

4.1. Het aangrijpingspunt voor natuurlijke selectie

Paul A.M. van Dongen © 2021

Gen-centrische evolutiemodellen zijn de enige consistente, toetsbare evolutiemodellen.

Samenvatting

Charles Darwin formuleerde de theorie dat natuurlijke selectie aangrijpt op individuen: het best aangepaste individu overleeft en kan zich voortplanten (*survival of the fittest*). Darwin realiseerde zich dat biologische evolutie uitsluitend over erfelijke eigenschappen ging, maar er was in zijn tijd nog geen wetenschappelijke erfelijkheidsleer. Genetici hebben later een natuurwetenschappelijke evolutietheorie geformuleerd: het neodarwinisme. Dit is een theorie over de verandering van de frequentie van allelen. Alleen de *fitness* van allelen kan geoperationaliseerd worden.

Gaat natuurlijke selectie nu over behoud van de familie of van groepen? Nog andere theorieën spraken over het behoud van de soort, het behoud van het ecosysteem en het behoud van Moeder Aarde. Maar dit zijn geen natuurwetenschappelijke, toetsbare theorieën.

De beste, natuurwetenschappelijk onderbouwde, toetsbare evolutietheorie gaat uit van de verandering van frequenties van allelen: dat is de gen-centrische benadering.

1. Inleiding
- 2.. Competitie tussen individuen
3. Competitie tussen allelen

4. Competitie tussen groepen
5. 'Het behoud van de soort'
6. Behoud van ecosystemen
7. Besluit

1. Inleiding

Concurrentie en vooruitgang

Door 'The origin of species' werd aanvankelijk strijd en concurrentie beschouwd als de belangrijkste motor van evolutie in het dierenrijk. Al snel ontstond de opvatting dat evolutie strijd was, dat de mens uit dieren door strijd geëvolueerd was, en dat evolutie vooruitgang zou betekenen. De evolutiegedachte kwam in politiek vaarwater.

- Voorstanders van een *laissez-faire* economie (politiek rechts) benadrukken het belang van concurrentie. Meedogenloze strijd (egoïsme) zou vooruitgang bevorderen. Zij vonden de invloeden van erfelijkheid belangrijker dan van de omgeving.
- Voorstanders van samenwerking tussen mensen en groepen (politiek links) vonden samenwerken een beter principe voor vooruitgang dan concurrentie en strijd. Zij meenden dat er door sociale interventies een Beter Mens zou ontstaan. Zij hadden sympathie voor de zwakkeren, en waardering voor altruïsme, en zij vonden eliminatie van de verliezers onverdraaglijk. Zij vonden de invloeden van de omgeving en leren belangrijker dan de invloeden van erfelijkheid.

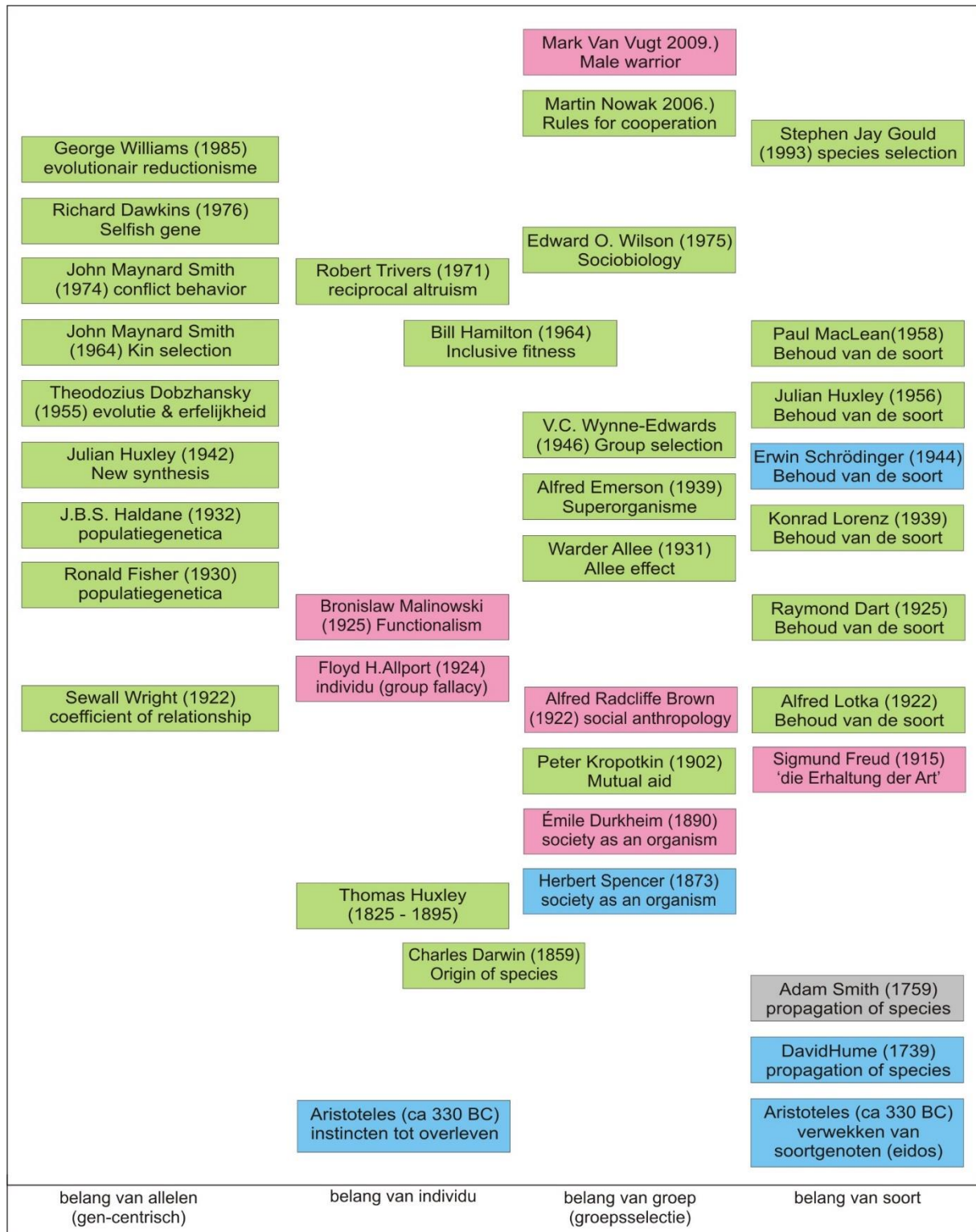
Deze politieke tegenstelling maakten overeenstemming over een evolutietheorie moeilijker (hoofdstuk 6.3.). Om te weten of en hoe natuurlijke selectie kan leiden tot altruïstische gedrag t.o.v. verwanten en niet-verwanten, moet men weten waar natuurlijke selectie op aangrijpt: op individuen, genen, populaties, soorten of ecosystemen. Hier toets ik theorieën over de aangrijpingspunten voor natuurlijke selectie. Welke theorie leidt tot consistente conclusies? Figuur 1 geeft een schematisch overzicht welke auteurs in de loop der tijden belang hechtten aan individuele selectie, groepsselectie, gen-selectie of het behoud van de soort.

