

H.C.D. de Wit

Ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie

Deel 2a



Pudoc Wageningen 1989

im = 158540

De Ontwikkelingsgeschiedenis van de Biologie is uitgegeven in 2 delen. Deel 1 behandelt: I. De eerste zes eeuwen, II. Van Theophrastos tot de sluiting van de Akademia (529), III. Middeleeuwse biologie, IV. De Late Middeleeuwen en de Renaissance, V. Anatomie tot de 18e eeuw, VI. De fysiologie tot de 18e eeuw. Deel 2 bestaat uit de banden 2a en 2b. Deel 2b beschrijft: X. De systematiek of taxonomie, XI. De biologie van de ziel, XII. Palaeobiologie en evolutie. Tevens zijn in deel 2b de literatuurlijst, het personenregister en het onderwerpenregister opgenomen.

CIP-Gegevens Koninklijke Bibliotheek, Den Haag

Wit, H.C.D. de

Ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie /

H.C.D. de Wit. – Wageningen : Pudoc

Dl. 2a. – III.

ISBN 90-220-0974-2 geb.

SISO 571 UDC 57(091) NUGI 821

Trefw.: biologie; geschiedenis.

ISBN 90 220 0974 2

NUGI 821

© Dr. H.C.D. de Wit, Heelsum, 1989.

Niets uit deze uitgave, met uitzondering van titelbeschrijving en korte citaten ten behoeve van een boekbespreking, mag worden gereproduceerd, opnieuw vastgelegd, vermenigvuldigd of uitgegeven door middel van druk, fotokopie, microfilm, langs elektronische of elektromagnetische weg of op welke andere wijze ook zonder schriftelijke toestemming van de uitgever. Voor alle kwesties inzake kopiëren uit deze uitgave: Stichting Reprorecht, Amstelveen.

Gedrukt in Nederland.

*Opedragen aan mijn ouders
die mij mijn weg vrij lieten kiezen
en het mij mogelijk maakten hem te gaan*

Inhoud

Voorbericht bij deel 2

IX

VII. Anatomie en fysiologie vanaf de 18e eeuw

1. Leibniz vernieuwt de <i>causa finalis</i>	417
2. Boerhaave, leermeester van Europa, en tijdgenoten	423
3. Twee leerlingen van Boerhaave: Gaub en Von Haller	430
4. Irritabiliteit, sensibiliteit en de <i>anatomie animata</i>	432
5. Lucht en water, en de grondstoffen van 'leven'	437
6. De nadagen van de alchemie	441
7. Lavoisier verjaagt het flogiston	445
8. Biofysica en biochemie vervangen de bio-alchemie	450
9. De Verlichting begint in Engeland; Locke tot Newton	455
10. Strijdlustige biologie in het Verlichte Frankrijk; Voltaire	463
11. Diderot maakt dode materie levend; de <i>Encyclopédie</i>	466
12. Tijdgenoten en tegenspelers van Diderot	471
13. De grimassen van La Mettrie	474
14. Rousseaus voorlichting van dames	477
15. In Duitsland wijst Kant de biologie haar werkterrein	480
16. Plantenfysiologie tot <i>Vegetable Staticks</i> (1727)	486
17. Stephen Hales begint de nieuwe fysiologie	492
18. Licht, lucht en de sapstroom; Duhamel	495
19. Ingen Housz ontdekt de fotosynthese en blijft het flogiston trouw	497
20. Zwitsers plantenfysiologisch onderzoek; Senebier en De Saussure	500
21. Wijnranken illustreren de ontwikkeling van het biologisch denken	505
22. Dutrochet elektrificeert het leven der planten; osmose	506
23. Geboorte van de biologie als specialisme	509
24. Fysiologische planten-anatomie in Duitsland (eerste helft 19e eeuw)	510
25. Plantenfysiologie en -anatomie omstreeks 1840	514
26. Zoölogische anatomie in Engeland en Schotland (18e eeuw)	525
27. Zoölogische anatomie in Frankrijk (17e en 18e eeuw)	528
28. Vicq d'Azyr zoekt een synthese	531
29. Een bloemlezing uit de 18e- en vroeg 19e-eeuwse dieranatomie	533
30. Vezels	541
31. Begin en einde van de levende natuur: vezels, levend en dood	545
32. Cellen	550
33. De aanloop naar de celtheorie	556
34. Schleiden en Schwann formuleren de celtheorie	558

35. De celtheorie; Purkinje tot Hofmeister	560
36. Vitalisme in Frankrijk (18e en 19e eeuw)	565
37. Claude Bernard ontmoet Aristoteles	571
38. Duits vitalisme; het piëtistische vitalisme van Hoffmann	575
39. Het dynamische vitalisme van Blumenbach	578
40. Elektro- en psycho-vitalisme; Reil en Verworn	581
41. Driesch brengt Aristotelisch vitalisme tot nieuw leven	584
42. Freiherr Justus von Liebig ontwerpt een synthetische levenskracht	587

VIII. *Bevruchting, voortplanting en erfelijkheid*

1. Meninge over bevruchting en vererving tot Aristoteles	593
2. Bevruchting en erfelijkheid volgens Aristoteles	598
3. Kosmisch zaad en voorbestaan	607
4. In de 17e eeuw maken levende wezens zichtbaar wat was, wat is en wat worden zal	613
5. Panspermie: Redi ontkent, Hartsoeker bevestigt en Buffon componeert	616
6. Erfelijkheid beoordeeld in de eerste twee eeuwen van onze jaartelling	619
7. Bestuiving, vruchtzetting en geaardheid; van Theophrastos naar Cesalpino	621
8. De Réaumur, een voorbeeldige 18e-eeuws christelijke natuuronderzoeker	626
9. Maupertuis en het instinct van de materie	634
10. De geschiedenis van de zaaddiertjes	640
11. Bestuiving, bevruchting en kruisingen in de 18e en 19e eeuw	650
12. Bevruchtend stuifmeel en bastaardering: Kölreuter	654
13. Sprengel onthult het grote geheim der Natuur	659
14. Bloembioïologie tijdens en na Darwin	663
15. Hofmeister bewijst door de bevruchting de samenhang van het plantenrijk	665
16. Stuifmeelkorrels in de 18e en 19e eeuw	669
17. Darwin over stuifmeel en evolutie	675
18. Bevruchting	678
19. Bevruchting bij Lagere Planten: Pringsheim en de metafysica	679
20. O. Hertwig ontdekt de dierlijke kernfusie	680
21. Strasburger en tijdgenoten: de bevruchtingscytologie	682
22. De ontdekking van het geslachtschromosoom	689
23. Guignard en Nawashin ontdekken de 'dubbele bevruchting' van Bedektzadigen	689
24. Van Mendel naar De Vries: de mutatietheorie	694

IX. *Embryologie en morfologie*

1. Ontwikkeling van de Westerse embryologie	704
2. Fragmenten van vroege bedenksels; het magisch links en rechts	705
3. Hippokratische embryologie en gezinsplanning	708
4. Aristoteles, grondlegger van de embryologie	712
5. Embryologie in Alexandrië (3e eeuw v. Chr.)	727

VIII

6. Embryologie volgens Galenus (2e eeuw na Chr.)	728
7. Middeleeuwse embryologie: Galenus tot Aranzio	731
8. Italië neemt het initiatief voor een nieuwe embryologie	736
9. Harveys vergelijkende embryologie	748
10. Embryologica van Descartes	754
11. God, de levende natuur en Robert Boyle	757
12. Oorsprong en ontwikkeling van de preformatie tot na de Middeleeuwen	758
13. Preformatie in de 17e en 18e eeuw; emboïtement	762
14. De preformatie wordt door Leibniz' toedoen een hartverheffende theorie	766
15. Vallisnieri bekeert zich tot het ovisme	767
16. Spallanzani's kikkers lappen de zaadlucht aan hun laars	768
17. Albrecht Von Hallers na ampel beraad begane vergissing	770
18. Monaden, moleculen en mallen; Buffon en Bonnet	772
19. Caspar Friedrich Wolff en de vis essentialis	780
20. Tussen Wolff en Von Baer, of de Naturphilosophen en de embryologie	784
21. Op zoek naar het planteëmbryo	789
22. Von Baer en zijn tijdgenoten: de ontwikkeling van het zoogdier	792
23. Gevolgen van het Darwinisme voor de embryologie	799
24. Experimentele embryologie	803
25. Situatieschets van de 20e-eeuwse embryologie ten behoeve van biologen	812
26. De vorm van levende wezens	813
27. Plantenmorfologie volgens Theophrastos en Albertus Magnus	820
28. Cesalpino en Jung ontwikkelen de plantenmorfologie	824
29. Linnaeus en de theoretische plantenmorfologie	828
30. Goethe's idealistische morfologie	830
31. Stufmeel aanleiding tot stoffige discussies	838
32. Een nabeschouwing over Goethe's morfologie; de 'Spiraltendenz'	840
33. Romantische morfologie in Frankrijk: Étienne Geoffroy Saint Hilaire en zijn leerlingen	844
34. Plantenmorfologie naast en na Goethe (19e eeuw)	850
35. Slotaantekeningen	861

Voorbericht bij deel 2

Wat toelichting bij het verschijnen van deel 2 van *Ontwikkelingsgeschiedenis van de Biologie* is gewenst. De splitsing van het tweede deel in deel 2a en 2b was geboden vanwege de onvoorziene grote omvang.

De volgorde van de hoofdstukken zoals aangekondigd in 1982 (Woord vooraf bij het eerste deel, p. X) heb ik gewijzigd op wens van de uitgever en op eigen initiatief. Het werd VII Anatomie en fysiologie vanaf de 18e eeuw, VIII Bevruchting, voortplanting en erfelijkheid, IX Embryologie en morfologie, en vervolgens voor deel 2b, X Taxonomie, XI Biologie van de ziel en XII Palaeobiologie en evolutie. De Cel verdween als hoofdstuk en de inhoud werd opgenomen in andere hoofdstukken. Het hoofdstuk Biogeografie en Oecologie bleef achterwege. Op dringend advies liet ik de *Summa Biologiae* ook verdwijnen, maar voegde als kleine troost een paar slotopmerkingen toe als epiloog. Verwijzingen in het eerste deel naar de hoofdstukken in het tweede bleven in de regel doeltreffend omdat de hoofdstuknummering meestal niet veranderde, maar er zijn enige uitzonderingen.

In tegenstelling tot zo niet alle, dan toch verreweg de meeste ooit geschreven algemene overzichten van de historische biologie, heb ik een hoofdstuk aan de Biologie van de ziel gewijd. Al meer dan een eeuw geleden werd de verbanning van de ziel uit de natuurwetenschappen voor vrijwel alle natuuronderzoekers een voldongen feit. Niettemin werd de ziel gedurende vijftientig daaraan voorafgaande eeuwen beschouwd als de voornaamste oorzaak van het ontstaan en bestaan, de vorming en het functioneren van levende organismen. Een biologiegeschiedenis die naar een afspiegeling zoekt van de kennis van en de opvattingen over levensverschijnselen – ook al is een objectief verslag onmogelijk – zal toch een benaderend natuurgetrouw beeld nastreven en moet dan recht doen en ruimte laten aan vroegere inzichten. Een hoofdstuk over zielbiologie is dus onmisbaar.

Evenals in deel 1 zijn de woorden van boektitels, ter wille van de duidelijkheid, voorzien van een beginkapitaal. De afkorting p. verwijst naar een pagina in mijn boek, terwijl een paginanummer in een andere publikatie wordt voorafgegaan door een dubbele punt (:).

Het register en de definitieve literatuurlijst, toegezegd in deel 1 (Woord vooraf), staan aan het slot van deel 2b. De literatuurlijst vermeldt slechts de auteurs en titels die in de tekst al te summier worden aangeduid om de betreffende publikatie gemakkelijk te kunnen vinden, en geraadpleegde publikaties die in de tekst niet bij name worden genoemd.

Aan persoonsnamen die ik in 1982 dankbaar in herinnering bracht, voeg ik die van J.W. Mugge toe, fotograaf van de Vakgroep Plantentaxonomie, die het reproductiewerk voor de illustraties toegewijd verzorgde. R.J.P. Aalpol (namens Pudoc), G. Boelema (namens de vriendschap) en C.T. de Groot (namens de Vakgroep) begeleidden mij bij het werk, streng, geduldig en vriendelijk, juist zoals ik het nodig had. Professor A. Baudière (Université de Toulouse) hielp mij al die jaren met literatuur en discussie.

Intussen verloor het Biohistorisch Instituut te Utrecht zijn zelfstandigheid (mevr. L.M.J. Hielkema bleef behulpzaam), de Bibliotheek van Teylers Stichting te Haarlem werd gesloten maar heropend op een kier, het International Documentation Centre in Zug/Leiden raakte in benarde omstandigheden maar hielp mij toch snel en goed.

Deze signalen betekenen dat het nu geraden is een overzicht van de biologie van vroeger samen te stellen en te publiceren, nu het nog uitvoerbaar is. Er is meer dat wijst op het einde van een cultuurperiode waarin biologie als een wetenschap van hoog niveau beschouwd werd. De lotsbestemming van de taxonomie is illustratief.

De taxonomie nam van oudsher deel aan de opzet van ieder onderzoek over levende wezens, experimenteel en theoretisch, en aan de besluitvorming ontstaan uit zulk onderzoek. Taxonomie was een hoeksteen voor de ontwikkeling van de biologie.

In de 20e eeuw steunen de machthebbers, machtiger dan ooit, de ontwikkeling die in de 19e eeuw vaart kreeg: voor een vruchtbare bestudering van organismen en het verschijnsel 'leven' is onderzoek van dode materie zo niet de volstrekt enige, dan toch verreweg de beste weg. Waarneming en overweging, onderzoek zonder een gekozen, storende ingreep in het natuurlijk beloop, ontzegt men diepgang. Deze vormen van biologie worden beschouwd als 'natuurlijke historie'; als vakgebieden zijn ze in de staatshuishouding nog juist toelaatbaar indien ze economisch en politiek profijtelijk zijn. Binnen de laat-20e-eeuwse maat- en wetenschappelijke verhoudingen en mogelijkheden wil dit zeggen dat zij gewoonlijk het veld moeten ruimen of stil in een hoekje mogen staan.

Volgens de thans heersende opvattingen rust de wetenschap over de levende materie slechts op kennis van de dode. Biologie werd reeds, of moet zo snel mogelijk worden, de fysica, chemie en wiskunde van dode materie.

