

UITSTERWING IN DIE DIERERYK.

In die groot ontplooiingspatroon van die organismeryk is daar niks meer dramaties as die algemeenheid van die verskynsel van uitsterwing nie. Niemand is hiervan meer bewus as die paleontoloog nie want die aardkors is 'n ware dodehuis vir sowel spesies (en groter taksonomiese kategorieë) as indiwidue. Dit is egter maar eers sedert die dae van Cuvier (1769-1832), die vader van die paleontologie, dat hierdie historiese dokumente aanvaar is as die oorblyfsels van diere wat werklik eenmaal die aardoppervlakte bewoon het eerder as dat hulle blote betekenislose formasies is wat deur die Skepper daar geplaas is om die nuuskierige mensheid te mislei.

Uit die magdom van gegewens uit die paleontologie waarmee die omvang van die verskynsel van uitsterwing bewys kan word, wil ek net die volgende

in verband met die meer bekende diergroepe weergee soos dit met 'n vlugtige raadpleging van die literatuur opgesom kan word.

Die kaaklose visse bestaan uit 5 klasse, waarvan 4 slegs as fossiele bekend is terwyl van die 8 klasse van kaakdraende werweldiere 1 reeds geheel en al uitgesterf het. Die kaakdraende werweldiere sluit tans in:

a) die Elasmobranchiata of kraakbeenvisse waarvan 3 uit die 6 ordes uitgesterf is;

b) die Placodermi waarvan ál ses die ordes net deur fossiele verteenwoordig word;

c) die Actinopterygii waaronder die bekende beenvisse gegroeper word en waarvan 3 uit die 4 ordes, op 'n paar genera na, uitgesterf is;

d) die Choanichthyes, wat ook die bekende Selakantide insluit, wat op 4

genera na almal uitgesterf is;

c) die Amphibia met 4 subklasse waarvan 1, bestaande uit 4 ordes, totaal uitgesterf is;

f) die Reptilia waarvan nie minder as 14 uit die 17 ordes uitgesterf is nie;

g) die Voëls waarvan fossiele haas onbekend is;

h) die Soogdiere waarvan 14 ordes nog net in paleontologiese museums verteenwoordig word.

Op die niveau van die laer taksonomiese eenhede is die lys van uitgesterwe vorme nog indrukwekkender. Van die 16 spesies van seekoeie wat in die oertyd Madagaskar, Europa, Suidoos-Asië en die Britse eilande bewoon het, het nog net 2 oorgebly wat tans tot Afrika suid van die Sahara beperk is. Die kameelperde is deur die eeue heen deur 20 spesies verteenwoordig in Indië, Persië, Suid-Europa en Suid-Asië. Die enigste 2 lewende spesies word tans in Afrika aangetref. In Afrika, Indië suid van die Himalayagebergte en in die Oos-Indiese eilande kom nog net 5 renosterspesies voor teenoor die meer as 100 spesies wat reeds uitgesterf het en wyd verspreid was. Dieselfde geld vir die olifante waarvan vandag 2 lewende en 64 uitgesterwe spesies erken word en die walvisse met 135 lewende en 283 uitgesterwe spesies.

In die lig van hierdie gegewens verbaas dit geensins as Romer, nadat hy bereken het dat waarskynlik nie meer as 1% van die Tetrapoda van die middel-Mesozoikum vandag nog lewende

nakomelinge het nie, konkludeer dat uitsterwing die gemeenskaplike lotsbestemming van alle spesies is en voortbestaan eintlik die uitsondering is.

Vir die bioloog is die vraag na die oorsake van uitsterwing ruim net so belangrik as die probleem aangaande die ontstaan van soorte maar ten spyte hiervan is die lys van bronne wat uitsluitlik oor e.g. handel baie beperk vergeleke met die oor lg. Hierdie omstandigheid weerspieël nie noodwendig 'n verwaarlosing van die probleem nie maar eerder die uiters moeilike aard daarvan. Anders as by die afsterwe van 'n individu gaan dit hier om die verdwyning van hele bevolkings wat dikwels 'n geleidelike proses was wat oor 'n onberekenbare aantal jare gestrek het. Bowendien moet dit vir elke noukeurige waarnemer duidelik wees dat hier geen sprake van 'n universele oorsaak kan wees nie. Intendeel. As dit so was sou die meeste gevalle van uitsterwing hoegenaamd nie verklaar kan word nie. Uit die aard van die saak moet hier die gebeure van die verlede verklaar word op grond van omstandighedsgetuienis uit die hede waardeur die deure vir dwalinge wawyd oopgegooi word. 'n Blote opsomming van die moontlike oorsake sal al dadelik aantoon waarom baie verklaringspogings van 'n dekade of meer gelede vandag reeds net historiese waarde besit terwyl die beste pogings van vandag mank gaan aan beslistheid en volledigheid.