2. Competitie tussen individuen

Theorie: Darwinisme en competitie

In 1859 publiceerde Charles Darwin zijn theorie van afstamming met modificaties. De theorie van Darwin heeft dwingende logica.

1. Planten en dieren krijgen meer nakomelingen dan op lange termijn kunnen overleven (Malthus 1798). "*Ieder levend wezen dat tijdens zijn natuurlijk leven verscheidene eieren of zaden voortbrengt, moet op een gegeven moment ten gronde gaan [...] anders [...] zou het aantal nakomelingen snel*



Figuur 1. De basis voor evolutiemodellen van verschillende auteurs. Blauw: theoretici; roze: sociale wetenschappers; groen: biologen, grijs: economen.

zo buitensporig groot worden dat geen land het product zou kunnen dragen." (Darwin 1859, p. 63).

2. Er is enige variatie in eigenschappen tussen deze nakomelingen.
3. Een deel van deze eigenschappen wordt overgedragen op het nageslacht.
4. De kans op overleven en het krijgen van nakomelingen hangt af van deze eigenschappen.

Dan ontstaat onvermijdelijk afstamming met wijziging (= evolutie). Doordat er per generatie meer nakomelingen worden verwekt dan op termijn kunnen overleven, is er onvermijdelijk concurrentie om leefruimte, voedsel en sekspartners. Er is concurrentie met leden van de eigen soort, en met leden van andere soorten. Soms zijn individuen met elkaar in competitie zonder dat ze elkaar ooit ontmoeten: er gaan meer dieren dood door voedseltekort, ziekte en roofdieren dan door gevechten tussen soortgenoten.

Empirische onderbouwing

De theoretische basis van Darwins leer is dwingend logisch, maar in de praktijk moet voor ieder concreet voorbeeld empirische onderbouwing gevonden worden (van Dongen en Vossen 1984). Dat houdt in (1) dat voor de betreffende eigenschap empirisch aangetoond wordt dat deze deels erfelijk is, (2) dat empirisch aangetoond wordt dat deze eigenschap gecorreleerd is met overleven of voortplanten van het individu of zijn verwanten, en (3) dat empirisch aangetoond wordt hoe deze eigenschap bijdraagt tot overleven of voortplanten (= causaal). De meest klassieke onderbouwing van het Darwinisme leek het industrieel melanisme, d.i. de opkomst van de zwarte variant van de berkenspanner (een vlindertje) in industrieel Engeland. Maar in hoofdstuk 3.1. toon ik hoe moeizaam het was zelfs dit schijnbaar evidente proces empirisch te onderbouwen.

Competitie tussen individuen

Darwin formuleerde zijn theorie vooral als competitie tussen individuen. Hij sprak over 'de strijd om het bestaan'. Deze strijd werd beslecht door natuurlijke selectie: *"Ik heb dit principe waardoor iedere kleine variatie, mits nuttig, behouden blijft, 'Natuurlijke Selectie' genoemd."* (Darwin 1859). Daarmee geeft natuurlijke selectie een causale verklaring voor het ontstaan van egoïstisch gedrag. *"Geen enkel instinct is ontstaan uitsluitend ten voordele van andere dieren, maar ieder dier kan zijn voordeel doen met de instincten van andere dieren."* (Darwin 1859, ch. 7).

Het begrip 'fitness'

De uitdrukking 'natuurlijke selectie' zou opgevat kunnen worden als een personificatie van 'de natuur': alsof de natuur iets (of iemand) is dat selecteert. Tot de 5^e druk van *'The origin of species'* gebruikte Darwin het begrip 'natuurlijke selectie'. Vanaf de 5^e druk (1869) gebruikte Darwin het begrip *'survival of the fittest'*, wat hij ontleende aan Herbert Spencer (1864). *"Het behoud van gunstige variaties, en de vernietiging van schadelijke variaties: dat noem ik Natuurlijke Selectie of de Survival of the Fittest."* Deze uitdrukking benadrukt de competitie tussen individuen.

Maar er zijn enkele bedenkingen tegen deze uitdrukking. (1) 'Fitness' is een problematisch begrip in de evolutiebiologie (zie onder). (2) En er zijn voorbeelden dat niet het individueel overleven, maar juist zelfopoffering het evolutionair succes van hun nakomelingen vergroot (zie volgende alinea). Dit is de kern van de hoofdvraag van dit hoofdstuk "Wat is het aangrijpingspunt voor natuurlijke selectie?"

Onderzoekers zijn er niet in geslaagd overeenstemming te bereiken over een definitie van 'fitness'. 'Fitness' is een complex begrip (Metz e.a. 1992, Roff 2008, Orr 2009). *"Fitness kan verwijzen naar een genotype, een individu, een populatie, of een soort. Het definiëren van fitness heeft evolutionair biologen jaren geplaagd."* (Barker 2009, p. 5). Door het begrip *'survival of the fittest'* is men fitness vooral gaan opvatten als een eigenschap van individuen. Vanwege de verwarring rond 'fitness' heeft Dawkins (1976, p. 147) besloten het woord 'fitness' niet meer te gebruiken. In de meest heldere modellen is 'fitness' een eigenschap van allelen.

Het heeft mijn voorkeur om het begrip 'fitness' uitsluitend te gebruiken als eigenschap van allelen of van genotypes *"Darwinistische evolutie is gebaseerd op het idee dat sommige genotypes een grotere fitness hebben dan andere."* (Orr 2009, p. 538). Fisher, Haldane en Wright, de grondleggers van het Neo-Darwinisme, maakten modellen voor selectie binnen populaties, en bestudeerden de relatieve fitness van genotypen (Barker 2009). Ik sluit aan bij die opvatting: het geeft alleen logische modellen als men 'fitness' uitsluitend gebruikt als eigenschap van allelen of genotypen (zie ook Firnberg e.a. 2014).

De complicaties worden echt groot bij eusociale soorten (sectie 4), als men probeert de *inclusive fitness* van individuen uit een steriele klasse te berekenen. Ik ben van mening dat dit vooral de oorzaak is van de hopeloze discussie over groepsselectie en over het ontstaan van eusociale soorten (Nowak e.a. 2010, Abbot e.a. 2011). Ik stel voor om uitsluitend te

spreken over de *fitness* van genotypes, en niet over de (*inclusive*) *fitness* van individuen (Hamilton 1964a,b). Vooral bij eusociale soorten leidt het spreken over de *fitness* van individuen tot bizarre conclusies.

Extreme zelfopoffering voor het nageslacht bij spinnen

Bij sommige spinnensoorten geven mannetjes of vrouwtjes hun leven voor het eigen voortplantingssucces.