Deze wezenlijke herstructurering van de Westerse levenswetenschappen impliceert o.m. een degradatie van de taxonomie. Wie de tekenen des tijds verstaat zal begrijpen hoe bijvoorbeeld in Nederland de schipbreuk van de taxonomie binnen de universiteiten van Amsterdam, Groningen en Utrecht geen krimp of kramp is, maar een vonnis. Het Laboratorium voor Plantentaxonomie te Wageningen, de geboortegrond en ankerplaats van mijn ontwikkelingsgeschiedenis, zal het pad moeten volgen dat de meeste zusterinstituten in binnen- en buitenland al moesten inslaan. Na de 19e en 20e eeuw – Middeleeuwen van het orthodoxe materialisme – volgt de 21e. Dan zou een Renaissance in de republiek der natuurwetenschappen de inhoud en reikwijdte van de biologie kunnen erkennen. Biologie in volle omvang is de schakel tussen de levende mens en de levende natuur. Door zo'n ontwikkeling zou de taxonomie, logos van het leven, zijn natuurlijke plaats hervinden.

De Landbouwhogeschool gaf zes jaar geleden steun voor de uitgave van de Ontwikkelingsgeschiedenis van de Biologie, en de Landbouwuniversiteit heeft die toezegging, ofschoon dit meer vereiste dan aanvankelijk nodig scheen, onvervaard gehonoreerd.

Pudoc hield stand, in weerwil van barre tegenwind, kortom, men liet mij niet in de steek en ik ben diep erkentelijk.

H.C.D. de Wit
winter 1988

VII. Anatomie en fysiologie vanaf de 18e eeuw

1. *Leibniz vernieuwt de causa finalis*

Tegen het einde van de 30-jarige oorlog (1618–1648) werd Gottfried Wilhelm Leibniz geboren (1646, Leipzig – 1716, Hannover). Vijftien jaar oud ging hij in Leipzig studeren en binnen twee jaar had hij Grieks en Latijn in woord en geschrift ter beschikking, de klassieke literatuur gelezen, de wijsbegeerte en in het bijzonder de scholastiek van de Middeleeuwen bestudeerd. In latere jaren werd hij een kenner van de Chinese cultuur. Na filosofie te Leipzig studeerde hij in Jena wiskunde en aan de universiteit van Altdorf (die in de 17e eeuw in het Duitse taalgebied het hoogst aangeschreven stond) rechten en scheikunde. Op 23-jarige leeftijd was hij een universeel geleerde en wilde in Leipzig, zijn geboortestad, promoveren. Daar kon de echtgenote van de dekaan leeftijd wel, maar genialiteit niet nauwkeurig bepalen en dientengevolge werd Leibniz ‘wegens zijn jeugd’ de doctorshoed geweigerd. Altdorf daarentegen verleende het doctoraat dadelijk en bood hem tegelijkertijd een leerstoel aan. Leibniz weigerde. Hij was opgegroeid in een verwoest en ontwricht land en had besloten zijn leven te wijden aan herstel, verzoening en verdraagzaamheid, aan toenadering tussen de kemphanen. Een van zijn bijdragen daartoe was in zijn jonge jaren het ontwerpen van taalvormen die mensen overal ter wereld in staat zouden stellen elkaar te verstaan.

Overtuigd dat godsdienstige naijver de 30-jarige oorlog veroorzaakt had en dat verschil in geloof nooit meer aanleiding mocht zijn tot zulke rampen, aanvaardde hij een plaats aan het hof van de keurvorst van Mainz om door politieke invloed bruggen te kunnen slaan. Binnen enkele jaren bekleedde hij een leidende positie op het vasteland van Europa, als geleerde en als politicus.

Hij vertegenwoordigde de keurvorst van 1672–1676 te Parijs – het voornaamste Europese centrum van wetenschappen – en toen Lodewijk XIV overwoog een veldtocht tegen de Lage Landen en Duitsland te ondernemen, adviseerde Leibniz hem liever Egypte te bezetten. Die gedachte zou Napoleon, veel later, gestalte geven. In 1676 werd Leibniz bij de Hertog van Hannover Hofrat en bibliothecaris.

Ik heb Leibniz’ biografische gegevens enige aandacht gegeven omdat zijn levensloop zo treffend zijn wetenschap karakteriseert.

Tijdens zijn studententijd was hij Cartesiaan (p. 281, 384), later zou hij Descartes bestrijden. In 1663 verklaarde hij nominalist te zijn; nominalisme leert dat de dingen zelf en individueel werkelijkheid zijn, onze eerste werkelijkheid. Uit waarnemingen leiden wij door logische overwegingen algemene, abstracte waarheden af, *universalia*. Voor die gevolgtrekkingen is ervaring de leidsman en de rede diens metgezel (*duce experientia, comite ratione*). Volgens die redenering zijn *universalia* door mensen bedachte begrippen, meer niet. Welke bezwaren ook tegen nominalisme ingebracht kunnen worden, de theorie voor-

komt fanatisme. Veertig jaar later verving Leibniz het nominalisme door een religieus rationalisme en erkende hij ronduit, dat geen bestanddeel van de natuur ooit geheel begrepen zal kunnen worden. Het is een uitspraak die aan Newton (p. 284) herinnert. De ontwikkelingsgang van Leibniz' denken over de natuur is dezelfde als van veel natuuronderzoekers sinds Anaxagoras.

De in zijn tijd gebruikelijke wetenschappelijke contacten bracht Leibniz tot de hoogste ontplooiing: hij was een ongeëvenaarde brievenschrijver. Per brief wisselden de 17e-eeuwse geleerden uitvoerig van gedachten over ontdekkingen, eigen interpretaties en die van anderen, zowel onderling als met iedereen die even warm als zijzelf in wetenschap geïnteresseerd was. Leibniz' nalatenschap bevat omstreeks 15 000 brieven; een onderzoek van hun inhoud op biologische gegevens zou bijdragen tot meer inzicht in het denken van zijn tijdgenoten die zich met de levende natuur bezighielden.

In Newtons voetspoor bestudeerde hij de veranderingen van de aardkorst 'vóór de komst van de mens'. Hij onderscheidde exogene rotsvorming en endogene (uit de diepte afkomstige), en kennis van de herkomst van gebergten is van groot gewicht voor een begrip van de huidige milieus. Leibniz stimuleerde de in zijn dagen beginnende palaeobiologie (XII).

Een kort bezoek aan Engeland en zijn lidmaatschap van de Académie Royale des Sciences in Frankrijk kunnen hebben bijgedragen tot zijn initiatief om een Academie van Wetenschappen in Berlijn te organiseren (1700). Hij werd de eerste president.

Evenals zovelen van zijn voorgangers die politiek gebonden wetenschappen beoefenden en aan wetenschappelijke waarheid voorrang gaven boven de voorkeur van machthebbers, haalde Leibniz zich de toorn van zijn broodheer op de hals. In 1716 stierf hij, vereenzaamd, en werd 'als een landloper in de grond gestopt'. Ik kies uit het werk van deze veelzijdige geleerde wat bij de voortgang van de biologie nauw betrokken was.

In 1684 keerde Leibniz zich tegen het dualisme in Descartes' wijsgerige stelsel. Het jaartal is van betekenis, want in hetzelfde jaar publiceerde hij zijn baanbrekende werk over integraalrekening, voortbouwende op de differentiaalrekening, die hij in 1676 al ontdekt had, onafhankelijk van Newton. Descartes scheidde en Leibniz voegde samen.

Descartes had de onoverkomelijke grens vastgesteld tussen twee werelden binnen één kosmos: de stoffelijke (materiële) en de onstoffelijke gedachtenwereld. Het bestaan van en het verschil tussen die twee werelden ontkende Leibniz niet, maar hij overwoog dat beide aan één gemeenschappelijke bron of oerkracht hun bestaan te danken moeten hebben (*Meditationes de Cognitione, Veritate et Ideis*). Het wezenlijke van een ding, een voorwerp, is niet 'uitgebreidheid' (Descartes), maar de immanente kracht of aard die het eigen is, datgene wat het maakte tot wat het is. Deze stelling werd een uitgangspunt, tien jaar later, voor zijn *Système Nouveau de la Nature et de la Communion des Substances*. Alles hangt samen, 'tout se tient'. De eindformule bereikte hij in 1710 (*Essais de Théodicée*): 'Van welke aard het universum ook moge zijn, het is in zijn geheel een samenhang, zoals een oceaan' (*L'Univers quel qu'il puisse être est tout d'une pièce, comme un Océan*).

In zijn studie van 1684 legde Leibniz nadruk op het verschil tussen het logisch mogelijke en het werkelijk bestaande. Natuurverschijnselen zullen tot stand komen als zij logisch mogelijk zijn en als tevens daartoe voldoende reden is. Dat wat door logische gevolgtrekking, een sluitrede, verwacht kan worden hoeft nog geen werkelijkheid geworden te zijn. Deze stelling speelde tweehonderd jaar later een rol bij de ontwikkeling van de evolutietheorie, een te weinig begrepen rol in de 19e, en een belangrijke in de 20e eeuw.

Evenals Thomas, Descartes, Boyle en veel anderen, koos Leibniz een uurwerk als voor-

beeld om zijn mening over het kosmisch bestel te verduidelijken. Hij schreef in 1696 (citaat uit Parkinson, 1973):

‘Stelt u zich twee klokken voor die volmaakt gelijk lopen. Dit samengaan kan op drie manieren tot stand komen. Ten eerste door een natuurlijke oorzaak. De heer Huygens nam de proef en het resultaat verraste hem. Hij hing aan dezelfde stok twee slingers op. Het ononderbroken zwaaien van de twee slingers wekte overeenstemmende trillingen op in de houtdeeltjes. Omdat deze trillingen van verschillende herkomst toch niet onafhankelijk van elkaar konden voortduren zonder elkaar te beïnvloeden, behalve wanneer de slingers op gelijke wijze bewegen, gebeurde het door een soort wonder dat zelfs indien de slingering opzettelijk gewijzigd werd, zij spoedig hun gelijktijdige trillingen hervatten.

Dit stemde goed overeen met twee snaren die hetzelfde trillingsgetal bezitten.

De tweede manier om de klokken steeds gelijk te laten lopen is misschien wat minder volmaakt, maar zou kunnen zijn ze door een bekwame vakman voortdurend te laten controleren, en die ze steeds gelijk zou zetten.

Het derde middel is de twee klokken te voren zo kundig en precies te construeren dat zij daarna met zekerheid onderling gelijk zullen lopen.

Vergelijk deze twee klokken nu met de ziel en het lichaam. Dan zal het samengaan van die twee op één van de drie manieren geregeld moeten zijn.’

Zou het de eerste manier zijn, vervolgt Leibniz, dan moet een directe uitwisseling van krachten of materiedeeltjes tussen ziel en lichaam plaatsvinden. Dit acht hij onaannemelijk. De tweede manier onderwerpt het samengaan aan externe, toevallige oorzaken. Voor zo’n algemeen natuurgedrag als het fijn afgestemde levensverloop van organismen kan men dit niet onderstellen. Slechts één hypothese, de derde, bevedigt onze ratio: een door Goddelijke beschikking tevoren vastgestelde harmonie, een *harmonia praestabilita*.

Ik houd staande dat Leibniz met dit voorbeeld van theïstische entelechie een tweeledige verklaring aflegde. Hij sloot zich enerzijds aan bij Platoon:

Timaios 33 d: ‘De kosmos voedt zich met zichzelf door de vernietiging (*ftysis*) van zichzelf. Alle lotgevallen ondergaat hij en alle handelingen volvoert hij binnen zichzelf uithoofde van de beschikking van zijn Maker, want Die hem samenstelde maakte hem zichzelf genoeg (*autarkes*) omdat dit beter scheen dan van daarbuiten iets van node te hebben.’

Anderzijds gaf hij een nieuwe inhoud aan Aristoteles’ *causa finalis*. Een vooraf vastgesteld bouwplan voor een toekomstig levend wezen impliceert dat het zich zó zal vormen dat de vereiste levensfuncties te rechter tijd in samenspel kunnen plaatsvinden. Die functies zijn noodzakelijk en voorzien, primair. Daarna moeten te vormen organen ze verrichten. De ontwikkeling van de te verwerklijken lichaamsbouw van het volgroeide organisme is dus bij de aanvang van de groei vastgesteld en brengt een doelgericht programma ten uitvoer. Dat past bij de omschrijving van Aristoteles’ *causa finalis*.

De afwijzing van de tweede klokkenmanier, een *deus ex machina*, was tegen Descartes gericht die om het harmonisch functioneren van het lichaam te verklaren Gods (onvoorspelbare) regelende toezicht te hulp geroepen had (occasionisme).

Spinoza’s pantheïsme (p. 283, 284) stond Leibniz dan ook veel nader dan het Cartesianisme. Leibniz’ eerste mogelijkheid, de wezenlijk verschillende geaardheid van lichaam en ziel werd door Spinoza ontkend, want hij beschouwde materie en denken als attributen van één universele substantie die met God identiek is. Om bij Leibniz’ uurwerkvoorbeeld te blijven: Spinoza erkende slechts één uurwerk dat zowel God als Zijn wereld der dingen

en begrippen symboliseert. Op dit concept stoelt Boerhaaves biologie, een concept dat overigens niet in strijd is met de *harmonia praestabilita*.

De Aristotelische wet van geleidelijkheid (loi de la continuité), die Leibniz in 1687 nader in beschouwing nam, is een kerngedachte van de Lamarckse afstammingsleer. Leibniz' uitgangspunt was de algemeen heersende natuurorde (principe de l'ordre général) en deze gaat vergezeld van een geleidelijkheid. Dit leidt tot een herformulering van de 'horror vacui' uit de Oudheid, de afschuw voor leegte die de natuur aan de dag legt, de ontkenning van een (mogelijk) bestaan van hiaten. Leibniz schreef: Tout va par degrés dans la nature et rien par saut. In de natuur verloopt alles geleidelijk en niets sprongsgewijs. In de 18e eeuw herhaalde Linnaeus de stelling met vier woorden: *Natura non facit saltus*.

Bezwaren tegen Locke, die Leibniz in 1704 met zijn Nouveaux Essais sur l'Entendement Humain maakte, kunnen als inleiding gelden tot de biologie in de wijsbegeerte van Kant (VII.15). Lockes stelling, dat de menselijke geest bij de geboorte met een leeg ladenkastje (empty cabinet) vergeleken mag worden, dat in de loop der jaren een inhoud – dan wil zeggen kennis en begrip – zou verkrijgen dank zij ervaringen opgedaan in de buitenwereld is in strijd met de natuur en met de logica, zo verklaarde Leibniz. Als Locke beweert dat zich niets in de menselijke geest bevindt dan dat wat door de zintuigen vergaard werd, dan antwoord ik: behalve dan de gave om het ontvangene te verwerken en te ordenen, om te begrijpen. De menselijke geest zijn natuurlijke waarheden aangeboren die men pas in de loop van het leven bespeurt en vervolgens beseft. Het laat zich vermoeden dat theologen hier dachten aan het religieuze gevoel alle volkeren eigen, anthropologen aan het mondiale normenbeseft en dat biologen allerlei overeenstemming zochten en vonden in gedragingen van mensen en dieren.