Ten einde 'n geheelbeeld te probeer verkry vat Simpson die talryke suggesties aangaande die moontlike indiw-

dule oorsake onder die volgende drie algemene teorieë saam: 1. Hipertelie, 2. Rasseniliteit, 3. Verlies van adaptasie.

Hipertelie.

Die kerngedagte hier is dat uitsterwing die resultaat is van 'n soort ontwikkelingsmomentum wat nie weer beëindig kan word nie. Dit is 'n suiwer meganistiese verklaringswyse wat die klassieke wette van meganiese beweging op biologiese prosesse van toepassing wil maak. Die sterkste pleitbesorger hiervoor was Abel wat soos volg gereedeneer het: Organismes funksioneer, funksionering is aktiwiteit, aktiwiteit is beweging, beweging wek momentum op en die momentum lei dan uiteindelik tot uitsterwing. Die dwaling hierin is so opvallend dat dit geen verdere bespreking regverdig nie, behalwe vir een aspek daarvan. Die gedagte dat evolusiemomentum nie-adaptiewe tendense by die dier so ver gevoer het dat dit tot uitsterwing sou gelei het, is so herhaaldelik uitgesprek en met so 'n magdom van veronderstelde voorbeelde bewys dat dit nie sommer maar net geïgnoreer kan word nie.

Die oorsprong van hierdie gedagterigting moet gesoek word in die waarneming dat die jongste verteenwoordigers van baie uitgestorwe groepe dikwels een of ander struktuur besit wat in ontwikkelingsgraad die perke van sy bruikbaarheid sodanig oorskry het dat dit nie alleen nutteloos nie maar selfs skadelik vir die besitter geword het. Vandaar die benaming hipertelie wat letterlik beteken dat die verandering te ver gevoer is. Die voorstanders van

hierdie teorie beweer dat ware hipertelie noodwendig tot nie-adaptasie uiteindelik tot uitsterwing lei. Klassieke voorbeelde van hierdie soort struktuur by uitgestorwe diere is die enorme wei van die Ierse elk, *Megaloceros*, verlengde dorsale stekels van sommige van die primitiewe reptielgroep, *Pelycosauria*, die uitermatig groot slagtande van die sabeltanddiere e.a. Om te verduidelik by gebrek aan 'n alternatiewe verklaring vir die uitsterwing van 'n bepaalde dieregroep die besit van sulke buitengewone strukture tot oorsaak van uitsterwing van daardie groep te verlen, is 'n gevaarlike sprong en wel om die volgende redes:

Dit het vir die sabeltanddiere, spyte van hierdie eienaardige slagtan volgens berekening soveel duisende eene geneem om uit te sterf, dat die vernietigingseffek van die tande nie te groot kon gewees het nie. Baie van tans lewende diere voer, ondanks besit van uitgesproke hiperteliese strukture soos die stertvere van poue, horings van sommige kewers, horingagtige slagtande van *Babirussa* e.a., 'n volk suksesvolle bestaan. Sommige walvisse is, t.o.v. hulle grootte, die mees hiperteliese van alle diere en moes derhalve volgens hierdie teorie, lankal uitgestorwe gewees het. Geen wonder dus dat Rensch verklaar het dat in talryke gevalle rasse uitsterf sonder dat dit onder hulle laaste verteenwoordigers enige soort van patologiese of degeneratiewe veranderinge waargeneem is word.

'n Noukeurige analise van byna hierdie nie-adaptiewe hiperteliese str

ture en kenmerke het aan die lig gebring dat, indien nie almal nie, dan tog die meerderheid besliste nuttigheids-waarde besit, so nie in die volwasse toestand nie dan wel in een of ander groei-stadium.

Rasseniliteit.