De **roodrugspin** is een spin waarvan het vrouwtje veel groter is dan het mannetje; bij de paring eet het vrouwtje vaak het mannetje op. Vroeger beschouwde men dit als een ongelukkig voorval voor het mannetje. Deze interpretatie is onjuist. Veel mannetjes bleken tijdens de paring een rare beweging te maken, zodat hun lijf vlak bij de kaken van het vrouwtje kwam. Vervolgens peuzelde het vrouwtje het mannetje op, terwijl de paring doorging. Het mannetje zorgt er dus actief voor dat hij opgegeten wordt. Hoe kan dergelijk gedrag door biologische evolutie ontstaan? Twee zaken vielen op. Kannibalistische paringen duurden langer dan vreedzame paringen: gemiddeld 25 versus 10 minuten. Bovendien wijst het vrouwtje na een kannibalistische paring 2 van de 3 volgende mannetjes af, en na een vreedzame paring slechts 1 van de 25. Bij kannibalistische paringen is de kans op bevruchting bijna 100%, en bij vreedzame paringen ongeveer 50% (Andrade 1996). Bovendien kan een mannetje bij deze soort in zijn leven slechts twee maal paren, en het mannetje doet niet aan kinderzorg. Meer dan 80% van de mannetjes in het wild paart nooit (Andrade 2003). Zorgen dat hij bij een paring opgegeten wordt, is de laatste investering die het mannetje nog kan doen om de kans op eigen nakomelingen te vergroten – en dat is wat telt in biologische evolutie.

Iets vergelijkbaars komt voor bij andere soorten spinnen. Bij de **oeverspin** sterft het mannetje bij de paring door onbekende oorzaak, daarna eet het vrouwtje hem op. Als vrouwtjes het mannetje opgegeten hebben, krijgen ze gemiddeld tweemaal meer nakomelingen dan vrouwtjes die het mannetje niet opgegeten hebben (Schwartz e.a. 2016).

De vrouwtjes van de **koepelspin** produceren 2 weken na de paring een broedzak met zo'n 90 eitjes. Als de spinnetjes uitgekomen zijn, voedt de moeder hen met uitgebraakt voedsel, en daarna met haar hele lichaam. De spinnetje klimmen op haar lichaam en dat start een chemische reactie zodat haar organen een papje worden. De spinnetjes zuigen haar volledig leeg, totdat alleen het uitwendige chitinepantser (de 'huid') overblijft: dit noemt men matrifagie (Salomon e.a. 2005). Deze spinnen

leven slechts één seizoen, dus als de nakomelingen uit het ei gekomen zijn, is dit de enige en ultieme investering die de moeder in haar kinderen kan doen. Deze zelfopoffering is geen ethologie, maar biochemie.

3. Competitie tussen allelen

Evolutie en erfelijkheid

Darwin realiseerde zich dat alleen eigenschappen die overgeërfd worden, als 'grondstof' kunnen dienen voor evolutie. In de tijd van Darwin hadden kwekers door selectie allerlei varianten van planten en dieren gemaakt, maar er was nog geen wetenschappelijke erfelijkheidsleer. In 1900 werd de theorie van Mendel herontdekt (hoofdstuk 3.1.): erfelijkheid is gebaseerd op discrete 'erfelijkheidsdragers' die volgens een bepaalde regelmaat worden overgedragen op het nageslacht. De erfelijkheidsdragers noemt men genen; als er meerdere variaties van één gen zijn, noemt men die varianten 'allelen'. Genen worden op het nageslacht overgedragen, terwijl een eigenschap die een individu tijdens zijn leven verwerft, normaal gesproken ¹ niet wordt overgedragen. In de eerste helft van de 20^e eeuw werden kwantitatieve modellen ontwikkeld die de evolutieleer en de erfelijkheidsleer integreerden (Fisher 1918, 1930, Wright 1922, 1931, Haldane 1932). Op moleculair niveau is evolutie verandering in de frequentie van allelen. "*Het elementaire evolutieproces ... is verandering in gen-frequentie.*" (Wright 1933). Het allel staat centraal in evolutiemodellen; dat is de gen-centrische benadering. De gen-centrische interpretatie van evolutie is een causale interpretatie van biologische evolutie die voldoet aan de spelregels van de natuurwetenschap (Fisher 1930, Haldane 1932, Dobzhansky 1937, 1955, 1961, Williams 1985). Dit werd algemeen geaccepteerd als *The Modern Synthesis* (Huxley 1942).

Inclusive fitness

Al lang voordat er een wetenschappelijke biologie bestond was 'ouderliefde' het voorbeeld bij uitstek van instinctief gedrag: de ouders die mensen en andere dieren over hebben voor hun nakomelingen. Met de komst van het Darwinisme werd 'ouderliefde' een onderwerp van wetenschappelijk onderzoek. Een biologisch belang van verwantschap is dat dieren en mensen verwanten helpen en ondersteunen.

¹ De uitzondering is epigenetische verandering. Zie hoofdstuk 3.1. voor epigenetica

Inclusive fitness is geen verwanteselectie

In 1964 werden twee theorieën geformuleerd over de evolutie van sociaal gedrag: *inclusive fitness* (Hamilton 1964a) en verwanteselectie (Maynard Smith 1964). Deze theorieën worden als min of meer identiek beschouwd, maar er zijn fundamentele verschillen.

- Hamilton heeft een kwantitatief model geformuleerd waarin hij de kosten-en-baten-analyse uit de economie toepaste op de evolutie van dieren. Hij hield daarbij rekening met de mate van verwantschap tussen individuen: de 'coëfficiënt van verwantschap' (Wright 1922). *Inclusive fitness* van een individu is samengesteld uit zijn individuele 'fitness' en de 'fitness' van zijn verwanten, gecorrigeerd voor de mate van verwantschap. Fitness is een eigenschap van individuen.
- Maynard Smith formuleerde zijn theorie van verwanteselectie als alternatief voor groepsselectie. Verwanteselectie gaat uit van de fitness van allelen.

We moeten een strikt onderscheid maken tussen verwanteselectie en groepsselectie. Door een speling van het lot en door de invloed van Edward Wilson (1975) werd *inclusive fitness* veel populairder dan verwanteselectie. Verwanteselectie bouwt voort op de gen-centrische analyses van Fisher, Wright, Haldane, Dobzhansky en Williams. Dat is een beter uitgangspunt voor een theorie over sociaal gedrag dan de *inclusive fitness* van individuen.

Hamilton (1964a) heeft een kwantitatief model geformuleerd waarin hij de kosten-en-baten-analyse uit de economie toepaste op de evolutie van dieren. Hij hield daarbij rekening met de mate van verwantschap tussen individuen: de 'coëfficiënt van verwantschap' (Wright 1922). Daarop baseerde Hamilton een parameter, de '*inclusive fitness*' van individuen. "*Het sociaal gedrag van een soort evolueert zodanig dat het individu zijn eigen fitness lijkt te vergelijken met de fitness van zijn burens in iedere situatie die instinctief gedrag oproept, afhankelijk van de verwantschapscoëfficiënten die voor die situatie geëigend zijn.*" (Hamilton 1964b, p. 19). Hij paste de principes van *inclusive fitness* toe op de eusociale insecten. Hij berekende de coëfficiënt van verwantschap voor allerlei tweetallen van individuen in een kolonie en relateerde dit aan hun gedrag (Hamilton 1964b).