In 1714 publiceerde Leibniz een kosmologie, gebaseerd op de tweeduizend jaar oude monadenleer, de Monadologie. De Pythagoreeërs gaven aan onspijtbare, niet samengestelde eenheden de naam 'monade', letterlijk vertaald 'eenheid'. Monade is een woord voor een begrip dat Platoon ook, met dezelfde inhoud, benutte en dat ook een ander woord voor 'atomos', zoals Demokritos zei, zou kunnen zijn. Beide woorden werden in de Oudheid en lang daarna gebruikt om hetzelfde begrip, stoffelijk zowel als onstoffelijk begrepen, aan te duiden. De 3e- tot 12e-eeuwse neo-Platonische theologen noemden God Monade, en de Renaissancisten doelden met monade gewoonlijk op de klassieke, materialistische atoomtheorie.

Als voorloper van Leibniz leraarde Alain de Lille, of Alanus van Rijssel (1120-1202) die ook Alanus ab Insulis of doctor universalis (zoals Albertus Magnus) geheten werd, in Parijs en in Montpellier. Hij schreef Regels om Kettters te Overtuigen en Ongelovigen te Bekeren. Zijn betoog introduceerde een model dat Spinoza en de geleerden van de Verlichting overnamen. Hij structureerde zijn theologische overwegingen volgens een Euclidisch-wiskundige methode (*more geometrico*) met behulp van stellingen, definities, en conclusies. Zo kwam hij, evenals Locke en diens tijdgenoten, vijf eeuwen later, tot de slotsom dat geen rationeel bewijs Gods bestaan kan aantonen. Daarom aanvaardde hij de Aristotelische bewijsvoering die (hem) de noodzaak van het bestaan van een *Prima Causa* had aangetoond.

Alanus' eerste wet is dat een monade het universum tot een eenheid maakt. Later kon Alanus nog meedelen dat slechts monaden monaden kunnen voortbrengen en dat zij zichzelf in zichzelf afspiegelen. Deze gedachten keerden terug in Leibniz' geesteskind, de Monadologie, en hoezeer Platoon en Alanus het wiegekoord trokken heeft nu geen toelichting meer nodig. Een van de latere biologische theorieën die bij de Monadologie

aansluiten is Buffons leer van de *molécules organiques* (XII.28).

Aanleiding tot Leibniz' nadere omschrijving en verwerking van het begrip monade gaven de nieuwe ontdekkingen met behulp van de microscoop. Hij kreeg talloze, uiterst kleine, zelfstandig levende, actieve organismen, onbereikbaar voor waarnemingen met het ongewapende oog, te zien. Het schouwspel paste wonderwel bij een denken in differentiaal en integralen en het wakkerde tegelijkertijd zijn wantrouwen in een mechanistische atoomtheorie ter verklaring van levensverschijnselen aan.

De Monadologie (geschreven in 1714, gedrukt in 1721) constateert dat de alomtegenwoordige immateriële 'substantie', die Spinoza veronderstelde, de materiële werkelijkheid is. De kosmos, legde Leibniz uit, bestaat uit talloos vele, puntvormige individuele heelal-atomen, monaden-nieuwe-stijl. 'Spinoza zou gelijk hebben als er geen monaden waren.'

Monaden vormen samen de dingen, dode en levende, de organismen. Iedere monade verschilt van alle andere en zij vormen een ononderbroken reeks. De laagste graad monade is als het ware verdoofd, onbewust, sluimerend. Zulke monaden vormen in massa bijeen, dode dingen. Beetje bij beetje beschikken sommige monaden over meer bewustzijn en die vormen in volgorde planten, dieren en ten slotte de mens, die een rationele en met zedelijke normen toegeruste geest bezit. Evolutie van monaden heeft plaats.

Men dronk al discussiërend een kopje koffie en Leibniz merkte op dat tussen al die koffiemonaden één monade aanwezig zou kunnen zijn die zich eens tot een denkende ziel (*âme raisonnable*) zou ontwikkelen.

De scheppende, allerhoogste Monade is God, oneindig van inzicht, alwetend, de *ultima ratio rerum*. Het model van de Monadologie is een *scala naturae*, een natuurketen of -reeks, die als hoeksteen de leer van Parmenides heeft en Platoons leer volgt. De Monadologie droeg onmisbare elementen aan zowel voor het Lamarckisme (XII.35) als voor het Darwinisme.

In samenspel met zijn wiskundige beschouwingen betoogde Leibniz dat levende wezens oneindig samengestelde machines zijn – lichamen – en in toenemende mate kon de biologie op veel terreinen steunen op Leibniz.

In 1687 verklaarde Leibniz (*Philosophiae Naturalis Principia Mathematica*) dat de puntvormige massa's onderworpen zijn aan de wetten van de zwaartekracht. De monade is, verzekerde Leibniz, een levende kracht, ondeelbaar, onruimtelijk en tijdloos. Hij is van buiten af niet te beïnvloeden: 'monaden hebben geen vensters.' Toch weten zij alles van elkaar (via hun Schepper) en zij zijn daarom actief doelgericht. Nooit zijn zij identiek en steeds uit zichzelf veranderlijk. Wij worden monaden gewaar als zintuigpercepties; dat zijn verschijnselen die zich voortdurend wijzigen en monaden zijn dan ook steeds in beweging. Onze waarnemingen zijn bewust of onbewust altijd weerspiegelingen van de kosmos, want iedere monade (door een *conatus* gedreven; denk hierbij aan Spinoza) herhaalt op eigen wijze het universum, voor ons mensen nu eens meer dan weer minder begrijpelijk.

Ruimte en tijd worden we slechts dan gewaar als die zich gekoppeld aandienen. Het zijn produkten van onze geest, opgeroepen door het zien van verplaatsende voorwerpen, veranderende afstanden tussen voorwerpen. Leibniz concludeerde dat monaden de toekomst in zich bergen. Hij formuleerde: 'le présent est chargé du passé et gros de l'avenir.' Deze uitspraak, het heden is vervuld van het verleden en gaat zwanger van de toekomst, zou als motto kunnen dienen voor Darwins *Origin of Species*; hij is een fundament van de moderne biologie.

Desalniettemin liet Leibniz zien dat zo'n interpretatie volstrekt zijn bedoeling niet weergeeft; hij dacht veeleer aan de inkapselingsleer (XI.13). Zo'n opvatting wordt evenwel ook niet verdedigd met 'elk deel van een organisme is als het ware een tuin of visvijver, maar elke plant, elke vis is zelf weer vergelijkbaar met de hele tuin of de hele vijver, en elk orgaan is weer een tuin of een vijver': het is alchemistisch-platonische biologie.

Men moet, verzekerde Leibniz, logische (hogere) en feitelijke (lagere) waarheden onderscheiden. Wetenschap brengt de lagere, tot feiten beperkte waarheden in relatie met hogere waarheden, met logische, door abstractie gevonden waarheden. Logische waarheden zijn bestanddelen van het menselijk intellect en dit, op zijn beurt, is deel van het Goddelijk Intellect.

Hoe Diderot, ruim een halve eeuw later, de monadentheorie verbouwde en snoeide om zijn materialistische interpretatie van 'leven' te schragen, zal uit de citaten blijken die ik hierna geef (p. 469). Voor Maupertuis en Buffon werd de herziene monadentheorie uitgangspunt van hun verklaring van levensverschijnselen en van groei in het bijzonder. In en na de 19e-eeuwse erfelijkheidsleer hervinden wij het begrip monade als 'gen'.

Leibniz mag gezien worden als een grondlegger van het 18e-eeuwse rationalisme en een voorloper van de Verlichting. Hij verdedigde dat godsdienstige opvattingen zich samen lieten voegen met gegevens en conclusies voortvloeiend uit natuurwetenschappelijk onderzoek, beter nog, bijeen hoorden: 'admirer la sagesse de Dieu et connoître les choses.' Voltaire zou later dit thema briljant uitwerken, maatschappelijk en ook biologisch. Pas-klaar voor biologen is Leibniz' volgende tekst (uit Suite de la Réponse à Nicaise).

'Als God de Maker der dingen is en als hij soeverein wijs is dan is het niet mogelijk over de inrichting van het heelal en van de wereld na te denken zonder Zijn wijsheid daarbij te betrekken. De levenswetenschappen zijn bijzonder geëigend om de *causae finales* in beschouwing te nemen. Een dierelichaam is een machine die hydraulisch, pneumatisch en verbrandend werkzaam is, met het doel een beweging gaande te houden. Door aan te tonen wat dit doel dient en wat het schaadt verwerft men inzicht zowel wat de fysiologie als de geneeskunde aangaat. Met behulp van die wetenschappen wordt duidelijk hoe *causae finales* het natuurlijke beloop bevorderen en dit niet slechts om de wijsheid van God te bewonderen, hetgeen het voor-naamste is, maar om de dingen te voorzien en ze hanteerbaar te maken.'

Dit is de weg, leerde Leibniz, om het meest waarschijnlijke te benaderen. Géén natuurverschijnsel laat zich ooit geheel doorgronden (1710). Alle levensprocessen gehoorzamen mechanistische natuurwetten, alle lichaamsbouw en lichaamsbeweging is mechanica, zij het dat de passieve materie een entelechie gehoorzaamt. Descartes schiet tekort. De vier voorschriften in zijn Discours betreffende natuurwetenschappelijk onderzoek (p. 281) hebben geen inhoud. Het eerste is een goede raad, de drie volgende laten zich omschrijven als: neem wat gij nemen moet, doe ermee wat gedaan moet worden, en gij zult bezitten wat gij nastreeft. (Een nadere toelichting staat in Dijksterhuis 1950, IV, paragrafen 194-200).

Kort voor zijn dood wees Leibniz op de nauwe relaties tussen zijn denken en Platoons wijsbegeerte. In het voorgaande heb ik erop gewezen hoezeer hij zich desondanks wat biologie aangaat bij Aristoteles aansloot. Leibniz koos uit de Oudheid ideeën waarmee hij een brug tussen spiritualisme en materialisme sloeg. Tegelijkertijd legde hij de basis voor veel latere biologische theorieën, terwijl hij de biologie van zijn tijd diepgaand beïnvloedde. In Nederland (en ook voor velen buiten de Lage Landen) dichte Boerhaave de kloof tussen mechanicisme en spiritualisme, en argumenteerde met behulp van zijn ont-

dekkingen, scheikundige en fysische, gevoegd bij zijn uitzonderlijke kennis van de verrichtingen van het levende lichaam.

2. Boerhaave, leermeester van Europa, en tijdgenoten

Spinoza was dertien jaar dood toen Hermannus Boerhaave (1668, Voorhout – 1738, Leiden), een domineeszoon, in Leiden afstudeerde (1690). Ongewild en onvoorzien werd Spinoza aanleiding voor de vorming van een geleerde die als medicus in de eerste helft van de 18e eeuw even hoog in aanzien zou staan als Leibniz op het terrein van de wiskunde. Boerhaave, magister in de wijsbegeerte en godgeleerdheid, had zich eveneens in klassieke en oosterse talen bekwaamd. In zijn magisteriële toespraak behandelde hij de relatie tussen lichaam en ziel, een onderwerp dat sinds Descartes weer bijzonder actueel was bij de studie van levende organismen (XI).

De jonge theoloog onderschreef Spinoza's opvattingen niet, maar erkende toch openlijk hun kwaliteit en betekenis. Het werd de aanstaande dominee duidelijk te verstaan gegeven dat atheïsme, of heidens pantheïsme – want zo hadden de tijdgenoten Spinoza's filosofie begrepen – een zieleherder tot gruwel behoorden te zijn, althans wanneer hij zich een voorspoedige toekomst wenste. Bijgevolg studeerde Boerhaave vervolgens wiskunde en medicijnen en promoveerde in Harderwijk (1693).

Boerhaave vestigde zich in Leiden en toen men voor Drelincourt na diens overlijden (1697) geen opvolger vond, aanvaardde hij in 1701 een lectoraat bedoeld om de lacune in het onderwijs aan te vullen.

In 1709 werd Boerhaave gewoon hoogleraar voor medicijnen en botanie, in 1713 kreeg hij het professoraat voor toegepaste heelkunde erbij, terwijl hij in 1716 ook nog scheikunde ging doceren. In 1718 accepteerde hij de leerstoel voor scheikunde. Hij had zich theoretiserend en experimenterend een grote reputatie als chemicus verworven. Zijn tweedelige handboek *Elementa Chemiae*, met onder meer beschrijvingen van zijn beroemde kwikproeven, verscheen in 1732.

Kwik nam sinds de Oudheid een even vooraanstaande plaats in onder scheikundigen als het kippeï onder biologen sinds Aristoteles. Deze vergelijking doelt op een gemeenschappelijke bron van biologie en scheikunde: de alchemie.

Reeds vóór onze jaartelling golden rode kwikverbindingen (cinnaber, menie) als de hoogste benadering van de steen der wijzen (*lithos philosophoon*). Alle metalen bevatten (zo dacht men tot in de 18e eeuw) kwik; goud nog het meest, terwijl zwavel het in rangorde tweede bestanddeel van de mysterieuze steen was. Kwik was een ♀ element, vloeibaar, vochtig en koud en zwavel een ♂ element, te weten: vast, droog en heet, en dus met goddelijke eigenschappen (*theon* = thion). Een ei en de kosmos zijn voor alchemisten identiek, hetgeen blijkt uit de aanwezigheid van alle vier elementen in een ei (water = eiwit; lucht; vuur = eigeel; en aarde = eischaal) en bovendien van de kwintessens, dat is de levenskiem.

Het biologisch-chemisch onderzoek richtte zich in de 18e eeuw op zulke, meer dan tweeduizend jaar heersende zienswijzen en onderstellingen. Deze brachten de voorkeur teweeg voor kwikexperimenten, bevorderden de biologie van Paracelsus en zijn geestverwanten, en de nooit verflauwende aandacht voor de ei-ontwikkeling. De 18e eeuw was de periode van op bio-alchemistische tradities stoelende, kritische onderzoeken die in hoge mate bijdroegen tot het vernieuwde verbond van scheikunde en biologie in de 19e eeuw.

Boerhaave bleef, boven alles, in de geneeskunde geïnteresseerd. Hij was een inspireren-



Fig. 47. Paracelsus (1493 – 1541). De omlijsting van de afbeelding vermeldt zijn naam en de tekst: 'Ere zij God, Vrede voor de Levenden, Eeuwige Rust voor de Doden. Wie zichzelf kan zijn, moet niet op anderen steunen. Van Godswege is alles volmaakt, het onvolmaakte komt van de Duivel'.

