omvat niet een deel van de nakomelingen van hun voorouder, namelijk de vogels (Aves). Om de groep monofyletisch te maken moeten de vogels alsnog worden ondergebracht onder Reptilia. Een polyfyletische groep omvat nakomelingen van verschillende voorouders en is dus eigenlijk een samenraapsel, gekenmerkt door een (ogenschijnlijk gelijkend of homoloog) kenmerk dat kennelijk vaker ontwikkeld is of juist heel vaak secundair verdwenen. Voorbeelden zijn groepen als 'algen' (vertegenwoordigers komen voor in drie van de supergroepen), flagellaten (eencelligen met één of meer flagellen, zweeptaarten), wormen of het oude fylum 'Aschelminthes' (ronde wormen).

Methodologische redenen

Moleculair onderzoek speelde aanvankelijk maar een bescheiden rol in oplossingen van classificaties: als moleculaire kenmerken gebruikt werden, dan was dat op laag taxonomisch niveau, bijvoorbeeld tussen soorten, en gebruikte men bijvoorbeeld allozymen. Een belangrijker revolutie in de jaren 1980 was wellicht de ontwikkeling van de personal computer: het werd nu mogelijk computeralgoritmes te ontwikkelen die de methodologie van de fylogenetische systematiek toepasten, toen inmiddels door de meeste onderzoekers cladistiek genoemd. Bekende programma's die in de jaren 1980 voor computers werden ontwikkeld waren Hennig86, Phylip en Paup, en door toenemende snelheid en

capaciteit van de chips, konden onderzoekers steeds grotere datasets onderzoeken, dus meer soorten met meer kenmerken (zie handboeken als FOREY ET AL. 1993, KITCHING ET AL. 1998, WILEY ET AL. 1991).

Een volgende revolutie werd mogelijk gemaakt doordat in 1983 door de Amerikaanse biochemicus Kary Banks Mullis de PCR (Polymerase Chain Reaction, polymerase-ketting-reactie) werd uitgevonden. Hiermee werd het mogelijk om stukjes DNA in principe onbeperkt te vermenigvuldigen, waardoor het makkelijker werd om van kleine hoeveelheden DNA de sequenties (volgorde van de baseparen, zie onder) te bepalen. Spoedig werd ook ontdekt dat de ribosomale genen, die coderen voor het RNA dat aan de ribosomen (een celorganel) bindt tijdens de eiwitsynthese, tijdens de evolutie weinig veranderd zijn en bij alle organismen aanwezig en vergelijkbaar. Met name de zogenaamde 'korte subunit' (ssu), oftewel het 18S-gen (16S bij bacteriën) bleek perfect te zijn om heel oude verwantschappen te ontdekken (de S in de naam van ribosomale genen staat voor Svedberg-eenheid, de eenheid voor de sedimentatiesnelheid van moleculen; hoe groter het getal, hoe meer massa). In de jaren 1990 nam het aantal stambomen gebaseerd op dit gen exponentieel toe en leidde tot grote veranderingen van inzichten in evolutionaire verwantschap van vooral de organismen die weinig goede morfologische kenmerken hebben, zoals eencelligen, schimmels, wormen etc. Bij planten werden juist genen gebruikt van de chloroplast, in het bijzonder het *rbcl* gen ('ribulose 1-5 bifosfaat carboxylase Large subunit-gen'). Juist door de algoritmes die ontwikkeld waren voor de cladistiek was het mogelijk geworden de datasets van het DNA te analyseren: hierbij wordt elke aparte base als een kenmerk beschouwd, een kenmerk dat dus vier toestanden kent, namelijk één voor elke base: A (adenine), T (thymine), C (cytosine) of G (guanine) (of A, U (uracil), C en G bij RNA). De oorspronkelijke cladistische methodes gingen uit van het parsimonieprincipe: zoek de stamboom die het zuinigst is, dat wil zeggen die met het kleinste aantal evolutionaire veranderingen te maken is. Bij toename van de grootte van de datasets wordt de parsimoniemethode vaak onuitvoerbaar. Nieuwe (meer statistisch georiënteerde) methodes zoals 'maximum likelihood' en 'Bayesian analyse' gaan uit van een bepaald evolutionair model (te bepalen aan de hand van de data), en komen met grote datasets sneller tot resultaten (HALL 2008).

In de jaren 1990 en 2000 werden ook de beperkingen van onderzoek met slechts één gen steeds duidelijker, bij de meeste stambomen bleven bepaalde groepen maar moeilijk te plaatsen. Dit werd ten dele veroorzaakt door een artefact dat te maken had met de analysemethode en de sterke verschillen die deze genen bij bepaalde organismen hebben. In deze methodiek bestaat de neiging dat zulke sterk afwijkende sequenties, zonder dat ze zelf erg verwant zijn, toch naast elkaar uitkomen in de stamboom: dit noemt met de 'long branch attraction' (aantrekking van lange takken, d.w.z. takken waarop een groot aantal evolutionaire veranderingen wordt geprojecteerd). Om dit op te lossen, en mogelijk gemaakt door de almaar toenemende mogelijkheden van de computer, werden vooral na 2000 steeds meer andere genen, vooral uit de kern (nucleaire genen) onderzocht. Deze bleken in veel gevallen eerdere vondsten met

het 18S-gen te bevestigen of te verfijnen, vooral ook omdat het aantal bestudeerde taxa ook steeds toeneemt. 'Long branch attraction' kon ook met enkele andere genen niet altijd direct opgelost worden. In de nieuwste onderzoeken worden vaak enorme aantallen genen gebruikt die gevonden zijn met de zogenaamde 'EST libraries', de zogenaamde 'expressed sequence tags'. Deze 'libraries' zijn geen echte bibliotheken, ze bestaan eerder uit een berg onbekende sequenties van EST's in de vorm van cDNA (complement-DNA), verkregen uit transcriptie van het 'messenger RNA' (mRNA). De aanwezigheid van een EST in een weefsel geeft aan dat het betreffende gen daar actief is. Deze 'libraries' worden vaak bepaald om vast te stellen welke genen een bepaalde functie hebben, omdat ze in een specifiek weefsel actief waren. Omdat de verkregen sequenties vervolgens via Genbank beschikbaar zijn, kunnen ze hergebruikt worden voor fylogenetisch onderzoek. Hoewel geen enkele 'EST library' dezelfde genen bevat, ze worden immers vaak in verschillende weefsels bepaald, is er vaak voldoende overlap om toch gigantische datasets te krijgen. De volgende stap, steeds makkelijker gemaakt met nieuwe generaties van sequentiemachines, is om hele genomen te bepalen, en ongetwijfeld gaan die de komende decennia onze kennis over de evolutie nog meer verfijnen en verbeteren. In de laatste jaren wordt steeds meer de term 'phylogenomics' gebruikt voor fylogenetische analyses met heel veel genen. De laatste 'phylogenomics-studies' laten zien dat een aantal opmerkelijke vondsten met de losse genen toch niet ondersteund kon worden, en werden traditionele opvattingen weer ondersteund. Voorbeelden hiervan zijn de monofyletische sponzen, die enkele jaren geleden als parafyletisch verklaard werden (PHILIPPE ET AL. 2009), en de verwantschap van de waaiervleugelingen aan de kevers, nadat ze jarenlang bij de vliegen waren geplaatst (WIEGMANN ET AL. 2009).

Behalve al die ontwikkelingen in het DNA-onderzoek, heeft ook het morfologisch onderzoek een enorme ontwikkeling doorgemaakt door sterke verbetering van microscopen, met ontwikkeling van onder meer de confocale microscopie en een veel betere elektronenmicroscopie. Met deze methoden werd daarom regelmatig ondersteuning gevonden van nieuwe inzichten vanuit het DNA-onderzoek, maar soms spreken die resultaten de moleculaire juist weer tegen. Meer en meer worden moleculaire en morfologische kenmerken gecombineerd om zo betrouwbare en betekenisvolle hypothesen van de stamboom te krijgen.

WELKE CLASSIFICATIE?