Verwanteselectie

Maynard Smith (1964) formuleerde zijn theorie van verwanteselectie (*kin selection*) als alternatief voor groepsselectie. Verwanteselectie gaat uit van de fitness van allelen of eigenschappen "*Met verwanteselectie bedoel ik de evolutie van eigenschappen die het overleven van nauwe verwanten van het betreffende individu bevorderen. In deze betekenis zijn de placenta en ouderzorg (inclusief 'zelfopoffering' zoals het letsel-veinzen) producten van verwanteselectie, waarbij de bevoordeelde individuen de kinderen van het betreffende individu zijn. Maar verwanteselectie kan ook werken door de broers of zussen van het betreffende individu te bevoordelen [...] en vermoedelijk ook door verre verwanten te bevoordelen.*" (Maynard Smith 1964, p. 1145). De theorie van verwanteselectie geeft een causale verklaring voor het ontstaan van altruïsme tussen verwante dieren. Hoe nauwer mensen

verwant zijn (of menen te zijn), des te meer komt samenwerking voor. We moeten een strikt onderscheid maken tussen verwanteselectie en groepsselectie. "*Verwanteselectie verklaart het ontstaan van altruïsme binnen families; hoe nauwer de verwantschap, des te sterker de selectie. Er is niets mis met dit woord, maar helaas moeten we het wellicht verlaten, omdat het recent sterk misbruikt is, waardoor biologen voor vele jaren verward worden. Edward Wilson [...] definieert verwanteselectie als een speciaal geval van groepsselectie.*" (Dawkins 1976, p. 101). Tabel 1 geeft een overzicht van de onderwerpen die volgens mij al dan niet door verwanteselectie causaal verklaard kunnen worden.

Een gen-centrische analyse

De boeken '*The genetical theory of natural selection*' (Fisher 1930) en '*Genetics and the origin of species*' (Dobzhansky 1937) zijn gen-centrische benaderingen over de fitness van allelen. Volgens mij ontstonden de problemen, toen Hamilton (1964a) uitging van de 'fitness' van individuen, en daarop zijn *inclusive fitness* theorie baseerde. Volgens mij kan men 'fitness' van allelen wel helder definiëren, maar 'fitness' van individuen niet (zie hierboven de alinea 'Het begrip fitness'). Moderne evolutietheorieën waren gebaseerd op allelfrequenties en de fitness van allelen (Haldane 1955 Maynard Smith 1964); dat geeft consistente theorieën. "*De fitness van een bepaald genotype hangt ervan af welke andere genotypes in de populatie aanwezig zijn en van hun frequenties.*" (Maynard Smith 1974, p. 210). Naar mijn mening dienen frequenties van allelen het uitgangspunt te zijn voor evolutietheorieën (Williams 1985). Maar als men consequent de modellen bouwt vanuit allelen, heeft men wel met erg veel verschillende allelen te maken.

Tabel 1. Een overzicht van de onderwerpen die volgens mij al dan niet door verwantenselectie causaal verklaard kunnen worden (zie ook Abbott e.a. 2011).

item	verklaard door verwantenselectie	alternatief
Verzorgen van eigen kinderen	ja	
Verdedigen van eigen kinderen	ja	
Verliefdheid als gevoel	nee	mentaal*
Verliefdheid als oorzaak van gedrag	ja	
Jaloezie als oorzaak van gedrag	ja	
Monogamie bij sommige soorten	ja	
Polygynie bij sommige soorten	ja	
Polyandrie bij sommige soorten	ja	
Extra-pair paringen (overspel)	ja	
Vriendschap (als relatie)	ja	
Vriendschap (als gevoel)	nee	mentaal
Liefde	twijfelachtig	hoofdstuk 5.3.
Adoptie	twijfelachtig	
Prosociaal gedrag	ja	
Gevoelens	nee	mentaal
Zelfmoord	nee	mentaal, historie, cultuur
Monogamie als voorgeschreven verplichting	nee	historie, culturele variant
Bruidschat, bruidsprijs	twijfelachtig	historie, culturele variant
Machtsverhoudingen (dominantie)	ja	
Groepsvorming	ja	
Eusocialiteit	twijfelachtig	lopende discussie
Inteeltvermijding	ja	
Nepotisme	ja	
Racisme	ja	
Regionaal chauvinisme	ja	
Groepscentrisme	ja	
Territorium	ja	
Bondgenootschappen	ja	
Vriendschappen (als gedrag)	ja	
Vriendschappen (als gevoel)	nee	mentaal
<i>In-group / out-group</i> tegenstellingen	ja	
Leersystemen	ja	
Vorming van natie-staten	misschien indirect	historie, culturele variant
Wetsregels	misschien indirect	historie, culturele variant
Geboortebeperving	nee	mentaal, intelligente keuze
Demografische transitie	waarschijnlijk niet	mentaal, historie, cultuur
Dominante mensen krijgen meer kinderen	ja	
Intelligente mensen krijgen minder kinderen	onzeker	mentaal, intelligente keuze
Ontstaan van cultuur	ja	
Concrete culturen	nee	historie, culturele variant
Ontstaan van taal in het algemeen	ja	
Ontstaan van verschillende dialecten	indirect	erfelijke leersystemen
Ontstaan van verschillende talen	indirect	erfelijke leersystemen
Moreel gedrag	ja	
Morele regels	misschien indirect	historie, culturele variant
Religie	misschien indirect	historie, culturele variant

* Met 'mentaal' bedoel ik dat volgens interactionistische denkers mentale gebeurtenissen een oorzaak kunnen zijn van fysieke gebeurtenissen (hoofdstuk 10.3.).

Bezwaren tegen de term 'zelfzuchtig gen'

Er zit een dwingende logica achter de ideeën van Darwin (1859), Fisher (1930), Dobzhansky (1937, 1955), Maynard Smith (1964) en Dawkins (1976). Wel heb ik enkele bezwaren tegen de term 'zelfzuchtig gen' van Dawkins.

1. Waar Dawkins het woord 'gen' gebruikt, is 'allel' de juiste term.
2. Het begrip *selfish gene* is ongelukkige beeldspraak (of eigenlijk een categorie-fout). Allelen kunnen niet zelfzuchtig zijn; alleen levende organismen kunnen zelfzuchtig zijn.
3. In de beeldspraak van Dawkins, zijn zelfzuchtige allelen de allelen die overleven, ten koste van *non-selfish* allelen. Die laatste allelen zijn uitgestorven (of uitstervende) allelen. Maar dit maakt het bijvoeglijk naamwoord '*selfish*' bij allelen bijna identiek aan 'overlevend' of 'bestaand'.
4. Politiek bezwaar: het begrip *selfish gene* leidt voorspelbaar tot zoveel politieke weerstand dat het een inhoudelijke discussie verstoort.
5. Inhoudelijk bezwaar: Dawkins schrijft erfelijkheid te veel invloed toe ('*de tirannie van de zelfzuchtige replicatoren*'). In de gedragsgenetica vinden we echter meestal heritabiliteiten tussen 0,20 en 0,60 (dit boek). Dawkins suggereert genetisch determinisme, wat nauwelijks voorkomt.

Ik vermoed dat Dawkins expres de prikkelende term '*selfish gene*' gekozen heeft om extra aandacht voor zijn idee te krijgen. Dat is gelukt. '*Selfish gene*' is een 'magische term' (hoofdstuk 7.3.).