Op de achtergrond is het woord Rosa zichtbaar, een verwijzing naar het alchemistische 'rosarium', een 'hortus' of tuin van symbolen die voor ingewijden behulpzaam waren bij het samenstellen van recepten. Voor Paracelsus was de bloem van 'rozemarijn' het symbool voor de kwintessens en het levenselixir (enige gegevens over Paracelsus' biomytheïk in IV.30 en VI.11). Rosa kan tevens verwijzen naar Chr. Rosencreutz, een legendarische 15e-eeuwse Duitse edelman, die als grondlegger van de geheime Rozenkruiser genootschappen beschouwd wordt. Het kinderhoofd dat links in de inzet boven de aarde komt, schijnt mij een toespeeling op de buitenbaar-moederlijke kinderkweek die Paracelsus bedacht en beschreef (p. 216).

Of Rosencreutz ooit geleefd heeft, staat niet vast en hetzelfde geldt voor Basilius Valentinus (p. 371 en figuur 48). Zijn naam (koninklijk, goud) en Valentinus (krachtig, gezond makend) wekte het vermoeden dat hij een alchemistisch ontworpen ziener geweest kan zijn, geen levende mens. Veel publikaties verschenen onder zijn naam. De alambiek of digestievat (retort) in Paracelsus' handen heeft Azoth (figuur 48) als opschrift.

Van Helmont beweerde in zijn *Ortus Medicinae* (p. 376) dat Paracelsus zich de theorie van de drie principes (zwavel, kwik en zout) van Basilius Valentinus toegeëigend had zonder diens naam te noemen.

de docent. De didactiek van 'Europa's leermeester' vond in veel buitenlandse instellingen navolging en soms krachtige weerstand (Frankrijk). Zijn hulp werd van heinde en verre ingeroepen en Boerhaave zou nimmer een patiënt weigeren. Maar zijn werk vergde te veel van hem. Hij was herhaaldelijk langdurig ziek en legde in 1729 de professoraten voor botanie en chemie neer. Na een leven van toewijding aan de wetenschap en zijn medemens stierf hij, zeventig jaar oud, in 1738. Behalve de blijvende herinnering aan een voorbeeldig doorgebracht leven en aan een zeldzaam veelzijdige, uitmuntende geleerde, liet hij enige handboeken en een reeks kleinere studies na. Wij beperken ons tot zijn bijdragen aan de biologie.

Hippokrates was Boerhaave's voorbeeld, dat wil zeggen: waarnemen en kritisch overdenken in het getemperde licht van theoretische leerstellingen, zoeken, en toetsen van wat zeker schijnt te zijn. Het is een wetenschappelijk ideaal dat tijdens de Verlichting met klem (opnieuw) werd aanbevolen en dat soms werd nageleefd. Uit alle beschikbare gegevens koos Boerhaave bedachtzaam wat hem waardevol toescheen, en bij de toepassing en interpretatie volgde hij gevestigde opvattingen nooit slaafs, nooit zonder eigen accenten; dikwijls bracht hij wijzigingen aan. Anatomie en fysiologie boeiden Boerhaave in het bijzonder; hij kwam tot het inzicht dat het levende organisme niet chemisch maar veeleer fysisch-mechanisch begrepen moet worden. Nadruk op biomechanica (iatrofysica) en niet op biochemie (iatrochemie).

De iatrofysica die Borelli op grondslagen van Galilei met *De Motu Animalium* (1680; VI.17) tot bloei gebracht had, trok Boerhaave sterk aan. Die vorm van biomechanica had trouwens overal snel ingang gevonden en zich van Italië uit over heel Europa verbreid. Een volgeling van Borelli, A. Pitcairn (1652-1713), doceerde in Leiden.

Deze arts van Schotse herkomst betoogde dat door bewegingen van maag, middenrif en buikorganen het voedsel vergruizeld en daardoor opneembaar werd. Borelli's iatrofysica had vooral betrekking op spierbewegingen, op de ledematen en op zintuigfuncties. Pitcairn breidde nu de methode uit met mechanistische fysiologie. Hij was in 1692 naar de Leidse universiteit gekomen om daar tijdelijk de vacature van hoogleraar in de medicijnen te vervullen. Onder zijn toehoorders bevond zich een jonge magister die zijn college's gespannen volgde: Herman Boerhaave.

Pitcairn slaagde er toch niet in Boerhaave geheel te overtuigen. Het levende organisme is meer dan fysiologie, anatomie en wiskunde samen, meende Boerhaave, al moet men *De Motu Animalium* tot in de details bestuderen. Al spoedig komen we dan, zei Boerhaave, tot het inzicht dat alles wat vorm, uitgebreidheid, bewegingen aangaat, lichamelijk is (materie is) en alles wat denken of emoties betreft, tot de zielfuncties behoort. Ofschoon ziel en lichaam goed onderscheiden zijn (bij de mens) en onafhankelijk, kunnen zij elkaar beïnvloeden.

Lichaams- en orgaanbewegingen kunnen geheel door en uitsluitend met de wetten van de mechanica begrepen worden (*Institutiones Medicae*; 1708). De spijsvertering is nauw bij die wetten betrokken. Boerhaaves beschrijving luidt, kort samengevat, als volgt. Het begint met kauwen, dat is een ontmoeting van voedsel met de oplossende werking van speeksel. De door de klieren afgescheiden lichaamsvochten zijn oplossend werkzaam, een fysisch-mechanistisch proces. Speeksel, darm- en maagsap, bloed, gal, pancreassap, alle helpen naar eigen vermogen mee aan het oplossen van bruikbare voedselbestanddelen en zij veroorzaken geen gisting (fermentatie). Dit was Pitcairns conclusie die Boerhaave onderschreef en Van Helmont, wiens meningen sinds 1648 (VI.12) de spijsverteringsfysiologie beheersten, had het dus mis.

Maagsap is niet zuur en in de maag heeft geen chemische reactie plaats, terwijl pancreassap ook niet zuur is (daar zou Sylvius (VI.13) zich ook vergist hebben). Het bonzen van de aorta en de peristaltiek van de maag- en darmbewegingen persen het vloeibare deel van het voedsel uit het vaste (de samenstelling van de voedselbestanddelen wijzigt zich daarbij niet). Voedingsstoffen lossen op (Pitcairn had niet helemaal gelijk: vermalen is niet genoeg). Opgeloste stoffen gaan de chylusvaten in waarbij de monding van de fijnste chylusbuisjes zich vernauwt of verwijdt in overeenstemming met de deeltjes die moeten passeren of buiten moeten blijven (de toepassing van Descartes' zeeftheorie). Via de chylusvaten bereikt het voedende vocht door de borstbuis het aderlijke bloed (Ruysch (V.26) en Pecquet (p. 327)). Het mengsel, voedend aderlijk bloed dus, passeert nu de longen die door hun sponsachtige bouw de menging nog verbeteren. Borelli maakte echter een fout, dacht Boerhaave, door te denken dat in de longen lucht met bloed in aanraking zou komen. Dieren stikken in een luchtdicht afgesloten ruimte. Boerhaave noteerde dat verschijnsel als een raadselachtig feit.

Zich weer bij Descartes aansluitend, deelde hij vervolgens mee dat het bloed de hersenen passeert om gezuiverd te worden en daar de fijnste *spiritus* achterlaat. De *spiritus* zal later door de holle zenuwen naar de spieren vloeien en ze in beweging zetten.

Warmte komt uit het hart en de temperatuurverhoging verbetert het oplossen van voedselbestanddelen. Hippokrates wordt niet vergeten, want Boerhaave verzekerde dat de maag lucht bevat, al is hij een aan alle kanten ingesloten ruimte. Hartwarmte en lucht mengen zich door de voedselbrij en dit verwekt wél een begin van fermentatie. Hieruit ontspruit een levendragend principe dat via de chylus en met het bloed alle delen van het lichaam zal bereiken. Boerhaave's spijsverteringstheorie sluit aan op de hart-lucht-bloedrelaties volgens Aristoteles, Galenus en Descartes, volgt ten dele op Van Helmonts gistingstheorie, en dus, in breder verband, op *pneuma*- en *humidum radicale*-gedachten uit de Oudheid en de Middeleeuwen.

Als we bedenken, verklaarde Boerhaave, hoe verbazend talrijk de zenuwen zijn die de maag bereiken, dan begrijpen we dat Pitcairn zich vergiste toen hij vergruizeling als de voornaamste factor in de spijsvertering aanwees. Voor de maagbewegingen zijn immers zoveel zenuwen niet vereist, integendeel. De (holle) zenuwen voeren veel maagsap aan (een vorm van *spiritus animalis*) en dit niet voor niets: dat sap is oplosmiddel voor de spijscomponenten. Het argument van de talrijke zenuwen als bewijsgrond voor de spijsvertering in de maag was van Descartes afkomstig en Boerhaave breidde de Cartesiaanse zenuwtheorie aanmerkelijk uit. Descartes had met enige nadruk uitgelegd dat *spiritus* nauwelijks enige stoffelijke geaardheid bezat. Min of meer, zei Descartes, was het een zeer vluchtig gas, enigermate vloeistofachtig, een fluidum, maar welbeschouwd noch een gas noch een vloeistof. Meer materialist op dit stuk dan Descartes had Willis (V.25) de stoffelijke natuur van *spiritus* ondersteld en na Willis ging Boerhaave nog wat verder. Hij voerde in de dierenfysiologie als een materieel agens, een oplosmiddel, *spiritus animalis* in, een vluchtige, stromende vloeistof die de voedseldeeltjes opneembaar maakt; bij Boerhaave overbrugt *spiritus animalis* de afstand tussen fysisch en chemisch, bij Willis maakt *spiritus animalis* de spijsvertering een chemisch proces.

Spiritus had overigens naar de mening van Descartes een uitwerking die zich met Boerhaave's spijsverteringsmodel uitstekend liet verzoenen. Hoe weinig materieel *spiritus* ook begrepen mocht worden, toch belette dit Descartes niet om dat geheimzinnige fluidum tot fysische werkzaamheid in staat te achten. *Spiritus* veroorzaakte spierzwellings, een letterlijke vergroting van de 'uitgebreidheid' van spieren. Boerhaave volgde hem maar uit-

gaande van Borelli en zo ontstond zijn uitleg van de spierwerking.

Borelli had vastgesteld dat een spier uit vezels is opgebouwd. Welnu, die spiervezels zijn hol en de holte binnen de elastische spiervezelwand is met een sponsige materie gevuld. Het zenuwvocht uit de hersenen aangekomen dringt de vezels binnen en de sponsinhoud zuigt zich vol. Het bloed, eveneens de vezels binnengedrongen, treft daar de zenuw-*spiritus* aan, een soort opbruisen of fermentatie volgt en de vezels dijen uit. De spier zwelt en wordt daardoor korter. Zo had Descartes Borelli's model uitgewerkt. Boerhaave wees deze mechanistische fantasie niet af, maar uit zijn tekst blijkt dat hij er niet gerust op was. Hij sprak de grote voorgangers niet tegen en ik wijs erop dat Boerhaave Swammerdams werk voor publikatie gereed maakte (p. 311) en Swammerdam had Descartes' fout proefondervindelijk aangetoond.

Het vraagstuk van de spiercontractie is een schoolvoorbeeld van beïnvloeding door voorgangers met gezag waar zelfs Boerhaave niet aan ontkwam. Thomas Willis, de zeer bekende hersenanatoom is genoemd op p. 301. Hij was Cartesiaan, zoals Boerhaave. In *De Motu Musculari* (1670) schreef Willis de spiercontractie toe aan uiteenzetting in de breedte van de holle spiervezels. Uit de hersenen, zei Willis, stroomt langs strak gespannen (niet holle) zenuwdraden *spiritus animalis* en door het samentreffen in de spiervezels van die *spiritus* met de zwavel- en 'nitraat'-deeltjes in het bloed, bruist de vezelinhoud op. *Spiritus* was dus bij Willis een chemisch actieve vloeistof geworden. Het opbruisende bloed verbreedt de spiervezels, de spier verkort.

Willis verzoon dit verhaal à la Descartes. Boerhaave slikte het ook, zij het met enige moeite. Ofschoon Steno in *Elementorum Myologiae Specimen* (1667) mathematisch en weldoortimmerd bewezen had (p. 324) dat de verkorting van de spieren het gevolg is van verschuiving van de lengtevezels (die daarbij korter en breder worden) en dat bij verkorting het spiervolume niet toeneemt (geen toegestroomde *spiritus*) blijven beide uitstekende onderzoekers bij de onbewezen bewering van Descartes. Glisson had overigens in 1677 (p. 394) de fout nogmaals experimenteel aangetoond. Swammerdam (goed met Steno bevriend) had het nog eens een keer bewezen en al was het manuscript met zijn resultaat niet gepubliceerd, Boerhaave was van de inhoud op de hoogte. Toch bleven Willis en Boerhaave onwrikbaar aan Descartes' betoog vasthouden. Boerhaave, het zij met waardering vermeld, uitte enige twijfel aan Willis' mededelingen, misschien naar aanleiding van Baglivi's kritiek op Willis. G. Baglivi (1669-1706), hoogleraar in de anatomie te Rome, was Boerhaave's leeftijdsgenoot en een volgeling van Borelli.

Als laatste iatro-mechanicus noem ik hier de Italiaan Michelotti die in 1721 een verhandeling (*De Secretione Fluidorum*) publiceerde waarin hij bekend maakte dat alle vochten die zich in klieren bevinden, tevoren in het bloed aanwezig zijn. Door poriën in de bloedvatwandjes die met klieren in aanraking komen, passeert het kliersap en gaat de klier binnen, voor elke klier de juiste stof, want de poriën zijn zo wijd dat de passende stof er door kan en geen andere. Een klier is dus een bloedfilter. Organvezels slijten en verdwijnen, maar worden met bouwstoffen die door de poriën in de bloedvatwandjes uittreden, weer aangevuld.

Deze fantasie naar Cartesiaans model (zeef) wilde Boerhaave niet volgen. Hij onderstelde dat de spreiding van de haarvaten, de afstand tot het hart (bloeddruk) en de wijdte van de bloedvaatjes drie factoren zijn bij het afstaan van bijzondere stoffen aan klieren.

De iatrofysici verwachtten, zoals Boerhaave, uit de stroomsnelheden van de lichaamsvochten, de diameter van de levende buisjes, de viscositeit, de grootte van de vloeistofdeeltjes en de mate van elasticiteit van de vaatwanden te eniger tijd ieder fysiologisch voor-

val te kunnen verklaren op grond van berekeningen. Of de ziel bemoeienis heeft met levensverschijnselen? Boerhaave erkende het niet te weten en hij wenste er geen uitspraken over te doen. 'Wat doet het ertoe of de *prima causa* van een verandering (beweging) niet mechanistisch begrepen zou kunnen worden? Indien die *prima causa* zelf buiten en boven onze beschouwingen blijft, kan de medicus-mechanicus zich vrijelijk van de gevolgen van een mogelijke zielwerkzaamheid vergewissen, want die zijn lichamelijk; hij kan ze precies omschrijven en besturen en is dat niet voldoende voor het doel dat hij beoogt?' (*De Usu Ratiocinii Mechanici* . . . ; 1709).