In een boek als dit zou het mooi zijn als we simpel kunnen verwijzen naar één ander boek of artikel waarin de 'geldige' classificatie staat. Zo eenvoudig is het echter niet, het moge duidelijk zijn dat de ontwikkelingen snel gaan en elke publicatie is al verouderd als ze uitkomt. Er zijn bovendien maar bijzonder weinig boeken die zich strak aan de regels van de fylogenetische systematiek houden en parafyletische groepen vermijden. Eén boek geeft zo'n classificatie voor al het leven (LECOINTRE & LE GUYADER 2006), maar omdat het al weer een beetje verouderd is, en bovendien geen bronnen geeft voor de gevolgde keuzes, hebben we dat slechts in beperkte gevallen gevolgd. De website van het 'Tree of Life project' (Tolweb: <http://tolweb.org/tree/phylogeny.html>) is vaak

redelijk up-to-date, hoewel ook die afhankelijk is van de welwillendheid van onderzoekers om het bij te werken, met als gevolg dat sommige groepen soms sterk achterlopen. Enkele andere goede bronnen zijn de boeken van Cracraft & Donoghue (2004) en Hedges & Kumar (2009). Voor enkele grote groepen zijn er recent nieuwe classificaties gepubliceerd die we als basis gebruiken maar aanpassen aan de hand van gegevens bij Tolweb en nieuwe overtuigende publicaties. Deze classificaties zijn voor 'protisten' Adl et al. (2005), voor Fungi Hibbett et al. (2007), voor varenachtigen Smith et al. (2006) en voor angiospermen APG III (2009; zie voor updates en details www.mobot.org/mobot/research/apweb). Voor de dieren is zo'n samenvatting in voorbereiding bij het tijdschrift *Zootaxa* (te publiceren eind 2010). De lezer moet zich dus voortdurend realiseren dat er niet zo iets is als de 'ware' classificatie of de 'ware' stamboom, maar dat wel geprobeerd wordt die uiteindelijk te bereiken. Hier geven we een keuze uit de classificaties en stambomen, die gebaseerd is op de huidige beschikbare literatuur (tot voorjaar-zomer 2010) en onze interpretatie daarvan.

DARWIN BOTST MET LINNAEUS:

VAN STAMBOOM NAAR CLASSIFICATIE

De ideale classificatie volgt de bijbehorende stamboom, zoals Darwin (1859: p. 420) al schreef: 'all true classification is genealogical'. Idealiter worden dan beide takken telkens op hetzelfde niveau geclassificeerd, bijvoorbeeld voor een familie of genus. Hennig (1966) stelde dit ook zo voor, maar bij het ontstaan van uitgebreide stambomen bleek dat al snel onhaalbaar. De classificatie die we sinds Linnaeus gebruiken kent een aantal vaste rangen, met name soort (species), genus, familie, orde, klasse, fylum (bij planten meestal divisie) en rijk. Door de vele splitsingen van de stambomen, en de eis dat elke tak een naam krijgt, ontstond er een behoefte aan tussenrang in de Linnaeaanse naamgeving, zoals superfamilie, infraorde, suborde, superorde ... telkens meer. Omdat in de natuur de meeste stambomen sterk asymmetrisch zijn, er takt telkens één klein takje van de grote groep af, leidt dat al gauw tot inflatie van rangen. Eén zo'n klein takje moet dan net als zijn zustergroep ook geclassificeerd worden in orde, familie, genus, soort, zelfs als het maar om één soort gaat. Voorbeeld: de zustergroep van het 'dierenrijk' (Animalia) met circa één miljoen soorten is het fylum Choanoflagellata met circa 120 soorten. Zouden de Choanoflagellata dan ook als rijk geclassificeerd moeten worden? Maar wat dan te doen met de zustergroep van de Animalia + Choanoflagellata, namelijk de Filasteria met maar twee soorten? Het is duidelijk dat dit zou leiden tot een inflatie van rangen en groepsnamen. De eisen van de Linnaeaanse naamgeving botsen hier met de nieuwe Darwinistische of fylogenetische inzichten. De strikte hiërarchische classificatie is natuurlijk ook niet ontwikkeld met evolutionaire gedachten, Linnaeus wilde Gods schepping ordenen in groepen met gelijke kenmerken. Er zijn tal van oplossingen bediscussieerd door taxonomen en andere biologen, variërend van een systeem compleet zonder rangen (de zogenaamde 'phylocode') tot allerlei tussenvormen. Er is op zich niets tegen het gebruik van traditionele rangen als orde en familie, zolang men zich realiseert dat de keuze of iets een familie is en waar de grens gelegd wordt in feite

volledig arbitrair en subjectief is. Zolang men het principe van monofyletische groepen maar handhaaft, zijn de grenzen van groepen vrij willekeurig te leggen. Meestal wordt gestreefd naar eenheden die ook herkenbaar zijn door bepaalde morfologische overeenkomsten, en wordt gestreefd naar enige consensus tussen onderzoekers. Helaas leiden verschillen van inzicht soms tot zinloze (en vaak zeer heftige!) discussies over rangen, die biologisch geen enkele betekenis hebben. Een praktisch voorbeeld hoe je daarmee om kunt gaan vormt de vlinderfamilie Noctuidae of uilen. Deze al lang bekende familie bleek bij onderzoek met DNA-methoden in de jaren 1990 niet monofyletisch, omdat de ook al lang bekende families Arctiidae (beervlinders) en Lymantriidae (donsvlinders) in de stamboom ergens midden in de Noctuidae terechtkomen. Nadat deze verwantschap in tal van studies was bevestigd, werd aanvankelijk gekozen voor het opsplitsen van de familie in diverse kleinere eenheden, waardoor de Arctiidae en Lymantriidae als families gehandhaafd konden worden (FIBIGER & LAFONTAINE 2005, MITCHELL ET AL. 2006). Al snel bleek dat in deze grote groep zoveel tropische eenheden moeilijk plaatsbaar waren dat een enorme groei van het aantal families nodig was. Tijdens een internationaal congres werd daarom al heel snel besloten om dan toch maar te kiezen voor één grote familie Noctuidae (LAFONTAINE & FIBIGER 2006). Consequentie daarvan was dat de families Arctiidae en Lymantriidae hun familiestatus verloren en voortaan onderfamilie zijn. Dit voorbeeld leert ons dat er geen biologische betekenis gegeven kan worden aan de formele benoeming in de rang van familie, alleen de praktische overwegingen hebben geleid tot deze keuze, de onderliggende stambomen waren hetzelfde. De andere les is dat we nu een groep hebben, Noctuidae, die wel biologische betekenis heeft omdat alle soorten die ontstaan zijn uit één voorouder bij elkaar staan. We kunnen nu de Arctiidae en de Lymantriidae niet meer tegenover de Noctuidae zetten als we naar het veranderen van kenmerken in de evolutie kijken, maar we zullen deze vlinders moeten vergelijken met hun zustergroep, een deel van de Noctuidae, en de Noctuidae met hun zustergroep, in dit geval de Notodontidae of tandspinners.

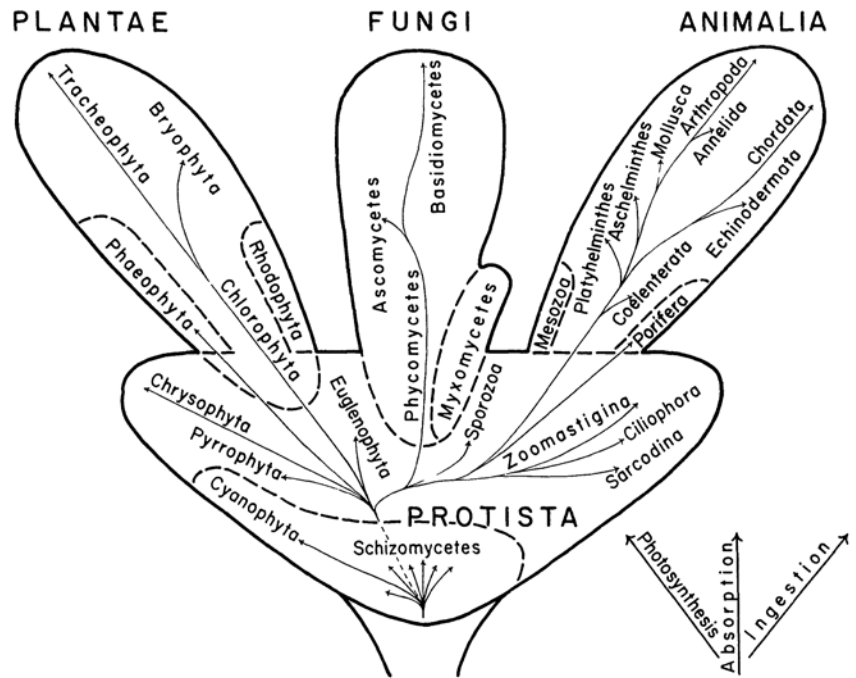
Een tweedimensionale stamboom heeft als eigenschap dat elke tak kan draaien. Dat betekent dat de classificatie altijd op twee manieren kan worden afgelezen. Met andere woorden: de volgorde van de groepen in een lineaire classificatie is minder relevant dan soms wel eens gedacht wordt. Vaak wordt er bijvoorbeeld naar toegewerkt dat de als 'hoog ontwikkeld' beschouwde groepen aan het eind komen te staan (bv. de zoogdieren). Men kan echter evengoed eerst de zoogdieren plaatsen en daarna de reptielachtigen, zoals in dit boek gedaan is.