Selfish genes

In 1976 publiceerde Richard Dawkins het boek "*The selfish gene*". Hierin heeft hij gen-centrische ideeën uitgewerkt. Dawkins onderscheidde (1) replicatoren, dat zijn de moleculen die van generatie op generatie gekopieerd worden, en (2) overlevingsmachines, dat zijn de moleculen die de replicatoren kopiëren en laten overleven². "*Ik verdedig hier het standpunt dat de fundamentele eenheid voor selectie, en dus voor eigenbelang, niet de soort is, en niet de groep, en strikt genomen ook niet het individu. Het is het gen, een eenheid van erfelijkheid.*" (Dawkins 1976, p. 12, zie "Bezwaren tegen de term 'zelfzuchtig gen'"). "*Wat het gen betreft, zijn zijn allelen zijn dodelijke rivalen.*"³ (Dawkins 1976, p. 40). Succesvolle allelen zijn die allelen waarvan de frequentie toegenomen is ten koste van andere allelen op dezelfde locus. Het lichaam is een overlevingsmachine voor de allelen. Kunnen 'zelfzuchtige' allelen een altruïstische overlevingsmachine maken? "*Ik verdedig hier het standpunt dat de belangrijkste eigenschap die we van een gen moeten verwachten, meedogenloze zelfzucht is. Deze zelfzucht van het gen zal meestal leiden tot zelfzuchtig gedrag van individuen. Maar we zullen zien dat er speciale omstandigheden zijn, waarin het zelfzuchtige gen zijn doel het beste kan bereiken door een beperkte vorm van altruïsme van individuele*

dieren te stimuleren. 'Speciale' en 'beperkte' zijn belangrijke woorden in de vorige zin. Hoe graag we het tegenovergestelde zouden willen, universele liefde en het welzijn van de soort zijn begrippen die in de evolutie gewoon niet zinnig zijn." (Dawkins 1976, p. 2-3). Dawkins meent dat zelfzuchtige allelen de mens vooral zelfzuchtig gemaakt hebben, "... omdat we zelfzuchtig geboren zijn" (Dawkins 1976, p.3). Dawkins besluit zijn boek met "*Op aarde kunnen alleen wij, mensen, in opstand komen tegen de tirannie van de zelfzuchtige replicatoren.*" (Dawkins 1976, p. 215). In de gen-centrische benadering is evolutie het steeds weer verdringen van allelen (Williams 1985). Op basis van zelfzuchtige allelen kan altruïstisch gedrag naar verwanten ontstaan. Maar het was de vraag of op basis van zelfzuchtige allelen wel altruïstisch gedrag naar niet-verwanten kon ontstaan. Immers, steeds dreigen egoïstische bedriegers (*cheaters*) en klaplopers (*free-riders*) de brave altruïsten te verdringen. De vraag was of en hoe altruïstisch gedrag naar niet-verwanten als gevolg van natuurlijke selectie kon ontstaan.

4. Competitie binnen en tussen groepen**Competitie binnen de groep**

Er zijn allerlei verschillende sociale groepen. "*Sociale groepen bestaan uit individuen met zeer verschillende belangen, behoeften en vaardigheden.*" (Silk 2002). Leden van dezelfde *in-group* hebben verschillende belangen, mogelijkheden en behoeften, die ook nog door de omstandigheden kunnen veranderen.

² Eenzelfde onderscheid maakte Weismann (1892) tussen kiemcellen en somatische cellen: de somatische cellen vormen de overlevingsmachine, terwijl de kiemcellen de replicatoren bevatten. Opeenvolgende generaties kiemcellen vormen de kiemlijn.

³ Dit had eigenlijk moeten zijn "*Wat een allel betreft, zijn andere allelen van hetzelfde gen zijn dodelijke rivalen.*"

Evolutiemodellen

Voordat Charles Darwin (1859) zijn *Origin of species* gepubliceerd had, was het Bijbel-boek Genesis in het westen eigenlijk het enige voorstel voor het ontstaan van levende organismen. De evolutietheorie van Darwin gaf een alternatieve en wetenschappelijke verklaring voor het ontstaan van levende organismen. Dat wordt door voor- en tegenstanders van het Darwinisme erkend. Maar het fundamentele bezwaar van tegenstanders was dat volgens hen niet alle doelmatige processen van levende organismen door Darwinistische evolutie tot stand kunnen komen. Figuur 1 geeft een overzicht van de visies.

- Verscheidene auteurs waren van mening dat het ontstaan en de eigenschappen van de levende organismen alleen verklaard kunnen worden door goddelijke interventie, en niet uitsluitend door Darwinistische evolutie.
- Sommige auteurs (waaronder ik) proberen of ze de biologische evolutie van levende organismen uitsluitend door gen-centrische neodarwinistische evolutie causaal kunnen verklaren.
- Verscheidene auteurs menen dat het gen-centrische neodarwinisme tekort schiet om het ontstaan van eigenschappen van levende organismen te verklaren.
 - Volgens sommigen is biologische evolutie doelgericht. Voor Wallace (1870) en Teilhard de Chardin (1941) was de mens het doel van de evolutie. Voor Julian Huxley (1942) was 'vooruitgang' het doel van de evolutie.
 - Het ontstaan van eusociale insecten zou niet door gen-centrische evolutie of door *inclusive fitness* verklaard kunnen worden. Daarvoor is groepsselectie als verklaring voorgesteld. In dit hoofdstuk presenteer ik een andere verklaring.
 - Volgens Jablonka en Raz (2009) en Pigliucci en Müller (2010) is transgenerationale epigenetische overdracht een onmisbare verklaring voor enkele natuurverschijnselen. Haig (2007) en Dickins en Rahman (2012) leveren hier kritiek op, en daar ben ik het mee eens.

Bijvoorbeeld bij overvloed zijn de belangen van de individuen anders dan bij schaarste.

- Bij schaarste kunnen groepsleden en zelfs verwanten elkaars concurrenten worden.
- Bij een externe dreiging kunnen groepsleden gedwongen worden tot samenwerking. Dus de omstandigheden maken of groepsgenoten al dan niet elkaars concurrenten zijn. Door positieve relaties kunnen dieren en mensen de eigen kansen op overleven en voortplanten bevorderen. Bij negatieve relaties, zoals concurrentie en vijandschap, is het voor dieren belangrijk niet te veel biologische schade te lijden; en vaak houdt dat in dat zij concurrenten of vijanden schade toebrengen. Bij de meeste groepen hebben groepsleden ook de optie de groep te verlaten, en 'voor zichzelf te beginnen'. Het hangt af van de omstandigheden (en verwantschap) of samenwerken of concurreren optimaal is voor evolutionair succes. Als mensen of dieren samenwerken, kan dit leiden tot winst voor individuen die samenwerken. Maar bij een constante populatiegrootte zijn dan andere groepsgenoten de dupe van deze succesvol samenwerkende groepsgenoten.

Samenwerken binnen de groep

Darwin meende dat ook samenwerken een methode kan zijn om de competitie te winnen. *"Die gemeenschappen die het grootste aantal sociale leden hebben, zouden het best gedijen, en de meeste nakomelingen krijgen."* (Darwin 1859, p. 163). *"Als een stam veel leden zou*

hebben die patriottisch zijn, trouw, gehoorzaam, moedig en sociaal, die bereid waren elkaar te helpen, en zichzelf op te offeren voor de gemeenschap, dan zou zo'n stam het winnen van andere stammen; en dat zou ook natuurlijke selectie zijn." (Darwin 1871, p. 132). Deze laatste uitspraak is opgevat als een voorloper van zowel groepsselectie als verwantenselectie.