Als keuze uit Boerhaave's overige biologische onderzoek noem ik nog de klassieke beschrijving van de bouw en functie van het inwendige oor, waarbij hij steunde op Duverneys anatomische pionierstudie (1683) en gegevens van de hersenanatoom A. Pacchioni (1665-1726).

Een mechanistische interpretatie van alle materiële levensverschijnselen voerde de boventoon in de anatomie en de fysiologie van de laatste decaden van de 17e en de eerste van de 18e eeuw. Boerhaave was de meest overtuigde en gezaghebbende biomechanicus. De mechano-hydraulische richtlijnen zoals Baglivi die beschreef en uitwerkte waren hem uit het hart gegrepen. Fysiologie, zei Baglivi, is een samenspel van balancerende krachten, een wiskundig gebeuren volgens de wetten van de waterbouwkunde en met zwaartekracht-effecten. Merk op, was zijn raad, dat kaken en tanden kniptangen zijn, de maag is een distilleerketel, de aderen en slagaderen zijn een buizenstelsel waardoor vloeistoffen getransporteerd worden, het hart is een persomp, de darmen zijn zeven en filters, de long is een blaasbalg en de spieren zijn touwen.

Het was een beschrijving die Boerhaave volledig volgde en verwoordde. Hij omschreef de structuur van het menselijk lichaam zoals de constructie van een gebouw en de lichaamsinhoud zoals de inventaris van een magazijn van bouwmaterialen.

De bloemlezing uit Boerhaave's biologie laat voldoende zien hoezeer hij het werk van anderen kritisch benutte, bundelde en daar eigen meningen bij aansloot. Omdat hij extreme standpunten vermeed kon hij, geholpen door zijn verbazende literatuurkennis, zijn toeleg - natuurwetenschappen onderling in verband brengen - beter dan verreweg de meesten van zijn tijdgenoten verwezenlijken. Zonder omwegen gaf hij toe dat de grenzen gesteld aan het menselijke vermogen te begrijpen, beletsels zijn om de diepste en verste *causa's* van de levensuitingen te doorgronden en daar wilde hij zich zonder morren in schikken. Een goede dokter heeft die *causa's* niet nodig om vruchtbaar werkzaam te zijn, verder te komen. Met die uitspraak schaarde hij zich aan de zijde van Celsus (II.14) en van zijn ruim veertig jaar jongere collega Sydenham, wiens werk hier in enkele regels geschetst, in relatie met Boerhaave (Lindeboom, 1968, en Duchesneau, 1982) besproken moet worden.

Thomas Sydenham (1624, Dorset - 1689, Londen) leefde in de jaren dat de pest Londen bij herhaling teisterde. Zijn reputatie als praktizerende arts was onaantastbaar, maar zijn leer riep veel tegenstand op. Medici denken heden ten dage dat zijn aanpak van de epidemieën, zeker onder de toen geldende omstandigheden, een van de best mogelijke was.

Sydenham was een volgeling van Francis Bacon, Boyle en Locke. Zij bevalen allen als de ware methode om de heilkunst (en de biologie) te beoefenen aan: nauwkeurig waarnemen en nauwkeurig beschrijven om vervolgens gevolgtrekkingen te maken. Dan was het eerst geboden, besloot Sydenham, om ziekten zo te definiëren dat zij herkenbaar worden. Daartoe zijn zowel observaties als aantekeningen van het waargenomene onmisbaar. Het is de manier waarop plantkundigen te werk gaan, schreef Sydenham, als zij soorten willen

onderscheiden. Enerzijds mogen bij de omschrijving van ziekten de algemene aard, reikwijdte en het verloop van de ziekten als groep beschouwd, niet ontbreken en anderzijds vermelde men de symptomen waar elke ziekte afzonderlijk zich mee manifesteert (pest veroorzaakt soms vreemde en onverwachte symptomen).

In samenhang moeten vervolgens uitwendige factoren nagegaan worden: jaargetijde, milieu, klimaat enzovoorts. De natuur (*natura medicatrix*) zal op eigen kracht haar loop vervolgen en de onderzoeker moet door waarneming de kennis daarvan vergroten, en gevonden feiten toetsen. De causa's van de levensuitingen, hoezeer de anatomie tot op de kleinste vezel bestudeerd wordt, of de fysiologie geanalyseerd, zullen nimmer door onderzoek opgespoord worden en om te slagen heeft een onderzoeker die ook niet nodig. Sydenham en Boerhaave, omschreven het bereik en de bedrijvigheid van verreweg de meeste medici en biologen in onze eeuw.

Toch was Sydenham, in tegenstelling tot Boerhaave, geen biomechanicus. Beter Don Quichot te lezen dan die mechanistische auteurs, hield hij zijn studenten voor. Al kan een waarnemer slechts de voor hem zichtbare feiten constateren en die dank zij zijn ratio ordenen; toch blijft de verborgen kracht die ze oproep, de oorzaak van leven en dood, buiten bereik van ons begrip (Locke). In 1676 publiceerde Sydenham *Observationes Medicae*, die een bron van inspiratie werden voor het 18e-eeuwse vitalisme. Tot zover Sydenham.

In tegenstelling tot Sydenham betoogde Boerhaave dat, al zou kennis van alle wetenschappelijke literatuur de kernvragen niet kunnen oplossen, toch literatuurstudie steeds de greep van de onderzoeker moet verstevigen. Het wereldsucces van Boerhaave's boeken is ongetwijfeld goeddeels te verklaren uit zijn meesterlijke overzichten gekoppeld aan bezonnen en scherpzinnige beoordelingen, en aan zijn praktische kijk op zaken. De *Institutiones Medicae* bleven een eeuw lang maatgevend. Na Boerhaave's dood publiceerde Haller van de vele vertalingen en herdrukken de beste editie, voorzien van commentaren, met de titel *Praelectiones Academicae*.

In zijn anatomische beschrijvingen bracht Boerhaave de vondsten van zijn goede vriend Ruysch (V.26), resultaten van diens injectietechnieken en knappe ontleding, voor het voetlicht. De ontdekkingen van Van Leeuwenhoek en van De Graaf kregen Boerhaave's steun. Traditiegetrouw was, naar Boerhaave's opvatting, sperma veredeld en gezuiverd bloed en in de *animalcula* bevinden zich, dacht hij, de organen in aanleg die in het embryo tot ontwikkeling komen en zichtbaar worden. De levende spermadiertjes dringen de poriën van het 'ei' binnen, dat wil zeggen de follikel die De Graaf had aangewezen.

Door Boerhaave's werk kwam de fysiologie met de anatomie en de morfologie in nauwe verbinding te staan, werd zij een vlijtig beoefende discipline gericht op de biologie van de levende organen. Haller (VII.3) werkte volgens Boerhaave's richtlijnen.

In de 19e eeuw zullen fysica en chemie gaandeweg de fysiologie gaan beheersen en grotendeels tot een natuur- en scheikunde van de levende materie maken. Boerhaave zette de eerste koers: chemie opgevat als scheikunde van het levende lichaam is een autonome tak van onderzoek. Hij was uitzonderlijk begaafd als diagnosticus, een talent dat hem van pas kwam bij het herkennen van kwaliteit. Swammerdams meesterwerk (p. 311) dreigde verloren te gaan, maar hij verzamelde de manuscripten, zodat ze met hulp van de onvermoeibare Gaubius (VII.3) als Bijbel der Natuure verschijnen konden (1737). Boerhaave hielp de jonge Linnaeus doeltreffend tijdens diens verblijf in de Lage Landen (X.16) en hij slaagde erin Linnaeus' eerste belangrijke werk te laten drukken (1735). Tuinieren was Boerhaave's geliefde ontspanning; hij wist de Hortus Botanicus te Leiden bovendien zo

te verrijken dat hij tot de best voorziene ter wereld kwam te behoren. In 1720 verscheen Boerhaaves *Index Alter*, een catalogus van de Botanische Tuin samen met enige systematisch-botanische aantekeningen. Drie van zijn leerlingen die als biologen een grote reputatie verwierven waren Haller, Gaub en Burman; Gaub studeerde scheikunde bij Boerhaave.

J. Burman (1707–1799), Amsterdams medicus, werd in 1731 hoogleraar aan de thans in ontbinding verkerende Hortus Medicus of Hortus Botanicus aldaar en publiceerde, op voorbeeld van zijn leermeester, het manuscript van het *Herbarium Amboinense* (1741–1755), het standaardwerk over de Oostindische botanie door G.E. Rumpf (1628–1702).

3. *Twee leerlingen van Boerhaave: Gaub en Von Haller*

Voor de scheikunde volgde Jeroen Gaub (1705–1780) Boerhaave in Leiden op. Na zijn studie bij Boerhaave had hij in Parijs verder gewerkt en naar Nederland teruggekeerd vestigde hij zich als arts in Deventer, daarna te Amsterdam. Toch was hij pas 26 jaar toen hij te Leiden de leerstoel voor scheikunde aanvaardde.

Hieronymus Gaubius legde uit, ter gelegenheid van zijn ambtsaanvaarding, dat hij als scheikundige tot de conclusie gekomen was dat *mens* (de verstandziel die Descartes bedoeld had) en lichaamsmaterie, als zij samen een menselijk lichaam zullen gaan vormen, zo volkomen verstrengelen en in elkaar oplossen, dat zij levenslang onafscheidelijk verbonden blijven (*Sermo Academicus*, 1747). Het was een oorlogsverklaring aan Descartes en een ontrouw aan Boerhaave. Gaub dacht als volgt.

Ofschoon *mens* (geest, ziel) overal in het lichaam verblijft, kan hij zich actief en passief gedragen. Spierwerkingen en gewaarwordingen zijn te danken aan zijn activiteiten, maar met andere levensverrichtingen, zoals hartslag en spijsvertering, bemoeit *mens* zich niet. Niettemin, die afzijdigheid is betrekkelijk. Bij voorbeeld kan door het schrikken *mens* actief worden, zodat de pols versnelt of de haren te berge rijzen, en andere emoties kunnen *mens* ook tot ongebruikelijke activiteiten stimuleren.

Door middel van een 'en(h)ormoon' doet de geest zich gelden, een stof die zich door de zenuwbuisjes verplaatst. In bijzondere gevallen grijpt het geest-enhormoon in, terwijl een voortdurend werkzaam lichaamshormoon het organisme in leven houdt. Met behulp van deze hormonale onderstellingen kon Gaub aannemelijk maken dat de elkaar beïnvloedende geest en lichaam voor alle levensuitingen, gezonde en zieke, verantwoordelijk zijn. Lichamelijke uitzonderingstoestanden veroorzaken psychische ontsporingen, negatieve (een zwangere vrouw die lust had mensenvlees te eten) en positieve (een domoor die tijdens hoge koortsen verbazend intelligent bleek).

In 1758 deelde Gaubius mee (*Institutiones*) dat het dierlijke lichaam uit vier elkaar in-kapselende elementen bestond, in verschillende mate gemengd, te weten water, flogiston, zout en aarde. De vaste lichaamsbestanddelen dragen een *vis vitalis* (*vis vitae, principium vitale*) en met zijn vijven vormen zij de levende lichaamsmaterie (*solidum vivum*), die op prikkels reageert waardoor waarnemingen en contracties ontstaan.

De *vis vitalis* is uniek, met niets anders vergelijkbaar, met geen andere onstoffelijke kracht. Ofschoon hij zeker samengaat met de materie van de organen kan hij toch ook schuilen in een of ander fluïdum, een vluchtige materie-achtige kracht die in de vezelholten werkzaam is en niettemin aan chemisch of fysisch onderzoek ontsnapt. Zou het *vis*

electrica kunnen zijn? God moge het ons leren (*Deus doceat*). Een *vis sentiendi*, een prikkelgevoelig makende kracht, is mogelijk in de zenuwen aanwezig ter aanvulling van de *vis vitalis*, maar hier wilde Gaub het toch weer bij vermoedens laten.

Het werk van Gaubius heeft weinig aandacht getrokken. Het verdient echter een aantekening, omdat hij in Nederland waar het Cartesianisme heer en meester was, nadat Boerhaave de eerste stap had gezet, het vitalisme introduceerde. Het was een vitalisme op strikt (al)chemistische grondslagen, een mechanistisch en materialistisch vitalisme.

Boerhaave gaf zijn grote dankbaarheid te kennen voor Gaubs hulp, die de biologie een onvergetelijke dienst bewees door Bijbel der Natuure in uitstekend Latijn te vertalen. Het voorbericht van de *Biblia Naturae* verwijst naar '... Heer Gaubius, die, uyt liefde voor het nut der geleerde wereld, alles heeft gebragt in het Latyn, op dat het van yder kost werden gelesen.'

Terwijl Gaub in Nederland het vitalisme vaste voet verschaftte en daarmee voorafgaande ontwikkelingen in Engeland en vooral in Frankrijk voortzette, ontwikkelde zijn medestudent Haller in het Duitse taalgebied een romantisch vitalisme dat in de 18e-eeuwse biologie een van de hoofdrollen speelde.

Albrecht von Haller (1708, Bern - 1777, Bern) was vitalist en romanticus. Zijn Zwitserse ouders waren welgesteld, zijn vader was een vooraanstaand rechtsgeleerde. Een gouverneur nam hem vroegtijdig onder zijn hoede; Albrecht toonde zich een wonderkind, dat tien jaar oud Grieks en Hebreeuws kon lezen en schrijven. Weldra schreef hij - in het Duits - epische poëzie en tragedies, alle in harmonie met de verheven pracht van de Alpen en zo schoon als een vijftienjarige maar bedenken kan. Hallers poëzie werd Kants literaire voorkeur.

In 1723 ging Haller in Tübingen studeren, bleef er twee jaar en voegde zich toen bij Boerhaave in Leiden, waar hij na twee jaar promoveerde (1727) in de medicijnen. Hij maakte daarna studiereizen naar België, Parijs en Londen, en vestigde zich in Bazel (1728). In 1730 ging hij naar zijn geboortestad terug.

Bergen inspireerden Von Haller. Het zijn symbolen van de hemelhoge vergezichten die biologen zoeken, van hogere prestaties dan ooit tevoren iemand had kunnen leveren, van dichterlijke ontboezemingen. Hij gunde zich geen rust. Vier uur slaap, langer niet.

Zijn buitengewone kennis als anatoom vond weldra wijd en zijd erkenning - hij zou 350 mensen ontleed hebben - en zijn reputatie als plantkundige groeide.

Te Göttingen moest in de pas opgerichte universiteit de vacature voor levenswetenschappen bezet worden. Haller, geneesheer, botanicus, dichter, was voor het professoraat de aangewezen man en in 1736 kwam hij naar Göttingen als hoogleraar in de anatomie, medicijnen en botanie. Binnen weinige jaren kon hij een *Theatrum Anatomicum* laten bouwen, de Botanische Tuin inrichten en hij organiseerde een genootschap voor wetenschappelijk onderzoek dat tot de beste ter wereld ging behoren. Op 17 september 1742 hield Haller zijn *Oratio* getiteld *Over de bekoorlijkheid van de Anatomie (De Amoenitate Anatomes)*.