GROTE GROEPEN, RIJKEN, DOMEINEN EN ENDOSYMBIOSE

Vroeger was het eenvoudig: je had het plantenrijk en het dierenrijk, elk duidelijk gekarakteriseerd en met zijn eigen groep onderzoekers (botanie en zoölogie; dit is nog steeds terug te vinden in de structuur van instituten: paddenstoelen en algen worden traditioneel bij de botanie ondergebracht) en eigen nomenclatuurregels. Natuurlijk waren de schimmels eigennuttige planten, maar planten bleven ze

toch wel, want ze stonden stil in de bodem. Lastig waren sommige eencelligen die erg op elkaar leken en veelal beweeglijk waren, maar waarvan de ene bladgroen (chlorofyl) had en dus plant was, terwijl de andere dat niet had en dan bij de dieren werd geplaatst. Bacteriën hadden een stevige celwand en waren dus planten. Het bleef echter wringen. Haeckel (1866) introduceerde al met vooruitziende blik een indeling in drie rijken: planten, dieren en 'protisten' (fig. 1). Weinigen volgden hem totdat Copeland (1938) in de jaren 1930 een vierrijksysteem introduceerde, later gevolgd door een iets ander vierrijksysteem van Whittaker (1957, 1959), later omgezet naar het vijfrijksysteem (Whittaker 1969) (fig. 2). De vertrouwde indeling in dieren en planten werd niettemin nog steeds het meest gebruikt. Met name door Lynn Margulis (MARGULIS & CHAPMAN 2009, MARGULIS & SCHWARTZ 1982) deed het vijfrijksysteem van Whittaker intrede in de moderne handboeken. Ondanks de populariteit van de vijfrijkenclassificatie, voldeed deze niet aan de eisen van een fylogenetische classificatie. Het systeem was opgezet onder een andere wetenschapsfilosofische benadering, want Whittaker (1969) schreef zelf al: 'de drie hogere rijken zijn polyfyletisch'.

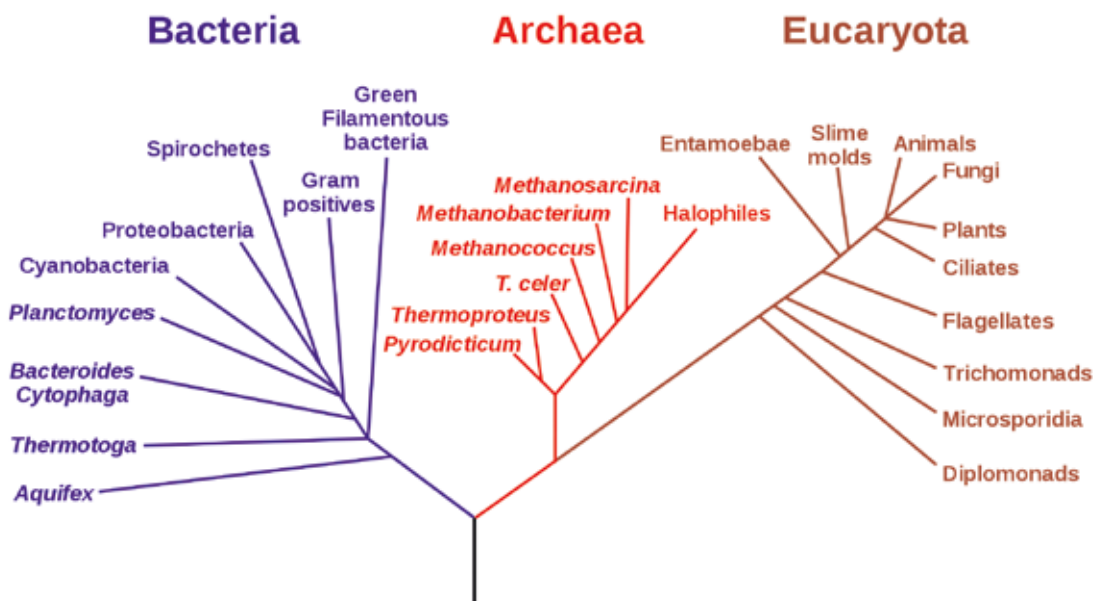
Carl Woese bewandelde in de jaren 1970 een geheel andere weg, mogelijk geworden door de ontdekking van de structuur van het DNA door Watson & Crick. Hij gebruikte het ribosomale RNA en ontdekte dat de bacteriën in feite uit twee totaal verschillende groepen bestaan, die onderling net zo sterk verschillen als elk van hen van de eukaryoten (WOESE & FOX 1977, WOESE ET AL. 1990). Hij noemde deze meest basale splitsingen van de stamboom domeinen, namelijk de Bacteria (of Eubacteria), de Archaea (het tweede prokaryote domein) en de Eukarya (fig. 3). Ook werd duidelijk dat het geen simpele splitsingsmomenten zijn geweest, maar dat in het bijzonder in die vroege evolutie horizontale uitwisseling van genen, mogelijk ook opname van hele cellen, veelvuldig heeft plaats gevonden. Dit idee dat de eukaryote cel in feite is ontstaan door symbiose van verschillende prokaryoten is vooral uitgewerkt door Lynn Margulis (Lynn Sagan) (SAGAN 1967). De eerste bacteriën die ontstonden leefden in een zuurstofloze omgeving en onttrokken hun energie aan chemische



Figuur 2

Het vierrijksysteem van Whittaker (1959), later uitgebreid naar het vijfrijksysteem door de Monera (prokaryoten) af te scheiden van de Protista.

bronnen. In de loop van de tijd ontstonden organismen die de energie van de zon konden gebruiken om voedsel aan te maken (cyanobacteriën d.m.v. fotosynthese) en als bijproduct nam het zuurstofgehalte van de atmosfeer sterk toe. Dit versnelde de evolutie van organismen die bestand waren tegen het reactieve zuurstof en bracht de evolutie op gang van bacteriën die het zuurstof gebruikten om in hun energiebehoefte te voorzien. Verondersteld wordt dat bepaalde heterotrofe anaërobe bacteriën een bacteriesoort opnamen om energieopname uit zuurstof mogelijk te maken (nl. een α -proteobacterie), zodat ze konden leven in een zuurstofrijke omgeving. Dit was de eerste endosymbiose, waarbij de α -proteobacterie het mitochondrion werd (samen met de kern het kenmerk van een eukaryote cel). Heterotrofe organismen moeten andere organismen (levend of dood) opeten om aan hun organische voeding te komen, in tegenstelling tot de cyanobacteriën die genoeg hebben aan



Figuur 3

De drie domeinen Bacteria, Archaea en Eukarya van Carl Woese (WOESE & FOX 1977, WOESE ET AL. 1990).

water, kooldioxide en zonlicht. De volgende endosymbiose lag dan ook voor de hand: een eencellige die een cyanobacterie opnam, die werd tot de chloroplast en daarbij de basis leggend voor het ontstaan van alle planten en andere fotosynthetiserende eukaryoten ('algen'). Deze endosymbioses worden primaire endosymbioses genoemd. Er bestaan echter ook secundaire endosymbioses, waarbij een eencellig organisme een heel eencellig roodwier (Rhodophyta) of groenwier (Chlorophyta) opneemt, en zelfs tertiaire endosymbioses waarbij zo'n organisme weer opgenomen wordt (KEELING 2010). De rood- en groenwieren ontstonden uit de primaire endosymbiose met een cyanobacterie, de bruinwieren (Phaeophyceae), oogwieren (Euglenophyceae) en andere groepen binnen de Chromalveolata ontstonden uit secundaire endosymbiose. Dit kan men zien aan het aantal membranen dat de chloroplast omhult: het eerste membraan is de oude celwand van de cyanobacterie, de tweede van de opnemende gastheer, een derde membraan is de celwand van de eukaryote alg. Bij tertiaire endosymbiose is er dus sprake van een eencellige die het type alg met secundaire endosymbiose opneemt, er zijn dan dus vier omhullende membranen. Dit laatste komt voor bij sommige pantserswieren (Dinoflagellata). Naast die extra membranen zijn er meestal ook resten te vinden van de kern (en het DNA) van de opgenomen eukaryote alg. Een eukaryote cel heeft dus altijd meer dan één genoom: het DNA van de kern, dat van het mitochondrion, van de plastide en dus eventueel van de opgenomen eukaryote alg. De verwantschap van het mitochondriaal DNA met dat van de α -proteobacteria en van het chloroplast-DNA met dat van de cyanobacteriën zijn verdere aanwijzingen die de theorie van de endosymbiose ondersteunen. Op dit niveau heeft de fylogenie van het leven meer het karakter van een netwerk en wordt soms gesproken van een 'Web of Life' of 'Ring of Life' in plaats van een 'Tree of Life'.