Hierdie term is selfverklarend want dit gaan uit van die veronderstelling dat bevolkings, net soos individue, geleidelik verouder met toenemende verlies van vitaliteit wat uiteindelik tot uitsterwing lei.

Aan paleontoloë is dit goed bekend dat die laaste verteenwoordigers van 'n bevolkingsreeks dikwels buitengewoon hipertelies is en dat die uitsterwing van so 'n reeks dikwels voorafgegaan word deur 'n uitbarsting van variasie, degenerasie en afwykende nie-adaptiewe vorme. Uitgaande van die veronderstelling dat seniliteit die oorsaak van uitsterwing is, word hierdie genoemde verskynsels as maatstawe en bewyse van seniliteit beskou. Afgesien van die omstandigheid dat dit 'n sirkelredenasie is, is daar ook ander besware teen hierdie standpunt. As algemene beswaar moet daarop gewys word dat dit eintlik logies is dat, in 'n groep wat hoegenaamd verander, die laaste verteenwoordigers meer sou verander het as die eerste, ongeag wanneer uitsterwing intree.

Die geldigheid van die hopitese word gewoonlik gestaaf deur te verwys na die Ammoniete, 'n uitgestorwe suborde van die Cephalopoda, wat die seniele kenmerke hierbo genoem in oorvloed vertoon. Daar is egter herhaaldelik aangetoon dat by die Ammoniete i)

seniele vorme reeds baie lank voordat uitsterwing ingetree het begin optree het; ii) besondere groepe waar seniele vorme die volopste is juis getel word onder daardie groepe wat die langste bestaan het; iii) seniele vorme dikwels gedurende baie lang periodes nie alleen baie volop nie maar tewens opvallend suksesvol was; iv) sommige veronderstelde degeneratiewe seniele tendense besliste adaptiewe waarde besit het; v) normale, d.w.s. jeugdige, groepe tot aan die end van die ammonietgeskiedenis bly voorbestaan en saam met hulle skynbaar seniele verwante uitgesterf het. Die besware hierbo genoem teen die sogenaamde seniliteit van die Ammoniete geld ook elke ander veronderstelde geval van rasseniliteit soos bv. dié van die Dinosauria e.a.

Uitbarstings van eienaardige vorme wat, as die groep waarin hulle voorkom 'n uitgestorwe een was, sekerlik as bewys van seniliteit beskou sou gewees het, tree op by groepe wat nie alleen tans leef nie maar trouens floreer. Die resente kewers byvoorbeeld moet, kragtens die aanvaarde maatstawe vir seniliteit, as net so hipertelies en verouderd as die Ammoniete of enige ander uitgestorwe groep beskou word. Nogtans moet die kewers onder die suksesvolste diergroepe in die wêreld beskou word en dit sou belaglik wees om te beweer dat hulle op die drempel van uitsterwing staan.

Verlies van adaptasie.

Die modernste en trouens ook mees bevredigende verklaring vir die verskynsel van uitsterwing is naamlik dat dit die resultaat is van die versteuring

van die voordelige wisselwerking tussen die organismes wat 'n bevolking uitmaak en hulle omgewing — dus 'n onvermoë by die bevolking tot adaptiewe reaksie.

Adaptasie of aanpassing is 'n uiters ingewikkelde harmoniese tweerigting-aansluiting tussen 'n bevolking en sy omgewing. Die omgewing is die produk van die wisselwerking van so 'n ingewikkelde en uiteenlopende reeks van kragte en faktore, wat nooit werklik dieselfde vir enige twee agtereenvolgende momente is nie, dat dit alle pogings tot bevredigende omskrywing uitdaag. Daarom sluit adaptasie in alle gevalle noodwendig 'n sekere omvang van verdraagsaamheid in by die bevolking vir die veranderinge in die omgewing. Wanneer, soos byna altyd vroeër of later gebeur, die omgewingsveranderinge die vroeëre grense van verdraagsaamheid van die bevolking oorskry dan miet een van twee dinge gebeur: a) Die bevolking mag verander op so 'n wyse dat óf aangepastheid aan die omgewing gehandhaaf word óf 'n nuwe aangepastheid bereik word of b) die betrokke bevolking mag onveranderd bly of nie voldoende verandering ondergaan nie sodat die aangepastheid verlore gaan. Dit, in eenvoudige taal, is die mees algemene oorsaak van uitsterwing. Die enigste alternatiewe oorsaak van uitsterwing is die verlies van bestaande aangepastheid deur die optrede van bepaalde soorte onvoordelige genetiese veranderinge.