Toch kon Göttingen hem op den duur niet vasthouden. Hij nam ontslag en keerde in 1753 opnieuw terug naar zijn vaderstad. In Bern was hij meer dan welkom. Talrijke onderscheidingen vielen hem ten deel. Dag en nacht bleef hij werkzaam, onderzoekend, overdenkend, schrijvend (meer dan 600 publikaties waaronder enige omvangrijke werken). Hoewel hij veel bestuursfuncties vervulde, diplomatenaken gewoonlijk, bleef hij de biologie trouw, gaandeweg begrijpend dat de idealen van zijn jeugd dagdromen en luchtkastelen zouden blijven.

De 18e eeuw is de eeuw van een snel om zich heen grijpend materialisme dat in de biologie gepaard gaat aan mechanistische natuurbeschouwingen. Dit leidde in wetenschappelijke kringen dikwijls tot godloochening, maar Haller, geschoold bij Boerhaave, had met mechanistische verklaringen van levensgedrag geen moeite, kon en wilde geen twijfel toelaten over een Goddelijk wereldbestel. Toegegeven, het natuurlijke beloop van de levensprocessen mag volstrekt mechanistisch begrepen worden, en de materie gedraagt zich, ongetwijfeld, volgens Newtons wetten, gehoorzaamt aantrekkingskrachten of reageert volgens chemische verwantschappen. Dit vermag een geloof aan de Schepper en zijn Almacht niet te deren, betoogde Haller. De wonderbaarlijke manier waarop lichaamsvormen, hun bouwplan en functies, samen gaan bewijst het bestaan van God. Of het oog nu uit een embryonaal bestaande kiem voortkomt, of dat het door een of andere kracht wordt opgebouwd, zowel het een als het ander toont aan dat het oog bedacht en gemaakt werd om te zien. De oogbouw bevestigt een Goddelijke wijsheid. Wetenschap en geloof zijn niet strijdig, en de levende natuur zowel als de dode verbinden de wetenschappen en het geloof. Ontdaan van het begrip Opperwezen leiden de wetenschappen tot hoogmoed en stuurloosheid en omgekeerd ontarda religie zonder de wetenschappen in bijgeloof. Aldus Haller.

Zijn tekorten en zijn onvermogen bij het zoeken naar treffende, afdoende antwoorden op oude en nieuwe vragen in de biologie, drukten Haller steeds zwaarder. Vivisecties heetten de beste methode te zijn, voor elke bioloog, om door experimenteel onderzoek anatomie en fysiologie in samenhang te bestuderen en Haller voerde zijn vivisecties uit met groeiende weerzin. Hij had geleerd en geloofd dat zij inzichten zouden verschaffen die langs andere wegen gezocht, onvindbaar zouden blijven, maar de verkregen inzichten bleven onaanvaardbaar ver beneden de verwachtingen. Hij gaf zich rekenschap dat de vivisecties eigenlijk niets anders dan martelingen waren, niets wezenlijks aan het licht brachten. Haller had, toen hij in 1777 stierf, geen duidelijk antwoord gevonden op de vragen die hij zich gesteld had, in eigen ogen een mislukkelling, maar overal erkend als een voortreffelijke bioloog, een gezaghebbende geleerde.

4. *Irritabiliteit, sensibiliteit en de anatome animata*

Prikkelgevoeligheid is een van de hoofdthema's van de 18e-eeuwse fysiologie en van Hallers werk. In 1751 publiceerde hij in *Primae Lineae Physiologiae* (tweede editie; de eerste is van 1747) een nadere uitwerking van *irritabilité*, een eigenschap van levende materie waarover hij vroeger in algemene bewoordingen geschreven had. Een volgende studie, *Dissertation sur les Parties Irritables et Sensibles des Animaux* kwam in 1755 van de pers en daarna verschenen van 1756–1760 vier delen *Mémoires*, verslagen en commentaren van proefnemingen door Haller en zijn leerlingen, dikwijls aan *irritabilité* gewijd.

Een lichaamsdeel dat na aanraking ineenkrimpt of beweegt is prikkelgevoelig, *irritabilis*. Indien dit bij het proefdier vergezeld gaat van pijn of anderszins een reactie opwekt, is zo'n orgaan *sensibilis*, dat wil zeggen de primaire prikkelreactie wordt gevolgd door een secundaire gewaarwording.

De eenvoudigste prikkel is aanraking, maar Haller experimenteerde ook met elektriciteit, zuren, zouten en andere middelen.

De opperhuid (epidermis) is *non-sensibilis*, en voor vet, beenvlies, hersen- en buikvlies, het bot zelf, aderen, lever, milt en nieren geldt hetzelfde.

De graad van 'sensibilité' die een orgaan bezit, dat wil zeggen de mate van reactie volgend op een prikkeling, is evenredig met het aantal zenuwen dat het orgaan bereikt. Geen verband bestaat met een spannen of vibreren van zenuwdraden, want die zijn niet gespannen en trillen doen ze ook niet (kritiek op Th. Willis en op Baglivi).

Aderen, darmen en geslachtsorganen zijn *irritabilis*. De onderhuid (cutis) is *sensibilis* en de darmen soms wel en soms niet, dus eigenlijk ook. Dacht Haller.

Spieren krimpen na prikkeling samen en schijnen dus *irritabilis*, maar de spiersamen-trekking is een heel anders geaard verschijnsel. In feite zijn zenuwen *irritabilis* en de zenuwen die in aanraking met de spier zijn brengen een eventuele spierprikkeling over. Dat gaat zo: in de zenuwbuisjes bevindt zich *spiritus animalis*, een beweeglijke, uiterst dunne en fijne, onzichtbare, smaak- en kleurloze, uit voedsel afkomstige materie, die na vervoer door het bloed, de hersenen, het reservoir, binnen gaat (Boerhaave). De spierzenuwprikkel veroorzaakt een tegenstroom of -golf in het zenuwbuisje en die, aangekomen in de hersenen, beïnvloedt daar de bron en voorraad van de *spiritus animalis*. De spiercontractie (Haller gebruikte het woord 'contractie' niet) die nu van de hersenen uit opgeroepen wordt, komt dus tot stand doordat de sensibele zenuwen de prikkel via *spiritus* naar de hersenen overbrachten, zodat van de weersomstuit *spiritus* naar de spier toevloeit en deze doet verkorten (de oude, door Boerhaave gehandhaafde vergissing). Daarom zijn pezen *non-sensibilis*, zei Haller, want zij staan niet met zenuwen in verbinding. Pezen zullen na prikkeling dan ook niet ineenkrimpen.

Nu hebben spieren van nature een neiging tot samenkrimpen zonder voorafgaande prikkeling, door een *vis mortua*. De 'irritabilité' is echter aan een *vis insita* gekoppeld (Fernel, XI.19), die spieren ook herbergen. Zodra *spiritus* uit de hersenen bij de spier aankomt zet deze de *vis insita* aan tot actief irriteren en de spier trekt samen. Elektriciteit heeft hier niets mee te maken, waarschuwde Haller, denkend aan de mode van zijn tijd om Galvani's ontdekking van kikkerspiercontractie door elektrische ontladinkjes in algemene fysiologische zin te interpreteren.

Om welke reden zijn sommige organen irriterabel en andere niet? We moeten het bij de waarnemingen laten, erkende Haller, de oorzaak weten we niet. Zou een chemische benadering meer inzicht verschaffen?

De lichaamsmaterie, meende Haller, bestaat uit aarde, ijzer, olie, water en lucht. De aardachtige spiercomponent moeten we begrijpen als fijne partikeltjes, alle uit lucht, 'kalk' en ijzer samengesteld en aaneenklevend door een eiwitachtige stof, *gluten*. Gluten is half-vloeibaar, een combinatie van olie, lucht, water en vluchtige zouten. La Mettrie (XI.30) kon het bevestigen.

Vervolgens is de bouw van de organen en van vrijwel het hele overige lichaam te wijten aan activiteiten van talloze *tela cellulosa*. Elementensnoeren en -linten vormen een *tela cellulosa*, een naam die wel eens onnadenkend als 'celweefsel' vertaald werd: met onze huidige begrippen van 'cel' en 'celweefsel' heeft *tela cellulosa* niets uit te staan.

Haller schreef: 'Dat wat *tela cellulosa* mag heten kwam op verschillende manieren tot stand, door het onderling samengaan van elementen, tot een samenhang van hetzij platte lintjes, hetzij spoelvormige vezels. Het resultaat is een netwerk waarin gaatjes uitgespaard blijven'. (*sive laminis fiat, sive fibris, rete est quod cellulosa tela vocatur, varie inter se elementis factum, ut areolas intercipiant*).

De gaatjes laten gemakkelijk vloeistof passeren en ze zijn verschillend van grootte en vorm in overeenstemming met de elementvezels die de *tela* samenstellen. De onderling verschillende webjes kunnen zich plooiën, elkaar omwikkelen, druk en tegendruk uitvoe-

nen, verdichten en dit alles leidt tot de opbouw van een levend organisme. Het onderzoek van bebroede kippeëieren liet het goed zien.

Vezels, verzekerde Haller, zijn de voornaamste lichaamsbouwsteentjes. Een spier bestaat uit grove, fijne en onzichtbaar kleine elementvezels. In eerste aanleg vormen de elementen langgerekte, lijnvormige vezels, zij aan zij gerangschikt en gluten is het cement dat ze bijeenhoudt.

Dieren en planten zijn vezelig, zoals ook veel mineralen. 'Voor de fysioloog is de vezel wat de lijn voor de meetkunde is', formuleerde Haller.

Uit voedsel afgezonderd stroomt gluten als een geleïachtige vloeistof door de slagaderen, sijpelt door de bloedvatwanden en voegt zich als een *tela cellulosa*. Alle organen slijten en gluten herstelt ze door middel van nieuw gevormde *tela*.

Het zal de lezer niet verbazen dat Haller gluten, met zijn nobele herkomst en veelzijdige vermogens, als de stof ziet waar de geheimzinnige kracht in huist die 'irritabilité' verwerkt. Hoe is onnaspeurlijk, maar 'irritabilité' is ontegenzeggelijk een hoogst voornaam levensteken. Als het hart de 'irritabilité' – die in de loop van de tijd vermindert – geheel en al heeft ingeboet, is het lichaam dood. De aansluiting van Hallers gluten met de antieke *humidum radicale* is onmiskenbaar (XI).

Door talloze vivisecties heeft Haller geprobeerd om vorm en functie van de organen in een geheel, een levend bestel te ordenen, op mechanistische, fysische en chemische grondslagen, een organisch samenspel, een 'anatome animata'. Al zijn waarnemingen en resultaten brengen hem niet nader tot zijn doel.

Wat brengt de prikkelreactie teweeg, wat is de oorzaak? Geest of ziel? Onmogelijk. Ziel is immers ondeelbaar; sinds de 4e eeuw (Augustinus) zijn theologen en biologen het hierover eens, geloofde Haller (die de ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie onvoldoende bestudeerd had). Als ik mijn pink afsnijd, betoogde hij, dan blijf ik onverminderd Haller, mijn lichaam vermindert, mijn ziel niet. Hier maakte Haller een fout waar Van den Berg op heeft gewezen (XI.26). Haller zonder pink is een andere Haller geworden, zowel lichamelijk als psychisch, een ander organisme dan de vroegere, complete Haller.

Als ziel de beweger zou zijn, als antwoord op irritatie, dan zou een vrij geprepareerde, losgesneden spier niet meer reageren, maar een uit een levend lichaam gesneden spier reageert daarna, een beperkte periode, wel degelijk. Op eigen kracht?

Pasgeboren dieren bewegen doelmatig, doelgericht. Zij 'weten' hoe zij ingewikkelde spierbewegingen goed moeten uitvoeren, levenbevorderend moeten handelen. Ziel – nog onervaren – beweegt hen niet, *spiritus* ook niet; de prikkels komen van buiten. Hij besloot dat Gods wetgeving hun bewegen geregeld heeft. Ziel kan, door ervaring, bewegen aanleren, langzaam, proberend en ziel handelt niet zo maar volmaakt doelmatig.

Reageert een orgaan als geheel op een prikkel of slechts een der bestanddelen van een orgaan? Haller raadde ernaar, maar vond geen antwoord, geen bewijs. Zijn pogingen faalden om langs de weg van scheikundige, materialistische, anatomische gegevens de aanwezigheid en de aard van de levenskrachten te doorgronden. Hij sloeg een andere weg in.

Uitgaande van een brede literatuurstudie en na aanvulling met uitvoerig experimenteel onderzoek stelde hij ten slotte een algemene fysiologie op voor het levende dierlijke lichaam.

Een organisme moet begrepen worden als een dynamisch geheel van vaste bestanddelen en vloeistoffen. De vaste delen zijn als vezels gerangschikte elementen. Bloed, het voornaamste lichaamsvocht, bevindt zich in en beweegt zich door een buizenstelsel. Om de orgaanfunctie te beoordelen is de eerste voorwaarde kennis van het bijbehorende bloed-

vatstelsel. Hoe ruimer de bloedvatvoorziening, hoe rijker vertakt de bloedvaten, des te belangrijker zal het orgaan binnen het functionerende bestel zijn. Bloed is immers de drager van alle lichaamsvochten.

Uit de slagaderen vloeit lymfe. Ook brengt het bloed via de speekselklieren en -buisjes speeksel naar de mondholte. Dit maakt voedsel zachter en lost stoffen uit het mengsel op. Het is echter voor de spijsvertering zonder betekenis, maar zet in de maag toch wel fermentatie op gang, een gisting die in de darmen verder gaat. Maagsap komt ook uit de slagaderen en niet uit de maagzenuwen (Boerhaave had zich vergist).

Voor vogels zijn maagklieren belangrijk, voor mensen nauwelijks. Maagsap is niet zuur maar ook niet alkalisch. Het voorziet de voedselmassa van een 'heilzame dierlijke aard', het levensprincipe, en daarin had Boerhaave gelijk. De lever vormt gal en deze emulgeert en verteert vetten. Pancreassap heeft vermoedelijk nog eigenschappen die onbekend zijn gebleven, maar is zeker zo belangrijk niet als De Graaf en Sylvius (p. 377) beweerd hadden. Het is voornamelijk een oplosmiddel. Zijn samenvatting die in alle hoofdzaken, en zijn experimenten die als methode niet of nauwelijks van die van Boerhaave verschilden, brachten hem niet verder. Hij volgde grotendeels de elemententheorie volgens Empedokles, knoopte aan bij wondernet-gedachten en *pneuma*-theorieën volgens Galenus, bij de zeeftheorie naar de trant van Descartes en hij zocht onvermoeibaar naar relaties tussen levensgeest, *pneuma*, bloedwarmte en ziel. Tevergeefs. Het leverde geen nieuwe inzichten op, wel nieuwe details en een hoge reputatie voor Haller als ademhalingsfysioloog.