RIJKEN VERDWIJNEN, SUPERGROEPEN VERSCHIJNEN

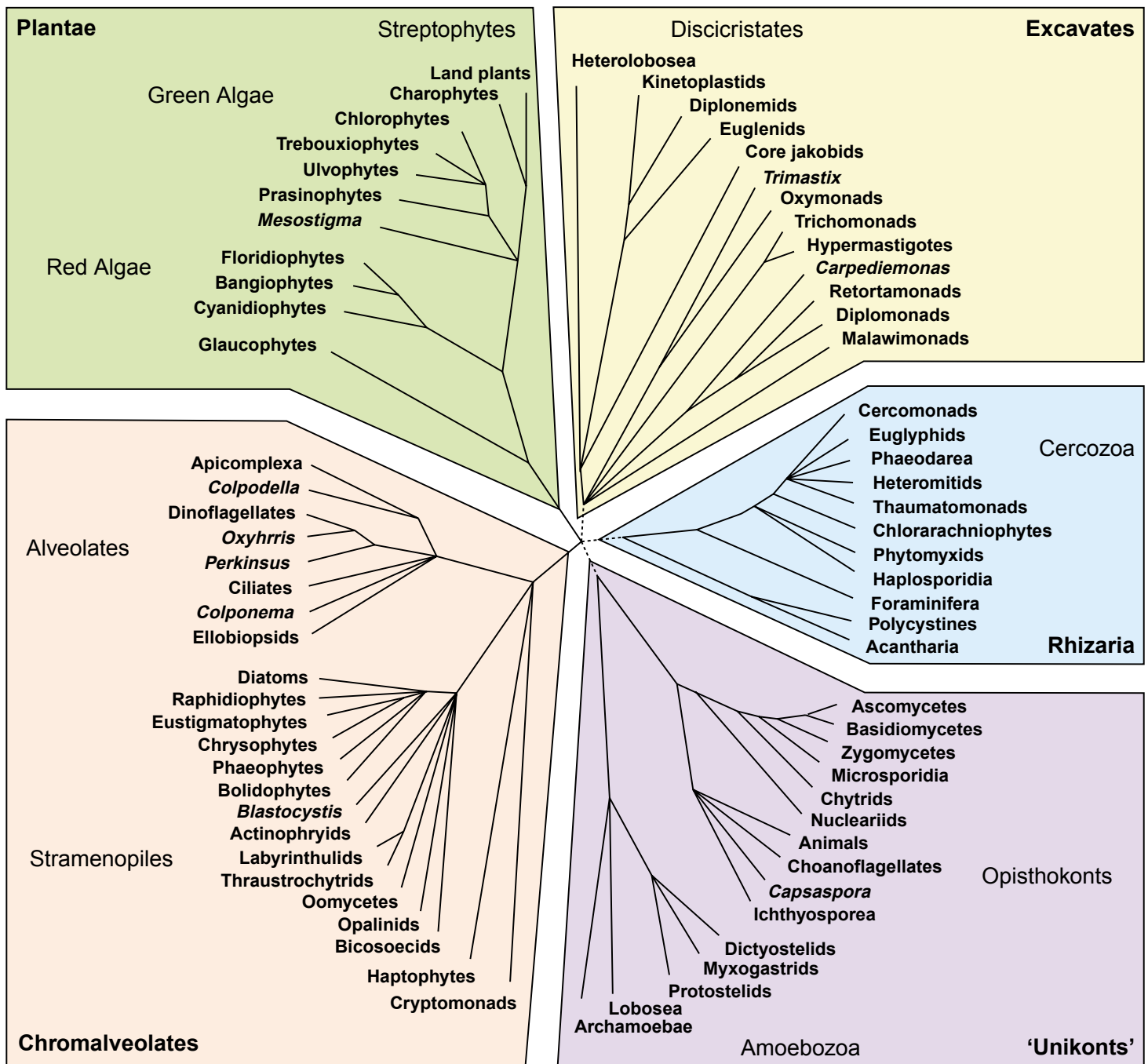
We zagen al dat de vijf rijken niet voldeden aan de cladistische of fylogenetische school, we moeten dus naar een andere manier zoeken om die grote groepen te classificeren. Lipscomb (1985) deed een eerste poging tot een cladistische analyse van de eukaryoten, geheel nog op morfologische kenmerken, en toonde overtuigend aan dat twee- of vijfrijkenclassificaties geen correcte fylogenetische weergave zijn. Met morfologische kenmerken lukte het echter niet een bevredigende classificatie te vinden voor de vele eencellige groepen, die vaak maar zo weinig bruikbare morfologische kenmerken hebben. De opkomst van de moleculaire methodiek maakte het mogelijk op een andere manier naar de verwantschappen tussen de grote groepen te kijken. De resultaten waren in het begin vaak verwarrend, maar soms ook weer heel duidelijk. Zeker is dat de diversiteit binnen de protisten veel groter is dan ooit op grond van morfologische kenmerken voor mogelijk werd gehouden. Dat de protisten zoals verwacht een parafyletisch complex vormen van principieel verschillende groepen organismen eencelligen is definitief duidelijk geworden. Meercelligheid is verschillende malen ontstaan, in elk geval een keer bij de planten (groenwieren), bruinwieren,

schimmels en dieren. Er zijn dus eencelligen die het meest verwant zijn aan de planten, andere die meer bij de schimmels staan en een groep die het meest verwant is aan de dieren. Veel verrassender was nog het resultaat van deze moleculaire analyses dat groepen eencelligen die ogenschijnlijk niks met elkaar te maken hadden, moleculair nauw verwant bleken te zijn. Langzamerhand ontstonden nieuwe grote groepen, vaak aangeduid als supergroepen, zoals bijvoorbeeld de groep Stramenopila, die groepen verenigt die vroeger respectievelijk als algen, schimmels en eencellige dieren werden gezien. Veelgebruikte kenmerken bij eencelligen als de amoeboïde vorm of de aanwezigheid van flagellen bleken geen directe aanwijzing voor verwantschap, wel het aantal, de vorm en de plaats van de flagellen. Hier volgen we de recentere inzichten die een systeem van vier supergroepen binnen de eukaryoten postuleren (BURKI ET AL. 2007, BURKI ET AL. 2008, HAMPL ET AL. 2009, KEELING ET AL. 2005, LANE & ARCHIBALD 2008, ROGOZIN ET AL. 2009, SIMPSON ET AL. 2006): Plantae (Archaeplastida), Chromalveolata, Excavata en Unikonta. Sommige auteurs splitsen echter de Unikonta in de supergroepen Amoebozoa en Opisthokonta, en houden de Rhizaria apart van de Chromalveolata. De definitieve samenstelling van deze vier supergroepen staat dus nog niet vast, er zijn groepen die bijvoorbeeld heen en weer verhuizen tussen de planten en Chromalveolata, en er is nog een aantal protisten waarvan de plek nog niet bepaald is, omdat niemand ze moleculair heeft kunnen onderzoeken. Figuur 4 geeft een van de gepubliceerde bomen van de supergroepen volgens Keeling et al. (2005). Ons systeem wijkt daar weer wat van af, zie figuur 5 voor een samenvatting van al onze stambomen, die in meer detail (tot lagere taxa) in hoofdstuk 5 worden gegeven.