Volgens Peter Kropotkin (1902) speelt samenwerking een belangrijkere rol in de evolutie dan competitie en strijd. Hij zag samenwerking bij mieren en bijen, het gezamenlijk vissen door pelikanen, het achtervolgen (*mobbing*) van roofvogels door groepen vogels, het gezamenlijk jagen door wolven en leeuwen, en de samenwerking tussen mensen. *"Diersoorten waarbij onderlinge strijd beperkt is tot het absolute minimum, en waarbij onderling hulp het sterkste ontwikkeld is, zijn onveranderlijk het meest talrijk, het meest welvarend, en het meest klaar voor verdere vooruitgang. [...] De niet-sociale soorten daarentegen zijn gedoemd tot verval."* (Kropotkin 1902). Dat is onjuist: er zijn al honderden miljoenen jaren sociale en solitaire diersoorten, en beide vormen van leven zijn in hun omgeving succesvol. De mate waarin een soort sociaal is, verandert in de loop der tijd. Er zijn argumenten dat de vrij solitaire orang-oetang geëvolueerd is uit sociale soorten. Veel dieren leven in groepen, maar het was zeer moeilijk om het evolutionair voordeel van leven in een groep empirisch te bevestigen (hoofdstuk 5.1.).

De vraag was of en hoe men groepsvorming en samenwerking kan verklaren op basis van natuurlijke selectie. *"Hallpike suggereert dat Darwinisten het ontstaan van samenwerking niet kunnen verklaren [...] omdat Darwinisme uitsluitend over competitie gaat. [...] Hallpike ziet volledig over het hoofd dat samenwerken vaak een methode is om de competitie te winnen."* (Harcourt en De Waal 1992, p. 493).

Groepsselectie

Kropotkin (1902) realiseerde zich dat er problemen ontstaan als dieren te veel nakomelingen krijgen voor de draagkracht van het gebied. Volgens hem vormen natuurlijke processen een 'natuurlijke rem op te sterke vermenigvuldiging'. Deze natuurlijke processen - en niet zozeer competitie tussen individuen - zouden overbevolking voorkomen. Populaties werden opgevat als natuurlijke eenheden ('superorganismen') waar natuurlijke selectie op ingreep (Allee 1931, 1932, Emerson 1939). Vero Wynne-Edwards (1962) constateerde dat mensen iedere keer weer hun natuurlijke hulpbronnen uitputten, zoals overbevissing en overbegrazing. Hij meende dat dieren dit niet doen. Hij meende dat de concurrentiestrijd niet zozeer tussen individuen woedde, maar tussen populaties. Populaties die 'verantwoord' gebruik maken van hun natuurlijke hulpbronnen (voedsel en land), zullen de concurrentiestrijd winnen van populaties die hun hulpbronnen uitputten. Populaties dieren zouden hun omvang afstemmen op het beschikbare voedsel en land. Dreigende overbevolking zou leiden tot hormonale en gedragsreacties; die op hun beurt zouden leiden tot geboortereductie. Dat zou een natuurlijke rem op te sterke vermenigvuldiging zijn.

In een heldere discussie over groepsselectie moeten we een strikt onderscheid maken tussen twee varianten van groepsselectie.

- Evolutie van sociale groepen die behandeld worden als *"adaptieve eenheden waarvan de organisatie niet gereduceerd kan worden tot interacties tussen individuen."* (David Sloan Wilson⁴ en Sober 1994, p. 585). Aanhangers van groepsselectie gaan uit van deze interpretatie.
- Evolutie van sociale groepen, die weliswaar op groepsselectie lijkt, maar die te herleiden

is tot causale interacties door het gedrag van de deelnemende individuen.

De theorie van groepsselectie leidt tot twee problemen. (1) Wat is het causale mechanisme van deze 'natuurlijke rem op overbevolking'? (2) Individuen die niet aan die geboortebepaling meededen (*cheaters*), krijgen uiteindelijk meer nakomelingen en zouden zo binnen hun populatie de concurrentiestrijd winnen. Groepsselectie *"is niet in overeenstemming met bekende processen van natuurlijke selectie."* (Trivers 1971, p. 44).

De sociale insecten

Bij mieren- en bijenvolken (eusociale insecten) zijn er steriele kasten van werksters en soldaten. Dat was een probleem in theorieën over evolutie. Hoe kunnen er door natuurlijke selectie verschillende steriele kasten ontstaan, die immers hun eigenschappen niet op hun nageslacht konden overdragen. Darwin (1859, p. 235) vermeldde de sociale insecten als *"één speciaal probleem dat aanvankelijk onoplosbaar leek, en dat de doodsstek voor mijn hele theorie kon zijn."* Darwin heeft dit probleem niet echt opgelost. Bij de eusociale insecten hebben de steriele groepsleden niet de optie de groep te verlaten, en 'voor zichzelf te beginnen'. Sindsdien hebben de sociale insecten rondgespookt in theorieën over evolutie. In allerlei situaties offeren individuen bij sociale insecten hun leven gemakkelijk op voor de groep: hetzij bij de aanval op een indringer, of bij het afsluiten van een ingang van het nest, of als brug zodat leden van de groep water kunnen oversteken. Het verklaren van dit altruïsme was een probleem. Edward O. Wilson sloot in *Sociobiology* expliciet altruïsme t.o.v. nakomelingen uit in erfelijke modellen. *"Zelfopoffering ten gunste van de nakomelingen is altruïsme in de conventionele, maar niet in de strikt genetische betekenis, omdat de fitness van een individu gemeten wordt in het aantal overlevende nakomelingen."* (Edward Wilson 1975, p. 117). Richard Dawkins verwierp deze interpretatie. *"Er is nog een meer ernstige tekortkoming aan Wilsons definitie van verwantenselectie. Hij sluit weloverwogen nakomelingen uit: zij tellen niet als verwanten!"* Dawkins (1976, p. 102). Dawkins hoopte dat Edward Wilson deze opvatting zou herzien, maar in 2008 bevestigde Edward Wilson zijn oorspronkelijk opvatting: we hebben te maken met *"verwanten anders dan ouders en kinderen"* (Edward Wilson 2008). Als ouders en nakomelingen in erfelijke modellen als 'kin', gerekend zouden worden, zou dat leiden tot absurde conclusies zoals *"solitair gedrag kan alleen door verwantenselectie ontstaan."* Alleen groepsselectie zou deze problemen kunnen oplossen (Edward

⁴ Twee prominente deelnemers aan het debat hebben de achternaam Wilson: de mierendeskundige Edward Osborne Wilson, de schrijver van o.a. *Sociobiology*, en David Sloan Wilson, die al vele jaren groepsselectie benadrukt. Voor het onderscheid noem ik ook hun voornamen.

Wilson en Hölldobler 2005, Edward Wilson 2008, Nowak e.a. 2010). Een groep van 103 auteurs verwierp echter groepsselectie als verklarende principe (Abbot e.a. 2011), al claimden deze auteurs dat wel erg veel problemen door de theorie van *inclusive fitness* theoretisch en experimenteel opgelost zouden zijn (vergelijk tabel 1).