Studies over samenhang van de hersenfysiologie en -bouw brachten hem tot de mening dat de *medulla oblongata*, het verlengde merg, het belangrijkste hersendeel zou zijn.

Het hier gegeven overzicht van Hallers fysiologie doet onvoldoende recht aan de omvang en de diepgang van zijn biologie, en aan zijn commentaren op eigen werk en dat van anderen. Zijn plantensystematische studies komen in hoofdstuk X ter sprake en zijn embryologisch onderzoek in hoofdstuk IX.

Hallers vasthoudend experimenteren, zijn duidelijke probleemstellingen en zijn wel-doordacht zoeken naar antwoorden, zijn erkenning gestelde doelen niet te hebben bereikt en zijn daaraan verbonden analyses van de tekorten, samen met zijn gloeiend enthousiasme, maakten Haller een leider, een ware bioloog. Door zijn enorme literatuurkennis en zijn stilistische gaven kon hij didactische opstellen schrijven over de staat van zaken op allerlei biologisch terrein en bestaande meningen grondig toetsen. Hij wist zijn lezers te boeien en te stimuleren zoals zijn leermeester Boerhaave dat kon.

Primae Lineae Physiologiae werd spoedig in enige talen vertaald en daardoor een overal gehanteerd handboek, een standaardwerk over dier-fysiologie. De voortzetting heet *Elementa Physiologiae Corporis Humani* (8 delen, 1756-1766). Honderd jaar lang bleef dit boek, door zijn gedetailleerde en complete overzichten en rake toelichtingen, nauwkeurige en verantwoorde conclusies, verbonden met resultaten uit eigen onderzoek verkregen, zonder weerga op dat vakgebied.

Nog in onze dagen is Hallers *Bibliotheca Anatomica, Botanica et Chirurgica* (1774-1777) een goudmijn van literatuuropgaven (facsimile 1969). Zijn Anatomische Tafeln verschenen in de loop van dertien jaar.

Omdat hij een ernstige, gelovige bioloog was die uit hoofde van zijn christelijke overtuiging zonder voorbehoud grenzen aan de menselijke vermogens gesteld had om de raadsels van het verschijnsel 'leven' geheel te doorgronden, omdat hij dit berustend en als vanzelfsprekend aanvaardde en ronduit te kennen gaf, kreeg Haller de voortdurende aandacht van de biomaterialisten pur sang. Zij lieten geen gelegenheid voorbij gaan om zijn

werk haarfijn uit te pluizen en te bekritisieren en, zo enigszins mogelijk, Haller te irriteren. Dat slaagde, want Haller ontweek discussie nooit en antwoordde zijn critici uitvoerig, viel soms aan (te hard en wel eens ten onrechte), maar erkende als daar reden toe was, zijn ongelijk ruitelijk. Het zou te ver voeren de pennestrijd die hij met veel tijdgenoten streed (bij voorbeeld Bordeu, Linnaeus, Whytt) breed in beschouwing te nemen. Ik bepaal mij tot de klassieke discussie met R. Whytt (1714-1766), een Schot die ook enige tijd bij Boerhaave gewerkt had. Hallers betogen illustreren zijn wijze van argumenteren uitstekend; half bespiegeld en deductief, half op experimenten gebaseerd en inductief en het geheel omlijst door alchemistische gegevens gemengd met de eerste begrippen van moderne fysica.

De voornaamste vestiging van de ziel, de kracht die leven doet, het 'sentient principle' zetelt zeer stellig in de hersenen, schreef Whytt, maar de ziel beperkt zich even zeker niet tot dat orgaan. Merk op hoe afgesneden lichaamsdelen of vrij geprepareerde organen van levende dieren nog enige tijd zelfstandig blijven bewegen. Insekten zijn goede voorbeelden, maar ook amfibieën, vogels en reptielen die onthersend of onthoofd zijn, leven dikwijls nog enige tijd na die ingreep. Redi had van een schildpad, door een gat dat hij in de kop geboord had, de hersenen in November verwijderd en het beest stierf pas in Mei van het volgende jaar, zij het dat het zijn ogen vijf maanden lang dicht had gehouden. Iedereen wist overigens van het beroemde voorbeeld van het hart dat men uit een veroordeelde levende verrader gesneden had en dat in heet water geworpen nog enige malen hoog opsprong. Ziel, besloot Whytt, is kennelijk niet tot de hersenen beperkt, maar bevindt zich zeker overal waar zenuwuiteinden zijn, of althans dicht in de buurt daarvan.

Onjuist, schreef Haller. Met deze redenering veronderstelt Whytt een deelbare ziel. Dat nog daargelaten, in spieren huist echter een *vis insita*, die in alle prikkelgevoelige organen immanent is, en die spieren kort na een prikkeling doet samenkrimpen. *Vis insita* is geen ziel.

Dat heeft Haller nu juist niet overtuigend aangetoond, antwoordde Whytt (en voegde een drupje zure humor toe dat ik weglaat). Hallers 'irritabilité' is een algemene orgaaneigenschap en dat blijkt ook uit hun 'sensibilité'. Nieren zijn *non-sensibilis*, volgens Haller. Vraag dat maar aan lijders aan nierstenen. Zouden zenuwen de enige prikkelregistrerende organen zijn? Integendeel, een onstoffelijk agens, een 'sentient principle' dat van buiten af aan het lichaam wordt toegevoegd, is de oorzaak van leven en dus van prikkelgevoelighed, want materie zelf is ongevoelig en reageert niet. De verwantschap van Whytts 'sentient principle' met het Britse neo-platonisme (XI.27) is duidelijk: Platoons wereldziel (*anima mundi*) treedt bij Whytt op als biologisch agens en geïndividualiseerd.

Haller hield voet bij stuk. 'Irritabilité' is experimenteel aantoonbaar. Als ziel en prikkelgewartwordingen verdwenen zijn, blijft 'irritabilité' nog enige tijd aanwezig. In 1758 kwam Haller nogmaals terug op het amputatie-experiment (*Mémoires* 1: 52): De amputatie van een been heeft mijn wil niet in het minst kunnen beïnvloeden. Mijn wil blijft daarna en daardoor volkomen onaangetast en mijn ziel heeft niets aan krachten ingeboet, maar heeft wel zijn gezag over dat been verloren. Toch blijft dat been *irritabilis*. 'Irritabilité' is dus zowel van de ziel als van de wil onafhankelijk.

Whytt kon Haller niet overtuigen. Tien jaar na het debat kwam Haller nog met een nieuw argument (*Elementa* VII, voorbericht: viii). Vele dieren bezitten in het geheel geen zenuwen (de *zoophyta*, wormen en schelpdieren) en Koelreuter (VIII.12) heeft een inktvis uit de Middellandse Zee ontleed en geen hersenen of enigerlei zenuw aangetroffen. Deze dieren zijn alle van nature karakteristiek *irritabilis* en kennelijk hebben zenuwen dus niets

met die eigenschap van doen. Whytt met zijn 'sentient principle' of 'ziel' als beweging van levende organismen vergist zich schromelijk, besloot Haller.

Wie als 20e-eeuwer Hallers verhandelingen leest, bekruipt een gevoel van spijt, een wens dat hij veertig jaar later geleefd zou hebben en had kunnen profiteren van de grote fysische en chemische ontdekkingen die ophanden waren.

5. *Lucht en water, en de grondstoffen van 'leven'*

Mensen en dieren hebben lucht nodig om te leven. Belet hen te ademen en ze sterven. Lucht gaat het lichaam binnen en allerlei levensuitingen volgen die sedert de Oudheid verschillend verklaard werden. Eén voorval was met zekerheid bekend: onder invloed van de buitenlucht kleurt donker bloed in de long lichtrood. Een geopend dier liet het zien. Galenus had het waargenomen, na hem Servetus en de 16e-eeuwse anatomen, honderd maal. Zij moesten het allen bij een verwonderd toezien laten en het enige redelijke commentaar bleef dat bloed uit lucht levensgeest opneemt.

O. van Guericke in Duitsland, Robert Boyle in Engeland en Denis Papin in Frankrijk maakten in de 17e eeuw de eerste goede luchtpompen. Talloze proeven met dieren bewezen dat lucht voor roodbloedige dieren onontbeerlijk was. Als deze onder de glasklok verbleven en als die werd leeggepompt stierven zij. Wanneer men met een blaasbalg lucht door de longen blies van een dier met doorgesneden bronchiën rekte het nog enige tijd zijn leven. In Engeland vooral experimenteerde men ijverig (p. 289, 380). Robert Hooke liet zien hoe gloeiende houtskool in een gesloten glasklok een deel van de luchtinhoud verbruikte voordat het vuur doofde; dat luchtbestanddeel noemde hij *menstruum*. Ademen de dieren in zo'n luchtdichte glasklok stikten terwijl de luchthoeveelheid onveranderd scheen te blijven. In een luchtledig gepompte glasklok kiemde graszaad niet; kiemplanten staakten hun groei en gezonde planten kwijnden en stierven ten slotte zoals dieren.

J. Mayow (V.22) constateerde dat buitenlucht een 'igneo-aëriale' damp bevat, een bestanddeel dat dieren in staat stelt ademend te blijven leven en dat een kaars toelaat te branden. Bovendien toonde hij aan dat een nauwkeurig gewogen hoeveelheid materie door verbranding in lucht zwaarder kan worden terwijl een deel van de omringende lucht daarbij verbruikt wordt (1668). Lucht door aderlijk bloed gemengd zorgt ervoor dat het in lichtrood slagaderlijk bloed verandert, berichtte R. Lower in 1669 en hij voegde hieraan toe dat tussen dit verschijnsel en de genoemde feiten een verband moest bestaan. Ademen en verbranden, zei Lower, profiteren op dezelfde manier van de aanwezigheid van 'frisse' lucht (p. 380-381).

De experimenten van Mayow en Lower kregen geen aandacht. Een veronachtzaming met ernstige gevolgen, want Mayows vondst van wat later 'zuurstof' ging heten zou, indien de geleerde wereld hem tijdig begrepen had, een obstakel hebben voorkomen dat de voortgang van de kennis over lucht en leven bijna een eeuw lang in de weg stond: het 'flogiston' (*phlogiston*).

Nadat sedert de Oudheid de wereld, alles daarbinnen, erop en erboven, uit vier elementen samengesteld was gebleven – aarde, lucht, water en vuur – had Paracelsus in het begin van de 16e eeuw verkondigd dat slechts drie elementen te pas kwamen bij de opbouw van levende organismen, namelijk geest (kwik), olie (zwavel) en as ('zout'). Deze drie zijn actieve stoffen en voor levensprocessen zijn nog twee andere, passieve of lijdzame, hulpmaterialen nodig, dat zijn aarde en water (vgl. p. 283, 372). Het zwavelbestanddeel dat in alle

brandbare stoffen aanwezig is vat bij verbranding vuur, ontwijkt en laat as achter. Verbranding vermindert daarom de hoeveelheid uitgangsmateriaal en voegt aan de atmosfeer verbrandingsgas toe. Zo luidde Paracelsus' leer, juist het omgekeerde van de uitkomsten van Mayow. Paracelsus' bewering werd de kiem voor de flogistontheorie.

Paracelsus' bespiegeling werd door Becher omstreeks een eeuw later ter hand genomen. J.J. Becher (1635–1682), natuurkundige, alchemist, geoloog, arts, tussen de bedrijven door hoogleraar in Mainz, politicus en zwervend wonderdoener, was een geestverwant van Paracelsus, zijn landgenoot. Hij was geboren in en ontsproten aan de sagenwereld van de Boven-Rijn (IV.30,31), broedplaats van de biomystici. In Nederland maakte Becher geschiedenis door in opdracht van de Staten Generaal in Den Haag een schoon experiment uit te voeren: uit zilver en duinzand goud stoken (1679).

Becher verdedigde de drie-elementen-leer naar de trant van de *iatrochemici* (p. 376) en van Paracelsus, maar wilde de accenten wijzigen die Paracelsus gelegd had. Aarde, zei Becher, is het alomtegenwoordige element, de voornaamste grondstof van alle dingen, en aarde is uit drie bestanddelen opgebouwd. Het eerste maakt voorwerpen tot tastbare dingen, is verglaasbaar (*vitriabel*). Het tweede is vochtig-vettig, verschaft kleur, geur en brandbaarheid. Het derde is plooibaar, vluchtig en heeft gewicht. De drie bestanddelen laten zich enigermate vergelijken met de drie elementen van Paracelsus: zout, zwavel en kwik. Let wel, betoogde Becher, bij verbranding ontsnapt geen zwaveligheid à la Paracelsus, maar een vochtig-vette aardachtigheid, een *terra pinguis* (*Physica Subterranea*, 1669).

Stahl (XI.24) sloot zich – en veel anderen met hem – aan bij de stelling dat een vaste stof (of een levend wezen) door verbranding (verhitting) een bestanddeel verliest en hij gaf Bechers *terra* de eeuwenoude naam *phlogiston* (gr.: het ontvlambare). Wie was niet vertrouwd met het vettige roet dat rook meebrengt, en had Santorio niet bewezen dat een warm levend lichaam gewicht verliest (1614; p. 384)? Stahl liet een heruitgave van Bechers boek verschijnen, voorzien van zijn commentaar (*Specimen Becherianum*, 1702–1703) en dit maakte Bechers uitvinding – uit verhitte steenkool lichtgas te bereiden – wijd en zijd bekend. Het steenkoolgas moest flogiston zijn. Na 1703 beïnvloedde flogiston in hoge mate het schei- en natuurkundig onderzoek, de fysiologie en de biologie, tot het eind van de 18e eeuw.

Gloeiende houtskool en vlammende stoffen (kaars, lampolie) lieten flogiston in de lucht ontsnappen, dat stond begin 18e eeuw wel vast. Gloeiende metalen produceren ook flogiston en na hoge verhitting zijn zij verbrand en metaalkalk (*calx*, roest) blijft achter. Een brandende kaars in een luchtdichte glasklok dooft zichzelf omdat het afgestane kaarsflogiston de lucht in de glasklok ongeschikt maakt voor voortgezette verbranding.

Dieren ademen. Planten niet; zij hebben om te leven geen lucht nodig. Het was sinds Aristoteles dit verzekerd en toegelicht had een voldongen zaak. Planten zijn organismen die een luchtloos leven leiden, een leven dat zich bepaalt tot het zich voeden met bodemvocht. Toen twintig eeuwen later die overoude mening ten tijde van Aristoteles' tanende gezag twijfelend overdacht werd, drongen nieuwe gedachten zich op. Guy de la Brosse, die in Montpellier nuttige planten bestudeerde, schreef, misschien wel bijbels bevlogen, dat planten uit de lucht dauw en manna opdoen (*La Rosée et la Manne*; 1628). Daarentegen achtte Van Helmont (1648) zuiver water alleen al genoeg voor de groei en welstand van planten die het uit de bodem opzuigen, waarna door transmutatie alle plantestoffen uit water ontstaan. Dominee John Beale geloofde daar niets van en deelde in 1669 mee dat planten zich zowel met lucht als met door de wortels opgenomen vocht voeden. Welke relaties regelen de samenleving van mensen, planten, dieren, alle luchtbewoners, en waar-

om is lucht die geheimzinnige, onzichtbare bron van, en heerser over leven en dood?