Planten

Al voordat het moleculaire onderzoek populair werd was het oude plantenrijk uitgekleeft: schimmels waren naar een apart rijk verhuisd en de bruinwieren en enkele andere bruingekleurde eencellige wieren toegekend aan de Chromista die vaak in het rijk Protista werden opgenomen. De monofylie van alle groene planten was allang duidelijk, en de notie dat de landplanten hun voorouders onder de groenwieren hadden was op grond van de overeenkomst in het chlorophyl en de chloroplasten ook algemeen aanvaard. De verwantschappen tussen verschillende groepen algen was echter lang onduidelijk. Het interessante van de resultaten van het moleculair fylogenetisch onderzoek is dat roodwieren, groenwieren en landplanten (plus de Glaucophyta) een monofyletische groep vormen (BHATTACHARYA & MEDLIN 1998, BURKI ET AL. 2008, KEELING 2010, KEELING ET AL. 2005). We kunnen nu vaststellen dat deze supergroep ontstaan is na de eenmalige primaire endosymbiose met een cyanobacterie. Ook de morfologie van de plastiden met twee membranen, beter bekend geworden door elektronenmicroscopisch onderzoek, is een extra aanwijzing voor de monofylie van deze groepen. Plantensystematici zeiden vroeger al op de gelijkheid van de kleurstoffen van rood- en blauwwieren (nu bekend als cyanobacteriën), hetgeen zoals we nu weten een primitief of plesiomorf kenmerk betrof, dus geen reden om ze bij elkaar te classificeren.

Welke groep groenwieren de zustergroep is van de land-



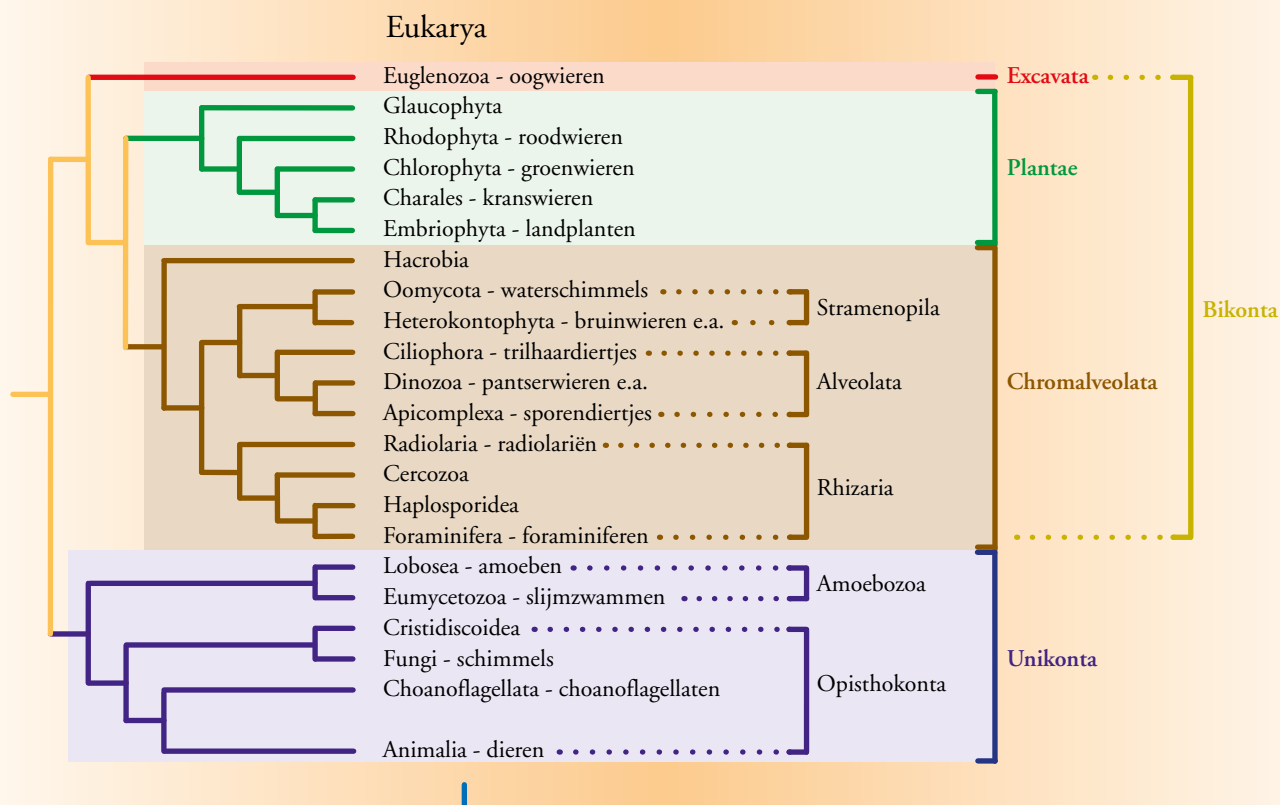
planten, is een vraag waar eerst veel microscopisch onderzoek aan gedaan is. Nu gesteund door moleculaire gegevens, maar al langer bekend is dat die bij een groep van de kranswieren en hun verwanten (Charophyta) gezocht moet worden. Deze hebben detailkenmerken met elkaar gemeen zoals hierna beschreven bij de Streptophyta. De groenwieren in de traditionele zin en ook de soms herkende kranswierachtigen zijn daarmee parafyletisch geworden. De discussie gaat nu nog verder of de Coleochaetales of de echte kranswieren (Charales) de zustergroep van de landplanten zijn. De discussie lijkt in het voordeel van de laatste beslecht te worden (BHATTACHARYA & MEDLIN 1998, LEWIS & McCOURT 2004). De kranswieren zijn ingewikkeld gebouwde planten, die in de sterk vertakte vorm ook al erg op landplanten lijken.

Zaadplanten

Traditioneel werd gedacht dat de gymnospermen (de coniferen, cycaspalmen en veel fossiele groepen) parafyletisch zijn, waarbij de kleine en afwijkende groep Gnetaceae de nauwste verwant van de bloemplanten zou zijn (CRANE 1985). De resultaten van moleculaire onderzoek (BOWE ET AL. 2000, CHAW ET AL. 2000, DONOGHUE & DOYLE 2000) wijzen er echter op dat de recent levende gymnospermen monofyletisch zijn (voor de fossiele plus recente gaat dat zeker niet op!). Hoewel het moderne evo-devo-onderzoek naar bloem- en sporofylontogenie veel nieuwe inzichten heeft opgeleverd (CRONK 2009), is het antwoord op de oorsprong van bloemen nog niet gevonden. Darwin's 'Abominable mystery' bestaat dus nog steeds (FRIEDMAN 2009). Het grote morfologisch gat tussen de voortplantingsorganen van de angiospermen en gymnospermen



Figuur 4
De vijf supergroepen volgens Keeling et al. (2005).