Die materiaal wat nodig is vir adaptiewe veranderinge in 'n bevolking is a) reeds geopenbaarde variasie, b) opge-

hoopte potensiële variabiliteit en c) nuwe mutasies. Klaarblyklik sal 'n omgewingsverandering gevolg word deur verlies van adaptasie as i) die geopenbaarde variasie nie voldoende of geskik is nie, ii) as die geskikte potensiële variabiliteit nie bestaan of nie vinnig genoeg tot uiting kom nie en iii) as geskikte nuwe mutasies nie voorkom nie of nie vinnig genoeg in die bevolking vasgelê word nie.

Die probleem aangaande die oorsake van uitsterwing het dus, volgens hierdie hipotese, in werklikheid twee aspekte nl. dié van die omgewingsverandering en dié van verlies van aangepastheid. Dit is bv. volkome waar dat uitsterwing byna sonder uitsondering met 'n verandering van die omgewing gepaard gaan maar dit is ook net so waar dat uitsterwing nooit intree sonder 'n onvermoë tot reaksie in die bevolking wat geaffekteer word nie. Omgewingsveranderinge is nie die oorsaak van die onvermoë tot adaptasie van die bevolking nie en gaan tewens nie eers altyd met uitsterwing gepaard nie. Trouens, twee bevolkings mag aan dieselfde omgewingsveranderinge onderhewig wees — die een mag uitsterf terwyl die ander suksesvol mag voortbestaan. So het die perde in Noord-Afrika uitgesterf terwyl die bisons wat saam met die perde geleef het en 'n opvallende adaptiewe eendersheid besit het, bly voortbestaan het. Dit word differensiële uitsterwing genoem. By enige verklaring van 'n besondere geval van uitsterwing is dit dus noodsaaklik dat twee dinge gespesifiseer moet word nl, i) die pertinente verandering wat in die omgewing ingetree

het en ii) welke faktore in of eienskappe van die bevolking 'n genoegsame adaptiewe verandering voorkom of onmoontlik gemaak het.

Sommige omgewingsveranderinge van die verlede het natuurlik so vinnig ingetree en was so monsteragtig dat dit vir die getrefde bevolkings onmoontlik was om betyds hierby aangepas te raak. Dit is waar van haas elke geval van uitsterwing wat ondersoek kon word terwyl dit aan die gang was. In die meerderheid van gevalle is hierdie veranderinge op 'n verskeidenheid van maniere deur die mens teweeggebring, soos deur die invoer van mededingers (bv. konyne in Australië) of predatore (ichneumons in Wes-Indië). (Soortgelyke invalle het in die verlede natuurlik ook spontaan sonder die toedoen van mense plaasgevind). Nog meer drasties was die magtige katastrofes soos vulkaniese uitbarstings ens. waardeur, in 'n baie kort tyd, hele bevolkings uitgewis is maar sodanige uitbarstings was meestal gelokaliseer en slegs bevolkings met 'n beperkte verspreiding kon op hierdie wyse uitgewis word. Dit wil voorkom asof sulke vinnige nie-differensiële uitsterwings soos die laasgenoemdes in die verlede taamlik algemeen voorgekom het.

Die soorte omgewingsveranderinge wat by uitsterwing betrokke mag wees is waarlik legio en is nie naastenby so skouspelagtig soos die wat reeds hierbo genoem is nie. Ter illustrasie kan hier hoogstens 'n paar van die bekendste opgenoem word.

Veranderinge in die biotiese omgewing wat veral tot uitsterwing sou kon

gelei het, afgesien van die vermeerdering en verspreiding oor die aardbol van die mens wat 'n allerbelangrikste rol in hierdie verband gespeel het, sluit in die tevoorskyn treding, deur migrasie, van nuwe mededingers, predatore en patogene organismes, die verdwyning van bepaalde soorte plant- en diervoedsel, ens. Betreffende al hierdie veranderinge is daar in Suid-Afrika self 'n oormaat van bewyse te vind. Die belangrikste hiervan is seker die noodsaaklikheid waarom nasionale parke en 'n afdeling vir natuurbewaring in die lewe geroep moes word. Wie sou bv. ooit kon dink dat die bekende boerevyand, die rooijakkals, indirek deur die boer self gedwing is om 'n skaapvanger te word omdat laasgenoemde sy natuurlike prooi op so 'n groot skaal uitgeroei het? Ons inheemse swartrot is reeds, deur kompetisie met die ingevoerde Oosterse bruinrot, tot 'n groot mate verdring. Die stryd teen nagana of slaapsiekte onder die antelope wat deur 'n patogene eensellige diertjie veroorsaak word is in ons dag algemene kennis.