Mijn oplossing voor de evolutie van eusociale insecten

Een bijzonder kenmerk van eusociale insecten is de differentiatie tussen vruchtbare en niet-vruchtbare dieren. Ook in het lichaam van gewervelde dieren is er differentiatie tussen vruchtbare cellen (de kiemlijn, de geslachtscellen) en de andere cellen. Dieren hebben bijvoorbeeld spier- en zenuwcellen die zich niet voortplanten. Hoe is het mogelijk dat natuurlijke selectie dergelijke cellen voortbrengt die zich niet voortplanten? Het antwoord is: deze cellen dragen bij tot de overlevingsmachine voor de allelen van dit individu. De huid van zoogdieren bevat miljarden huidcellen. Onderdeel van de normale functie van huidcellen is dat ze doodgaan (geprogrammeerde celdood, apoptose); zo dragen huidcellen bij tot de overlevingsmachine van de allelen van het individu. Edward Wilson concludeert dat het leidt tot absurde conclusies, als ouders en nakomelingen in erfelijke modellen als verwanten gerekend worden. Nu zijn er twee mogelijkheden: of de modellen van *inclusive fitness* deugen niet, of ouders en nakomelingen zijn geen verwanten. Ik heb twee bezwaren tegen de *inclusive fitness* analyse van Hamilton ⁵.

- Hamilton (1964a) gaat uit van *inclusive fitness* als eigenschap van individuele dieren. Ik ben van mening dat evolutiemodellen alleen helder en consistent zijn, als ze uitgaan van de fitness van allelen.
- Hamilton (1964b) past zijn model van *inclusive fitness* ook toe op onvruchtbare kasten van insecten. Ik ben van mening dat verwantenselectie niet van toepassing is op onvruchtbare kasten.

Naar mijn mening kan het ontstaan van eusociale insecten het meest elegant verklaard worden door een kolonie op te vatten als een superorganisme (Moritz en Southwick 1992, Hölldobler e.a. 2009) dat onderhevig is aan gen-centrische selectie, waarbij de andere kolonies de concurrenten zijn (zie de volgende alinea). Zo'n superorganisme bestaat uit de koningin en al haar nakomelingen. De koningin heeft twee overlevingsmachines: haar eigen lichaam en alle werksters en soldaten. Als we

de kolonie als superorganisme opvatten, kan een honingbij die van bloem naar bloem vliegt, het best vergeleken worden met bijvoorbeeld een witte bloedcel in het bloed.

Hamilton heeft de *inclusive fitness* theorie ontwikkeld en hij heeft deze toegepast op de sociale insecten (Hamilton 1964b). Hij beschouwt dat als belangrijke steun voor zijn theorie. Het zou nogal ironisch zijn als mocht blijken dat theorieën van *inclusive fitness* juist niet van toepassing zijn op soorten met fertiliteit/steriliteit-differentiatie.

Superorganismen?

Het begrip 'superorganisme' wordt in allerlei betekenissen gebruikt (Moritz and Southwick 1992). Voor een bespreking daarvan moet het begrip 'individu' eerst helder zijn. Ik gebruik het woord 'individu' voor een afgegrensde eenheid, zoals één micro-organisme, plant, schimmel of dier. Ik gebruik het woord 'superorganisme' voor een afgegrensde groep individuen met vruchtbaarheids/steriliteit-differentiatie die bestaat uit de vruchtbare stichtster van de groep en haar nakomelingen. Daarmee is gedefinieerd welke individuen tot het superorganisme behoren, en is het superorganisme afgegrensd.

Het begrip 'superorganisme' wordt in de volgende betekenissen gebruikt.

- **Kolonie van eusociale dieren**, dat is een 'koningin' met haar nakomelingen. Alle leden van de kolonie zijn nauw verwant. Ik gebruik het woord 'superorganisme' alleen in deze betekenis.
- **Andere kolonies**, zoals bijvoorbeeld koraal. De individuen hiervan kunnen nauw of verder verwant zijn.
- **Symbiosevormen** zoals kortmossen, die uit verschillende niet-verwante soorten kunnen bestaan. Er zijn dan twee gescheiden replicatoren, en een overlevingsmachine die door twee verschillende soorten gemaakt is.
- **Individu met alle organismen die in of op hem leven**. De dieren, zoals we die macroscopisch waarnemen, dragen miljarden micro-organismen in en op zich mee (Gill e.a. 2006).
- **Populatie/volk**. De antropoloog Kroeber (1917) stelde voor om een mensenvolk als een superorganisme te beschouwen. De ecologen Allee (1931) en Emerson (1939) beschouwden een populatie dieren als een superorganisme (Mitman 1988).
- **Ecosystemen** bestaan uit de levende en levenloze dingen in een bepaald gebied. Deze worden vaak als een geheel beschouwd.

⁵ Deze bezwaren gelden niet voor de theorie van verwantenselectie (Maynard Smith 1964).

Systemen, subsystemen en biologische belangen

In de discussie over populaties, groepsselectie en superorganismen is het belangrijk de systemen en subsystemen te onderscheiden en de biologische belangen (als die er zijn) van de systemen en subsystemen.

- Bij een **kolonie van eencellige organismen** hebben de individuen geen gemeenschappelijke biologische belangen. Als de individuen erfelijk identiek zijn, hebben de individuen geen strijdige evolutionaire belangen. Wel is het mogelijk dat een individu 'voor zichzelf begint', en de andere individuen als concurrent behandelt.
- Bij een **meercellig organisme met weefseldifferentiatie** in kiemcellen en lichaamscellen hebben alle cellen dezelfde biologische belangen: het overleven en voortplanten van een individu. Afzonderlijke cellen kunnen niet overleven.
- **Cellen in opstand: kanker.** Bij een meercellig organisme met weefseldifferentiatie kan kanker ontstaan. De kankercellen zijn 'voor zichzelf begonnen'. De kankercellen hebben andere, tijdelijke belangen: het krijgen van zoveel mogelijk nakomelingen. De kankercellen en de intacte cellen zijn elkaars concurrent geworden. Ze blijven concurrent totdat (1) het individu overleden is, of (2) de kanker effectief bestreden/genezen is.
- **Eusociale kolonies - superorganismen.** Bij dieren die in een eusociale kolonie is er differentiatie tussen vruchtbare en steriele individuen. De vruchtbare en steriele individuen hebben dezelfde biologische belangen: het voortbestaan van de kolonie en de productie van vruchtbare mannetjes en vrouwtjes. De steriele individuen kunnen niet 'voor zichzelf beginnen': afzonderlijk kunnen ze niet overleven en voortplanten. Een systeem is een 'superorganisme' als het systeem uit subsystemen bestaat, die niet 'voor zichzelf kunnen beginnen' doordat ze voor hun overleven van elkaar afhankelijk zijn. De essentie is: de individuen binnen een superorganisme kunnen niet elkaars concurrent worden.

Overigens wordt het woord 'superorganisme' door anderen ook wel gebruikt voor populaties van individuen die ook afzonderlijke, verschillende biologische belangen kunnen hebben (Emerson 1939).

- **Planeet.** James Hutton (1785), de vader van de geologie, gebruikt als eerste de term 'superorganisme'; hij gebruikt die term voor de planeet Aarde. Een recente variant van deze opvatting is de Gaia-hypothese (Love-lock en Margulis 1974).

voor het voortzetten en oneindigheid van de soort, en met afkeer van gedachten over uitsterven."