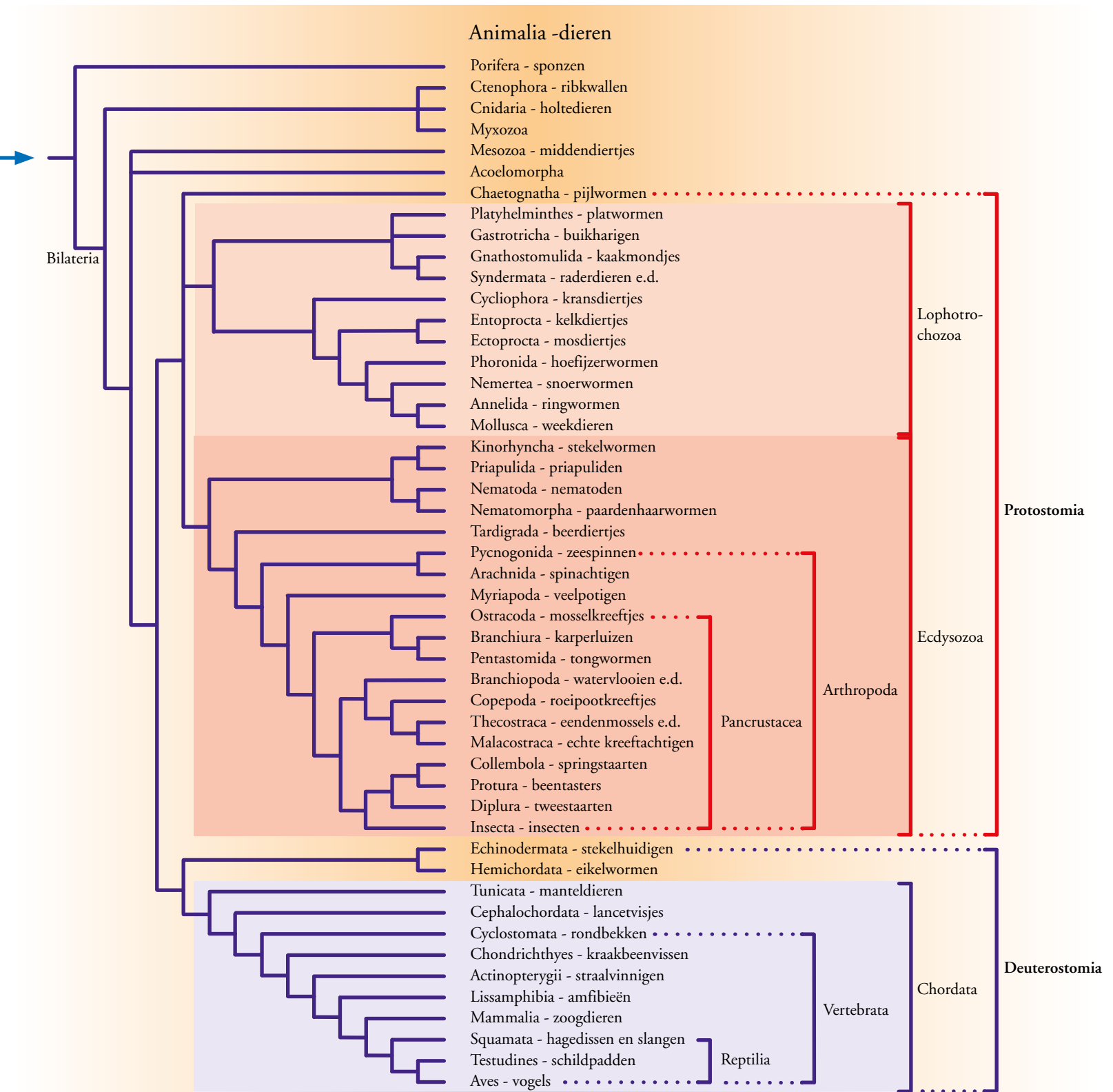


Figuur 5
Stamboom van de hoofdgroepen van de Nederlandse diversiteit van eukaryoten. Enkele kleine eencellige groepen en niet in Nederland voorkomende groepen zijn weggelaten. Voor details: zie hoofdstuk 5.

is nog steeds niet gedicht: het blijft lastig vast te stellen welke onderdelen van de bloem homolog zijn aan de onderdelen van de kegelvormige bloeiwijzen van de gymnospermen. Ook is de fylogenetische positie van veel fossiele groepen nog onzeker. Momenteel is er een groot aantal hypothesen die de oorsprong van bloemen (deels) tracht te verklaren (SPECHT & BARTLETT 2009), maar er zijn onvoldoende aanknopingspunten voor toetsing.

De Angiospermen vormen ongetwijfeld de best bekende en ook meest diverse groep planten. We leven er tussen en eten ze elke dag. Dat de evolutie van deze groep zo lang zo onduidelijk was ligt dus niet voor de hand. Toch kon na een paar grote moleculaire analyses het hele systeem van deze groep op de schop. Enerzijds kwam dat wellicht omdat cladistische analyses van de hele groep pas laat op gang kwamen: bekende en veel gebruikte classificaties van auteurs als Cronquist (1981) en Takhtajan (1997) waren in principe niet cladistisch. Deze classificaties hebben vele decennia de indeling van flora's bepaald. Daarnaast zijn plantenkenmerken vaak veel veranderlijker dan kenmerken bij dieren en moeilijker te coderen voor een analyse. In elk geval kwam het moleculaire onderzoek juist bij de bloemplanten al vroeg op gang en was men in staat met grote groepen onderzoekers samen te werken. Men had bovendien het geluk dat de genen van de chloroplasten, zoals *rbcL*, die relatief eenvoudig te bepalen zijn, een zeer hoog fylogenetisch signaal hebben. Dit resulteerde in enkele grote moleculaire studies (CHASE ET AL. 1993, SOLTIS ET AL. 1999, 2000, 2004), waarop grotendeels dezelfde botanici meteen een nieuwe classificatie baseerden die ook al weer twee maal werd gemoderniseerd (APG 1998, APG II 2003, APG III 2009, JUDD ET AL. 1999, SOLTIS ET AL. 2005).

Zoals in de inleiding van dit hoofdstuk al werd gememoreerd heeft deze nieuwe classificatie verstrekkende gevolgen: hele families werden omgebouwd, relaties tussen families bleken totaal anders dan meestal gedacht en wat vroeger primitief leek bleek soms behoorlijk geavanceerd en omgekeerd. Zo zijn windbestuivers zoals eiken en berken niet bepaald primitief, maar eerder bomen waarbij de bloemen gereduceerd zijn en aangepast aan deze vorm van bestuiving (een reden te meer om terughoudend te zijn met de term 'primitief'). Het belang van zo'n classificatie die gebaseerd is op een benadering van de echte evolutie kan niet genoeg benadrukt worden: hiermee kan men de evolutie van kenmerken bestuderen, zoals bloemen, maar ook chemische kenmerken. Men kan het zoeken naar medicijnen en andere interessante stoffen vereenvoudigen door op de verwantschappen te letten, en ecologen en evolutiebiologen kunnen makkelijker begrijpen waarom bepaalde insecten gespecialiseerd zijn op bepaalde planten. Biologisch is de nieuwe classificatie soms ineens beter te begrijpen: zo zijn alle halfparasieten uit de voormalige helmkruidachtigen (Scrophulariaceae) overgebracht naar de bremraapachtigen (Orobanchaceae), die nu bijna alle (half)parasieten omvat. Ook zijn heel wat kleinere families en ordes in de nieuwe classificatie verdwenen, waardoor die in feite overzichtelijker is geworden. Voor de Angiospermen zijn ook diverse informele namen die aan clades werden gegeven ingeburgerd en vaak beter bekend dan de meer formele namen die daarvoor in de plaats zijn gekomen. Namen als 'monocots', 'eudicots', 'rosids' of 'asterids' kom je nu veel in de literatuur tegen.



Chromalveolata

De supergroep Chromalveolata zoals in dit boek gebruikt, is alleen nog maar herkend met moleculaire kenmerken. De subgroepen worden soms zelf ook als supergroep aangeduid: Hacrobia, Stramenopila, Alveolata en Rhizaria. In sommige studies vormen ze de ene supergroep die we hier erkennen, maar soms groeperen onderdelen ervan weer met

de planten (BURKI ET AL. 2007, 2008, HACKETT ET AL. 2007, HAMPL ET AL. 2009). De laatste drie groepen worden soms samengenomen als de SAR-groep. Veel Chromalveolata kunnen fotosynthese uitvoeren, maar in vrijwel alle gevallen hebben deze chloroplasten die afkomstig zijn uit een secundaire endosymbiose van een roodwier (en bij één groep een groenwier). Heel veel subgroepen zoals de trilhaardiertjes (Ciliophora in de

Alveolata) en waterschimmels (Oomycota in de Stramenopila) hebben geen chloroplasten, hoewel bijvoorbeeld de Apicomplexa (in de Alveolata) die geen chloroplast hebben, wel een structuur tonen die een restant van de chloroplast lijkt te zijn (het apicale complex). De ontdekking van een verwant met fotosynthese, *Chromera* (MOORE ET AL. 2008), versterkt het vermoeden dat de Apicomplexa oorspronkelijk wel een chloroplast hadden, maar die secundair verloren hebben. De discussie wanneer de secundaire endosymbiose heeft plaatsgevonden vormt momenteel een belangrijk onderwerp in het onderzoek (KEELING 2010). De pantserwieren (Dinoflagellata in Alveolata) laten helemaal een complex patroon zien: daar is zelfs sprake van een aantal tertiaire endosymbioses, waarbij de oorspronkelijke endosymbiotische roodwier is vervangen door een secundair endosymbiotische chromalveolate cel, ten minste driemaal onafhankelijk, uit (drie) verschillende chromalveolate groepen (KEELING 2010). Heel veel van de diversiteit van deze groep bestaat uit nog verborgen en onbekende eencelligen, die vaak alleen met 'environmental sampling' gevonden worden, zoals veel Cercozoa (met 'environmental sampling' wordt de methode bedoeld waarbij uit monsters bodem of water alle aanwezige organismen met behulp van DNA-analyse worden gedetermineerd). Onderzoek aan dit complex zal de komende jaren nog erg veel nieuwe inzichten kunnen opleveren. Ook in Nederland zijn de meeste van deze eencellige vormen – op de bruinwieren, kiezelwieren, zonnedieltjes en foraminiferen na – nog vrijwel niet onderzocht.