Ewe belangrik, maar waarskynlik moeiliker om vas te stel, is die veranderinge in die fisiese omgewing waaronder die bekendste daardie faktore is wat saam die klimaat van 'n gebied uitmaak maar baie meer as net klimaatsfaktore insluit. Trouens, die skouspelagtigste veranderinge van die verlede het juis t.o. v. hierdie faktore ingetree. Die moontlike rol van die ystydperke en tydperke van verhoogde vulkanisme is welbekend en spore daarvan is ook in Suid-Afrika te vind.

Die styging of daling van kontinente mag gelei het tot die vorming of verbreking van landbrûe waardeur die migrasies van vyandige kompeterende bevolkings moontlik gemaak of verhinder kon word het óf waardeur bepaalde bevolkings in beperkte gebiede soos bv. eilande geïsoleer kon geraak het. Sodanige beperking van habitat intensifiseer die kompetisie en lei dikwels tot die uitsterwing van die swakker toegearuste groepe.

'n Paar fossiele soutwaterskulpe soos **Eurydesma** en **Conularia** en die fossiele marine reptiel, **Mesosaurus**, is vandag getuieis van die tydelike instroming in die Suid-Afrikaanse Karookom van die westelike see kort nadat die ysvelde vanweë die verhoogde temperatuur gesmelt het.

'n Verhoogde voggehalte strem die groei van sekere grassoorte wat vir 'n groot verskeidenheid van weiende diere as voedsel dien. Daarteenoor bevorder dit die groei van sekere giftige plante en stimuleer dit die toename van insekplae. Dit begunstig die ontstaan van bosstreke wat tegelykertyd die migrasie van sommige diere beëindig en die migrasie van semiarboreale roofdiere meer moontlik maak.

'n Afname in die vogtigheidsgraad, daarenteen, verander ook die aard van die voedsel, verhoog die duur en strafheid van droë seisoene, verwyder bosversperrings waardeur die instroming van kompeterende hordes vergemaklik word. Dit was bv. verantwoordelik vir die uitsterwing van die Noord-Amerikaanse Primates gedurende die Oligoseen en vir die omskepping van wat in geologiese tye 'n subtropiese lushof

moes gewees het tot die onherbergsame Saharawoestyn van ons dag.

Uit die voorafgaande oorsig blyk dit dat uitsterwing meer algemeen gedurende sommige tydperke as gedurende ander was en dat dit herhaaldelik sodanige hoogtes bereik en soveel verskillende diergroepe beïnvloed het dat hier nie sprake van toeval kan wees nie. As dit nie so was nie kon die ontplooiing binne die organismeryk moontlik lankal vertraag geword het of selfs tot stilstand gebring gewees het. Dit vorm alles deel van die Raadsplan van die Skepper en Onderhouer van alle dinge waarvan ons nog maar baie min verstaan want behalwe vir die gevalle van opvallende kompetisie en sommige uitsterwings wat lyk na sekondêre effekte van die verdwyning (uitsterwing) van die voedselvoorraad, bly dit 'n tragiese feit dat die uitdruklike aanwysing van die onmiddellike oorsake van besondere gevalle van uitsterwing byna altyd onoortuigend is. Hoogstens kan gesê word dat almal die resultaat was van mislukte aanpassings aan veranderde omgewings-toestande maar die eerlike paleontoloog kan in baie min gevalle selfs 'n poging aanwend om te sê presies wat verander het en presies waarom aanpassing misluk het. In die aangesig van hierdie uiterste kompleksiteit van die moontlike veranderinge en adaptiewe reaksies en die onwaarskynlikheid dat een duidelik omskryfbare faktor alleen werksaam was, en die verdere omstandigheid dat baie van die faktore selde of ooit in die fossielerekord opgespoor kan word, is dit dan ook nie verbasend nie.

J. A. VAN EEDEN.

P.U. vir C.H.O.