Een kern van de evolutietheorie van **Charles Darwin** (1859) is dat individuen van een populatie elkaars concurrenten zijn. Incidenteel gebruikte Darwin nog de uitdrukking "*nuttig voor de soort*" (Darwin 1859, p. 44 en p. 223), hoewel dat eigenlijk strijdig met zijn eigen theorie is. Darwin spreekt vooral over het behoud van gunstige rassen, en het behoud van aangepaste eigenschappen. Na 1859 zou men eigenlijk niet meer over 'het behoud van de soort' moeten spreken, maar toch komt die uitdrukking nog verscheidene malen voor.

5. 'Het behoud van de soort'**Denkers tot en met Darwin**

In het teleologisch denken stelt men de vraag 'waar is het goed voor?' De instincten voor eten en verdedigen 'dienen' voor het behoud van het individu, en de instincten voor seks en moederzorg 'dienen' voor 'het overleven van de soort'. De uitdrukking 'voor het behoud van de soort' is een gangbare uitdrukking geworden.

- De filosoof **David Hume** beschreef dat mensen en dieren instincten hebben "*voor hun eigen behoud en de verbreiding van hun soort.*" (Hume 1739, boek 1, part 3, section 16,).
- De econoom en ethicus **Adam Smith** (1759, 2.1.): "*Dus zelf-behoud en de verbreiding van de soort zijn de grote doelstellingen die de Natuur voorgesteld heeft voor alle dieren. Mensen zijn begiftigd met een verlangen om die doelstelling te bereiken, en een aversie voor het tegenovergestelde, met een liefde voor het leven, en een afkeer van ontbinding, met een verlangen*

Latere denkers

- De vader van de psychoanalyse, **Sigmund Freud** (1915), sprak over "*de drift voor overleven en de drift om de soort te behouden*".
- De wiskundige en fysisch-chemicus **Alfred Lotka** (1922, p. 147) sprak over "*het richten van energie naar kanalen die het behoud van de soort bevorderen.*"
- De paleontoloog **Raymond Dart** (1925, p.199) sprak over "*waar bekwaam denken en handelen een overwegende rol speelde in het behoud van de soort.*"
- De etholoog **Konrad Lorenz** (1939, p. 69) sprak over "*Betekenisvolle bewegingen die*

gedifferentieerd zijn voor het behoud van de soort.”

- De kwantummechanicus **Erwin Schrödinger** (1944, p. 108) zei: “Egoïsme is voor een solitair dier een deugd voor het behoud en het verbeteren van de soort; in iedere gemeenschap wordt egoïsme een ondeugd.”
- De hersenonderzoeker **Paul MacLean** (1958) onderscheidde twee delen van ‘het limbisch systeem’: een deel voor ‘zelfbehoud’ en een ander deel voor het ‘behoud van de soort’. Deze tweedeling wordt niet meer aangehangen.
- Zelfs de etholoog **Niko Tinbergen** (1964, p. 206) formuleert het soms ongepast: “Een partij – de zender – verzendt een signaal, waarop de andere partij – de ontvanger – zo reageert dat het behoud van de soort wordt bevorderd.” Dit zou moeten zijn: “zodanig dat de allelen van de zender en ontvanger verbreid worden, zolang er eerlijke signalen worden verzonden.”

Hamilton schreef expliciet “zodra we pseudo-verklaringen gebaseerd op ‘het voordeel van de soort’ verwerpen.” (Hamilton 1964b, p. 19). “in mijn jeugd was het gebruikelijk om allerlei eigenschappen van organismen toe te schrijven “ten bate van de soort”, maar dat was natuurlijk tegen de relevante natuurwetten.” (Ghiselin 2005, p.128-129). Nu is de uitdrukking ‘voor het behoud van de soort’ vloeken in de kerk.

6. Het behoud van ecosystemen

Lange tijd was het ‘natuurlijk evenwicht’ een populair begrip in de ecologie (Zimmerman en Cuddington 2007). Een centrale vraag werd dan wie of wat dit evenwicht in stand houdt. Kandidaten daarvoor waren:

- God, maar God is geen onderwerp voor empirisch wetenschappelijk onderzoek;
- Gaia: “het leven ging de omgeving van de planeet beheersen, kort nadat het ontstaan was, en deze homeostase door en voor de biosfeer heeft sindsdien bestaan.” (Love-lock en Margulis 1974, p. 2). Dit is een merkwaardige zin waarbij abstracte begrippen (*life* en *biosphere*) als actor optreden; het is een ‘magische zin’ (hoofdstuk 7.3.).

Ook Darwin verwierp het idee dat individuen van één soort gedrag zouden vertonen ten gunste van leden van andere soorten en ten koste van zichzelf. “Het wordt wel beweerd dat dieren hun instincten hebben niet voor zichzelf of voor hun groep, maar ten gunste van andere soorten, al leidde dat tot hun vernietiging; men

beweerde wel dat vissen migreren, opdat ze een prooi werden voor vissen en andere dieren. Volgens onze theorie van natuurlijke selectie voor verandering van instinct tot het eigen voordeel, is dit onmogelijk.” (Darwin 1883, p. 377).

“Sommige natuurvorsers en ecologen die serieus over het evenwicht in de natuur hebben nagedacht, hebben enigszins mystieke super-organismen-concepten gepostuleerd. Zoals de algemene concepten zijn deze in de oudheid ontstaan, maar anders dan de algemene concepten, hebben zij slechts beperkte acceptatie gewonnen. Concepten over het Natuurlijk Evenwicht zijn minder belangrijk geworden met de komst van de professionele ecologie.” (Egerton 1973, p. 322). Tegenwoordig denken ecologen niet meer in termen van behoud van ecosystemen door natuurlijke processen. Er is evolutie van soorten, en daardoor veranderen ecosystemen, en er gebeuren soms rampen zodat ecosystemen ophouden te bestaan. ‘De natuur’ beschermt geen ecosystemen; hooguit doen natuurbeschermers dat af en toe. De Gaia-hypothese valt buiten de natuurwetenschap; het is buitenwetenschappelijk of bovennatuurlijk.

7. Besluit

Een gen-centrische benadering leidt tot simpele, elegante en toetsbare evolutiemodellen. In de evolutie is verbreiding van de eigen allelen relevant. Door verwanten te bevoordelen, werden de eigen allelen meer verbreid. Het bevoordelen van verwanten ten koste van zichzelf kan nuttig zijn in de evolutie. Verwantenselectie verklaart het ontstaan van het bevoordelen van verwante individuen. Maar met verwanteselectie kan men niet verklaren dat allerlei dieren incidenteel ook niet-verwante soortgenoten bevoordelen. Behalve verwantschap spelen ook andere relaties tussen dieren een rol in het overleven en voortplanten van de betrokkenen. Deze principes hebben consequenties voor het selectief bevoordelen of benadelen van individuen in de eigen groep (hoofdstuk 4.3.). Het sociaal-intelligent omgaan met de eigen belangen en mogelijkheden (hoofdstuk 3.5.) leidt tot bevoordelen van geselecteerde, niet-verwante individuen. De principes van verwanteselectie hebben ook consequenties voor positief en negatief sociaal gedrag (hoofdstuk 6.1.), en voor doodslag, moord en oorlog (hoofdstuk 6.2.).