Excavata

Een opmerkelijk resultaat van het recente moleculaire onderzoek heeft betrekking op het onderscheiden van deze groep, waarin een aantal eencelligen zonder mitochondria is geplaatst. Traditioneel werden deze taxa door het ontbreken van mitochondria als basale afsplitsingen van de Eukarya gezien. Nu zijn ze dus opgenomen in deze groep, en blijkt bovendien dat deze taxa toch restanten van mitochondriaal DNA vertonen. Ze lijken de mitochondria dus grotendeels verloren te hebben. Dit heeft duidelijke consequenties voor ons inzicht in de evolutie van de eukaryote cel, met name over de relatieve timing van de vorming van de kern ten opzichte van de endosymbiose met het mitochondrion. Fotosynthese komt alleen voor bij de oogwieren en is hier ontstaan door secundaire endosymbiose met een groenwier. De Excavata en hun onderlinge verwantschap zijn nog maar matig bekend (HAMPL ET AL. 2009, SIMPSON 2003, SIMPSON & ROGER 2004, SIMPSON ET AL. 2006) en ook hier draagt 'environmental sampling' bij aan de ontdekking van een grotendeels onbekende diversiteit. Daarnaast kunnen veel soorten ontdekt worden als parasieten van bijvoorbeeld ongewervelde dieren. In Nederland is deze groep nagenoeg niet bestudeerd.

Unikonta en Opisthokonta

In de nieuwe supergroepenindeling behoren zowel het oude dierenrijk als het schimmelrijk nu tot één supergroep, de Opisthokonta (cellen met flagel aan de achterzijde) of de Unikonta (cellen met één flagel). De Unikonta omvatten tevens de Amoebozoa, een groep van amoeboïde een-

celligen, waarvan de positie nog niet altijd geheel duidelijk is. Wij volgen de nieuwere inzichten dat de Unikonta inderdaad een monofyletische groep vormen (BURKI ET AL. 2007, HAMPL ET AL. 2009, KEELING ET AL. 2005, STEENKAMP ET AL. 2006), waarvan de Opisthokonta een deel zijn.

Zoals ook al boven gemeld, is een belangrijk nieuw inzicht dat de eigenschap 'amoeboïde cellen' fylogenetisch niet informatief is. Dergelijke cellen komen voor bij in ieder geval de Rhizaria (veelal met een exoskelet), groepen Excavata en de Amoebozoa, groepen die, hoewel er nog veel onduidelijk is, naar de huidige inzichten niet direct verwant zijn (PAWLOWSKI & BURKI 2009). De Unikonta zijn de enige supergroep waarbij fotosynthese ontbreekt, alle soorten zijn primair heterotroof (ze moeten organisch materiaal als voedsel opnemen). Alleen de korstmossen (een groep van schimmels) hebben daar wat opgevoonden door met een alg samen te leven.

Binnen de Unikonta is meercelligheid onafhankelijk ontstaan vanuit amoeboïde voorouders bij de schimmels en de dieren, en een schijnbare meercelligheid (eigenlijk alleen meerkernigheid) bij de slijmzwammen. Het onderzoek naar het ontstaan van de meercelligheid is een van de interessante richtingen van onderzoek, en recent is gebleken dat sommige van de eencellige verwanten van dieren en schimmels ten dele al over de genen beschikken die bij dieren van belang zijn bij communicatie tussen de cellen (RUIZ-TRILLO 2007, 2008, SHALCHIAN TABRIZI ET AL. 2008, STEENKAMP ET AL. 2006).

Fungi

De taxonomische positie van de fungi heeft een opvallende verandering ondergaan de afgelopen eeuw. Ze werden eerst gezien als planten, om vervolgens te worden erkend als apart rijk, en zijn nu gestaaft door moleculaire gegevens – bijna – de zustergroep van de dieren. Enkele groepen die mycologen weliswaar bestuderen blijken helemaal geen Fungi, maar zijn nu ondergebracht bij de Stramenopila (zoals de waterschimmels Oomycota) of de Amoebozoa (de slijmzwammen Eumycetozoa). Omdat veel schimmels praktisch geen morfologische kenmerken hebben als ze geen vruchtlichamen vormen, waren ze altijd heel moeilijk te classificeren en determineren. Juist voor mycologen was het DNA-onderzoek dan ook een zeer welkome aanvulling op het traditionele onderzoek, en mycologen hebben het al lang geleden opgepakt. Toch is pas recent een volledige fylogenie van de Fungi op grond van een studie aan zes genen gepubliceerd (JAMES ET AL. 2006). Traditioneel werd gedacht dat een primitieve groep van Fungi, de Chytridiomycota, gekarakteriseerd kon worden door de aanwezigheid van een stadium met flagel. Omdat dit echter een primitief kenmerk is, is het geen grond voor verwantschap. Het was dan ook geen verrassing dat deze groep niet monofyletisch blijkt te zijn, evenals de Zygomycota. De flagel blijkt minstens viermaal in de evolutie van de Fungi verloren te zijn gegaan. De parasitaire Microsporidia, vroeger gerekend tot de eencellige dieren (samen met de Apicomplexa!) blijken heel basaal van de overige schimmels af te takken, samen met het eveneens parasitaire genus *Rosella*. Een van de andere opvallende resultaten van deze indeling is de erkenning van een nieuw fylum, de Glomeromycota, waarin de endomycorrhiza's worden geclassificeerd als een monofyletische groep.

Dieren

Traditioneel werd het dierenrijk opgedeeld aan de hand van de symmetrie van de organismen (radiaal of bilateraal) en de ontwikkeling van de embryonale stadia, met name de blastula: waar de uiteindelijke mond wordt gevormd bepaalt of het dier tot de Protostomia of Deuterostomia behoort. Deze indeling is in grote lijnen bevestigd door diverse moleculaire studies, al zwakten de resultaten soms wat heen en weer tussen wel of niet monofylie van de sponzen (Porifera) en wel of niet monofylie van de holtedieren (Coelenterata) (o.a. PHILIPPE ET AL. 2009). Enkele groepen zijn na deze analyses verhuisd van de Deuterostomia naar de Protostomia, zoals de pijlwormen (Chaetognatha).

Doordat fylogenie lastig te vergelijken zijn door vaak totale andere bouwplannen, was de gedetailleerde verwantschap binnen die hoofdgroepen vroeger niet altijd duidelijk en ontstonden diverse theorieën. Een belangrijke theorie, die bijna overal werd onderwezen, was die van de metamerisatie: het ontstaan van segmenten. Vanuit de gelede wormen (Annelida) zouden dan de geleedpotigen (Arthropoda) ontstaan zijn en waarschijnlijk ook de weekdieren (Mollusca), waar de segmentering later weer verdwenen was. Een van de meest verrassende vondsten, die telkens weer bevestigd wordt, is

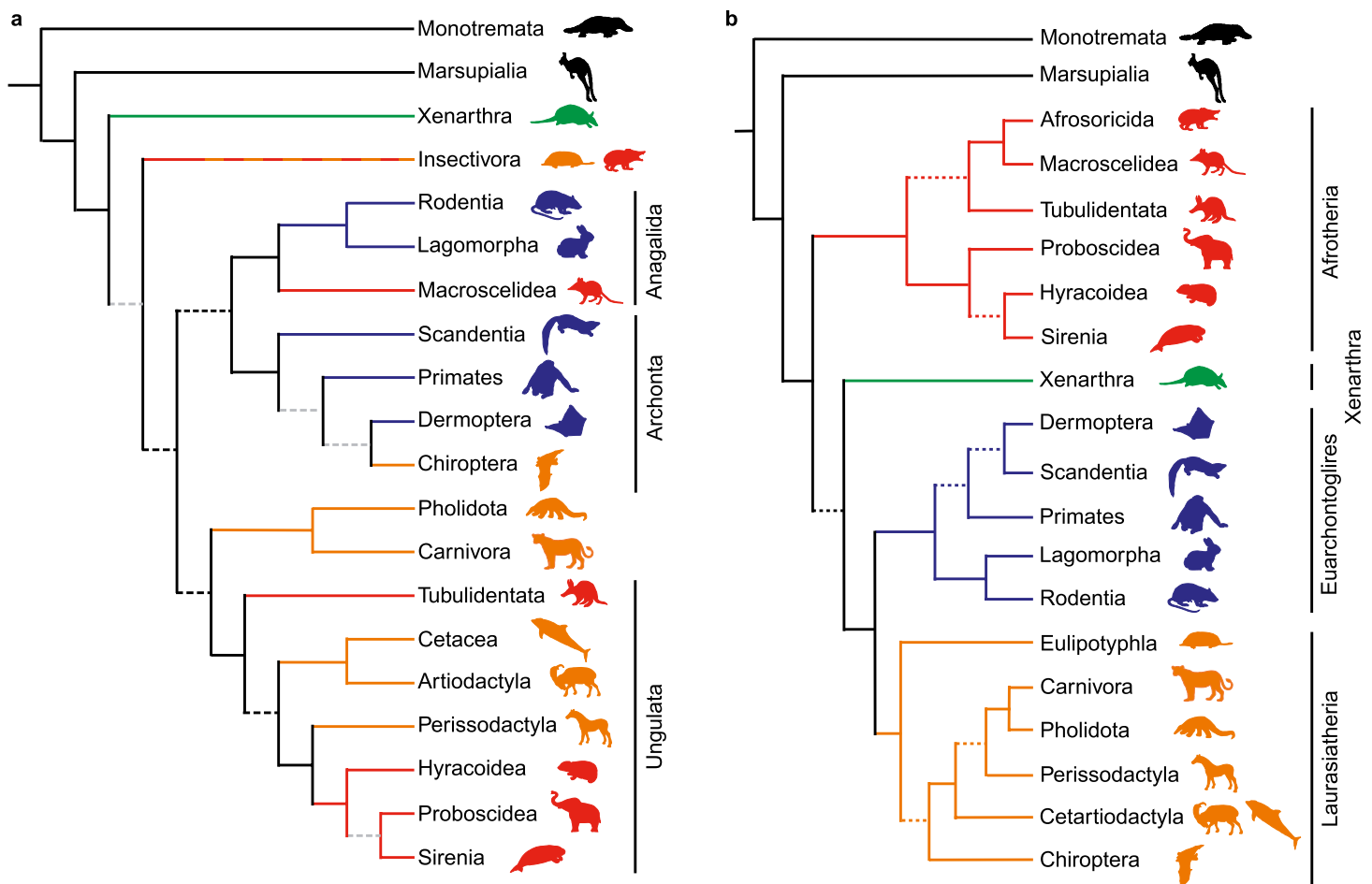
de splitsing van de Protostomia in de Lophotrochozoa en de Ecdysozoa (BOURLAT ET AL. 2008, HALANYCH 2004, MALLATT ET AL. 2009, PAPS ET AL. 2009, PHILIPPE ET AL. 2005, ZRZAVÝ ET AL. 1998). Hierbij werden de gelede wormen, nu in Lophotrochozoa, gescheiden van de geleedpotigen in de Ecdysozoa. De segmentering blijkt daarmee op convergentie te berusten, maar ook de nieuwe groeperingen blijken gemeenschappelijke morfologische kenmerken te hebben. Zo zijn de Ecdysozoa gekenmerkt door het bezit van chitine in de huid, dat vervellingen noodzakelijk maakt (ecdysis = vervelling). Andere interessante inzichten zijn dat platwormen geen monofyletische eenheid vormen; pas nadat het kleine fylum Acoelomorpha is afgescheiden worden ze monofyletisch (BAGUÑA & RIUTORT 2004). Ook hebben ze niet meer de traditioneel basale plaats van heel primitieve Bilateria. Diverse parasitaire groepen blijken door DNA-onderzoek sterk gespecialiseerde vormen van andere vrijlevende groepen te zijn. Zo zijn de stekelsnuitwormen (Acanthocephala) in feite parasitaire raderdieren (nu Syndermata) (SØRENSEN & GIRIBET 2006, WITEK ET AL. 2008), en zijn lintwormen en andere parasitaire platwormen slechts een subgroep van de vrijlevende platwormen.

Wellicht een van de meest verrassende ontdekkingen in het dierenrijk is het feit dat de insecten geen zustergroep zijn



Figuur 6

De stamboom van de zoogdieren (Mammalia): (a) een vergelijking tussen de bekende boom gebaseerd op morfologie en (b) de boom gebaseerd op nieuw moleculair onderzoek. Overgenomen uit Springer et al. (2004). De verschillende kleuren geven de hoofdgroepen in stamboom b aan, en laten zien hoeveel groepen verplaatst zijn ten opzichte van boom a.



Nederlandse namen van de ordes: Afrosoricida - tenreks en goudmollen; Carnivora - roofdieren; Cetartiodactyla - evenhoevigen en walvissen; Chiroptera - vleermuizen; Dermoptera - huidvliegers; Eulipotyphla - insecteneters; Hyracoidea - klipdassen; Lagomorpha - haasachtigen; Macroscelidea - olifantspitsmuizen; Marsupialia - buideldieren; Monotremata - cloacadieren; Perissodactyla - onevenhoevigen; Pholidota - schubdieren; Primates - primaten; Proboscidea - slurfdieren; Rodentia - knaagdieren; Scandentia - toepaja's; Sirenia - zeekoeien; Tubulidentata - aardvark; Xenarthra - luiaarden, miereneters en gordeldieren.

van de eveneens op het land levende duizendpootachtigen, maar van een groep kreeftachtigen (GIRIBET ET AL. 2005, KOENEMANN ET AL. 2010, REGIER ET AL. 2010). Daarmee worden de kreeftachtigen in een klap parafyletisch en zijn insecten dus in feite een groep van landbewonende kreeftachtigen. Het betekent ook dat de aanpassingen aan het landleven bij duizendpootachtigen en insecten, die vaak als argument golden voor verwantschap, onafhankelijk ontstaan zijn. Binnen de gewervelde dieren (Vertebrata) was de fylogenie op grond van het skelet al redelijk goed uitgewerkt, hoewel ook hier de moleculaire resultaten vaak tot nieuwe of aanvullende inzichten leiden. Lastig daarbij is het om de kennis van de vele fossielen te integreren met de moleculaire data. Nieuwe analysemethoden maken dat echter steeds beter mogelijk. Het moleculaire onderzoek heeft geleid tot belangrijke veranderingen in de classificaties van de zoogdieren en vogels, waarvan het voorbeeld van de zoogdieren hieronder wordt uitgewerkt. Interessant is het fenomeen dat deze nieuwe indelingen tamelijk makkelijk worden geaccepteerd, terwijl de notie dat de vogels bij de reptielen horen, iets dat al tientallen jaren duidelijk is, maar moeilijk geaccepteerd wordt in nieuwe classificaties en handboeken.

Zoogdieren (Mammalia)

Als mens zijn we vooral geïnteresseerd in de evolutie van onze eigen groep, de zoogdieren. Je zou denken dat zo'n bekende groep, met de vele fossielen, en met zoveel kenmerken, fylogenetisch ook voor het moleculaire tijdperk behoorlijk geanalyseerd was. Groot was de verrassing toen bleek dat juist de boom van de zoogdieren door het moleculair onderzoek behoorlijk ondersteboven werd gehaald. Aanvankelijk was er veel verwarring en was het aantal moleculaire kenmerken klein (NOVACEK 1992), maar bij later onderzoek aan veel meer genen, waar de Nijmeegse onderzoekers

Wilfried de Jong en Ole Madsen een belangrijk aandeel in hadden (MADSEN ET AL. 2001, MURPHY ET AL. 2001A, 2001B, SPRINGER ET AL. 1997, 2004), bleken oude vertrouwde groeperingen van ordes niet aangetoond te kunnen worden, terwijl geheel onverwachte combinaties ontstonden, zoals weergegeven in figuur 6. Blijkbaar was de morfologische methode hier niet zo goed. Toch is bij nadere analyses gebleken dat de morfologische kenmerken wel degelijk van belang zijn, ze versterken de stambomen die verkregen zijn met de moleculaire methoden (LEE & CAMENS 2009). Voorbeeld van de onverwachte combinaties vormen de Afrotheria, een ogenschijnlijk samenraapsel van in Afrika ontstane groepen: aardvark, olifantspitsmuizen, tenrekachtigen, klipdassen, olifanten en zeekoeien. De oude insectenetters zijn nu opgedeeld over ten minste vier ordes, en de walvissen vormen geen eigen orde maar zijn onderdeel geworden van de evenhoevige hoefdieren en zustergroep van de nijlpaarden. De hele orde wordt dan Cetartiodactyla genoemd, een samentrekking van Cetacea (walvisachtigen) en Artiodactyla (evenhoevigen). Als men walvissen per se als orde zou willen handhaven, zullen de evenhoevigen moeten worden opgesplitst in ten minste drie orden: de kameelachtigen (Tylopoda), zwijnen (Suina), herkauwers (Ruminantia) en nijlpaarden (familie Hippopotamidae, nog geen ordenaam).

CONCLUDEREND

Classificaties blijven veranderen, onderzoekers blijven zoeken naar nieuwe kenmerken en nieuwe methoden om ze te bestuderen. Nieuwe sequentietechnologieën zullen de komende jaren nog meer data opleveren en de inzichten verfijnen, en sommige overhoop gooien. De natuur zal ons blijven verbazen, maar zeker ook boeien. Voor de eerste keer in Nederland laten we in dit boek zien hoe de Nederlandse biodiversiteit evolutionair samenhangt.