Op 7 augustus 1771 zette Joseph Priestley (1733, Fieldhead (Leeds) – 1804, Northumberland (Pennsylvania, USA)) levende planten onder een gesloten glazen stolp nadat daarbinnen een kaars gebrand had tot deze doofde. Tien dagen bleven de planten in de glasklok. Daarna brandde een kaars in de steeds van de buitenlucht afgesloten gebleven glasklok weer even krachtig als bij het begin van de proef, zoals in verse buitenlucht. Al na zes dagen, op 23 augustus, kon Priestley op grond van zijn experimenten vaststellen dat levende, groene planten bedorven lucht reinigen (that process in nature by which air rendered noxious by breathing, is restored to its former salubrious condition). Planten ontdoen bedorven lucht van het schadelijke, verstikkende flogiston. Priestley had het bezweten.

Ademende ratten stikken na enige tijd in een gesloten glasklok; de lucht is niet meer veradembaar. Het laat zich met de dovende kaarsvlam vergelijken. Zet groene planten een paar dagen in de glasklok met bedorven lucht en daarna kunnen nieuwe ratten weer een poosje daarin ademend in leven blijven. We weten dat een kaars daar dan ook weer kan branden. De verbetering van lucht door planten geldt dus zowel voor dode, vlammende dingen (kaarsen) als voor levende, ademende (ratten). Planten hebben klaarblijkelijk de lucht van het schadelijke flogiston bevrijd, het voor hun groei benut, dacht Priestley. Hij noemde het dodelijke luchtbestanddeel 'fixed air'. Planten kunnen waardeloze, gevaarlijk geworden lucht weer heilzaam maken.

Bezwaren kwamen uit Zweden. Een apotheker uit Stralsund, Scheele (hij komt later nog aan de orde), deed Priestleys proeven na en constateerde dat planten in het geheel geen 'salubrious air' leverden maar, integendeel, 'fixed air'. Priestley noch Scheele merkte op dat de tegenstrijdigheid samenging met de aan- of afwezigheid van daglicht (Scheele die slecht behuist was, zette zijn planten in een glasklok in een schemerig vertrek). Ingen Housz zou later (p. 498) dit raadsel oplossen.

Priestley was een strijdbare, stekelige predikant en tegelijkertijd een rusteloos werkzame, begaafde experimentele onderzoeker van chemisch-fysische vraagstukken. Hij woonde sinds 1769 dicht bij Leeds en behoorde tot de religieuze aanhangers van de Verlichting.

Talrijke theologische studies verschenen van zijn hand en hij publiceerde veel meer over godsdienstig-politieke aangelegenheden dan over natuurwetenschappen. Evenals zoveel van zijn tijdgenoten was hij overtuigd dat alle levensuitingen met behulp van de eigenschappen van moleculen en materie verklaard kunnen worden.

De geestelijke vermogens van de mens zijn dan ook aan gedachten makende moleculen te danken. Overigens kunnen moleculen niet van nature denken, maar zij verwierven denkkraft door de vooruitziende wil van een 'Intelligent Author'. Zodra moleculen leven, doordat zij deel uitmaken van een levend organisme, zullen bij de mens denkende moleculen actief worden.

In 1774 bezocht Priestley Parijs en in aansluiting daarop bereisde hij de Lage Landen en Duitsland. Uit zijn dagboeken is mij niet gebleken dat hij door zijn ervaringen op het vasteland enig nieuw inzicht opdeed.

Als volgeling van Locke en vooral als vurig aanhanger van de Franse Revolutie, haalde hij zich de woede van politieke tegenstanders en in het bijzonder die van zijn Engelse plaatsgenoten op de hals: 'having explained away the Bible.' Zijn unitarisch-socialistische, (anti-anglicaanse) geloofsovertuiging wakkerde de haatgevoelens aan zodat hij, toen op de tweede verjaardag van de Franse Revolutie, 14 juli 1791, zijn huis in brand gestoken werd en zijn manuscripten en inboedel bij die gelegenheid geroofd en ver-

nield waren, nog maar net het vege lijf kon redden. Naar Londen gevlucht (1791) week hij vandaar naar Frankrijk uit, waar het minder paradijselijk bleek toe te gaan dan de theorie in uitzicht had gesteld. Vervolgens vestigde hij zich in Amerika (1794) waar hij tien jaar later, onwrikbaar trouw aan zijn vooroordelen en aan zijn geloof aan flogiston, stierf.

Ofschoon Priestley proeven nam over alles wat hem trof als interessant zonder ook maar één onderzoekrichting langdurig vast te houden – net als Hooke, Van Leeuwenhoek en niet weinig anderen – had hij toch wel voorkeuren: elektriciteit, metaalgedrag en lucht. Van 1772 tot 1777 verschenen zijn verhandelingen over ‘allerlei luchtsoorten’. Proefondervindelijk had hij, naar hij verzekerde, overtuigend aangetoond dat planten flogiston uit atmosferische lucht opnemen, uit lucht die door ademende dieren, mensen of rottende stoffen ‘bedorven’ is: planten verrichten ‘the reverse of breathing.’

De tijdens ademen wisselende bloedkleur kon Priestley nu veel beter verklaren. In het lichaam van warmbloedige dieren neemt het bloed flogiston op dat van buiten samen met voedsel het lichaam binnen is gekomen. Het bloed, donker door de aanwezigheid van dit flogiston, stoot het in de longen weer af (en wordt lichtrood). Bij uitademing neemt de lucht het afgescheiden flogiston weer mee naar buiten. Te veel flogiston in ingeademde lucht is, door overmaat, dodelijk. Zo redenerend blies Priestley het bericht van Galenus over gaswisseling in de longen nieuw leven in, zij het dat Galenus het bij uitgescheiden kaf of *fuligo* gelaten had.

Toen Priestley in juni 1778 planten die in flessen water gestaan hadden opruimde, zag hij tegen de binnenwand een groen beslag. Wat is dat? Een fles zuiver bronwater, met de hals ondergedompeld, ondersteboven in een schotel water gezet, vergroent van binnen en de opstijgende gasbellen die zich tegen de flesbodem verzamelen blijken zuivere adembewonderende lucht te zijn. Het groene beslag is dierlijk noch plantaardig oordeelde Priestley, een ‘green kind of matter’, iets dat geheel op zichzelf staat, iets dat *sui generis* is. Hij vond een verklaring door te overwegen dat als water in een toestand geraakt die een groen neerslag ten gevolge heeft, het bij die wijziging een belangrijke hoeveelheid ‘zuivere lucht’ zal afgeven, terwijl flogiston in het water achterblijft, hetgeen het groene beslag in staat stelt in omvang toe te nemen. Rivieren, meren en oceanen verbeteren de atmosferische lucht door die watereigenschap.

Een jaar later kon Priestley een nog betere verklaring bekend maken. Het verschijnsel is aan *panspermie* te wijten. Het groene neerslag is uit overal in de buitenlucht rondzwevende kiemen ontstaan, verzekerde hij, kiemen die door de kleinste openingetjes heenslippen en die in water aangekomen, gaan groeien. Hij wilde er aan toevoegen dat de kiemen als uitermate kleine wezentjes geschapen zijn; ze zijn organismen zoals planten of dieren, want ze bezitten een onmiskenbare lichaamsstructuur (evident marks of design in their organisation). Men kan vermoeden dat Priestley de microscoop – die hem niet aanstond – gehanteerd heeft, maar meer waarschijnlijk is nog dat hij zijn kennisvergroting aan Perreault te danken had (V.31).

Dat groensel (‘green matter’) trok belangstelling. Erasmus Darwin, die in zijn biolyriek op rijm meedeelde dat het door een toevallig samentreffen van ontbindend organisch materiaal ontstond (the congress of decomposing organic particles) en dus het produkt van spontane generatie zou zijn (spontaneous origin), neemt een verwerpelijke en atheïstische standpunt in, verklaarde Priestley. Elk deel van de natuur is het werk van de Intelligent Author, het geheel niet alleen maar de delen ook, en zonder uitzondering, dat bewijst de bouw van zo kleine organismen. Samenklittende dode materie, mineraal, kan nimmer

zelfstandig een levend wezen vormen, evenmin als stoffen van organische oorsprong dat kunnen. Spontane generatie is ondenkbaar.

Op 1 augustus 1774 nam Priestley een flesje ‘mercuriale kalk’ (kwikmonoxide of kwikmenie), een rood poeder, en hij vulde de hals van het flesje met kwik om het daarna ondersteboven in een kom kwik te zetten. Over het flesje plaatste hij een glasklok die met de rand in de kom kwik stond. Hij concentreerde de zonnestraling op het poeder met behulp van een grote, bolle lens, een ‘brandglas’. De temperatuur van het poeder steeg totdat gasbelletjes uit de kwikkalk vrij kwamen en na passage door flessenhals en kwikbodemplaatte zich in de glasklok verzamelden. Intussen veranderde de rode kwikkalk in kwik.

Een verbluffend resultaat. Metaalkalk was toch datgene wat overbleef nadat flogiston door verbranding het metaal verlaten had? Nu echter keerde zeer hoog verhitte kwikkalk terug tot zijn oorspronkelijke staat: kwik. Het was een verbranding met afgifte van een gas, van ‘lucht’, en flogiston kon het niet zijn.

In water loste het kwikkalkgas niet op en het deed een gloeiende houtspaander hel opvlammen. Zogenaamde ontvlambare of brandbare lucht kon dit gas niet zijn. Immers, de bereiding van brandbare lucht uit zwavelzuur en ijzer (draadnagels) was welbekend; er kwam geen toevoer van hitte aan te pas, integendeel. En zulke lucht brandde trager, gedroeg zich heel anders dan kwikkalkgas. Flogiston, zoals gezegd, was onmogelijk, want kenmerkend voor metaalkalken was dat ze flogiston-vrij zijn. Zou fysiologisch onderzoek de oplossing brengen?

In de van de buitenlucht afgesloten glasklok die Priestley gebruikte, stikte een muis binnen een kwartier. Indien deze glasklok met kwikkalkgas gevuld wordt zal een muis daarin langer dan een half uur in leven blijven. Priestley had het antwoord gevonden: hij had een tot nog toe onbekende gassoort gemaakt, een nieuwe lucht die, anders dan de buitenlucht, geheel flogistonvrij moest zijn. Daarom noemde Priestley die ‘dephlogisticated nitrous air’. Hij ademde zelf die nieuwe luchtsoort in en hij werd er luchthartig en welgemoed van. Het ontdekte gas zou medisch waardevol kunnen zijn, dacht hij, misschien op den duur mensen met ademhalingsmoeilijkheden verlichting kunnen schenken. Verder kwam hij niet en berustend schreef hij, op slot van zaken (1775): ‘... tot dusverre zijn nog maar twee muizen en ikzelf zo fortuinlijk geweest het in te ademen.’

Een maand na zijn vondst dat rode kwikkalk hoog verhit flogistonvrije lucht losliet, in september 1774, bezocht Priestley Parijs en de leidende chemicus aldaar, Lavoisier. Sinds deze in 1768 als lid van de Académie des Sciences gekozen werd – het jongste lid ooit toegelaten – had hij zich met schei- en natuurkunde bezig gehouden. Tussen 1772 en 1776 rapporteerde Lavoisier in de Mémoires van de Académie over zijn bevindingen; Priestley ontmoette hem op het juiste moment.

6. De nadagen van de alchemie

Antoine Laurent Lavoisier (1743, Parijs – 1794, *ibid.*), van welgestelde familie, kreeg een uiterst zorgvuldige opvoeding. Hij blonk uit als student, want hij was ongewoon intelligent en werkte 16 uur per etmaal. Hij had zich voorgenomen alles te weten over wiskunde, klimaten, geologie, natuur- en scheikunde. Bij Bernard de Jussieu (X.20) volgde hij de colleges over plantkunde, hetgeen nauwelijks van invloed op zijn latere belangstelling bleek, maar het bracht hem op de hoogte van Linnaeus’ methode voor naamgeving, een methode die hij op de chemie zou toepassen. De opvattingen van Descartes en vooral die

van De Condillac richtten zijn natuurwetenschappelijk denken.

Omdat Lavoisier weloverwogen, doelbewust en nauwkeurig analyserend onderzocht voordat hij een oordeel vormde en tevens taalgevoelig was, vond hij bij De Condillac de formule die op zijn werkwijze en publikaties paste 'de kunst van het redeneren hangt af van een goed gevormde taal' (*l'art de raisonner se réduit à une langue bien faite*). Samen met G. de Morveau (1737–1816), A.F. Fourcroy (1755–1809) en C.L. Berthollet (1748–1822) begon Lavoisier in 1782 een nieuwe chemische nomenclatuur te ontwerpen voor de *Encyclopédie Méthodique*. Het tweede deel van de *Dictionnaire de Chimie*, dat in 1786 verscheen, volgde de nieuwe naamgeving. Berthollet werd zijn goede vriend en mede-onderzoeker, De Morveau en Fourcroy gebruikten de Franse Revolutie om snel carrière te maken, terwijl Fourcroy actief bijdroeg tot Lavoisiers ondergang.

Het systeem voor benamingen verscheen in 1786–1787. In de scheikunde had men met dezelfde namenwarboel te kampen als de biologen eertijds. De laatsten waren sinds Jung (1678; p. 321) bezig botanische termen methodisch te vormen en toe te passen en Linnaeus vulde de algemene biologische terminologie aan, terwijl hij bovendien voor planten en dieren een doeltreffende naamgeving invoerde (X.16). De stoffen waarmee de alchemie zo veel eeuwen lang doende was geweest, droegen namen die uitmunten door onduidelijkheid. Niemand wist precies wat nu wél of niet verdunde tartaarolie, vitrioololie kon zijn, of kon spiesglansboter, zinkbloem en colcothaar nauwkeurig omschrijven.

Toen tijdens de Verlichting de alchemie langzamerhand voor chemie het veld moest ruimen, werden niet mis te verstane namen voor chemisch definieerbare stoffen een vereiste. Lavoisier begreep niet alleen dat de begrippen en de opbouw van de jonge wetenschap, de chemie, een nieuwe woordenschat behoeft, hij analyseerde bovendien de relatie tussen taalvormen, woordinhoud en materie-eigenschappen. Een rake terminologie is een onmisbaar instrument voor een groeiende wetenschap. Hij koos hetzelfde model als Linnaeus voor naamgeving aan taxa. Namen van stoffen (substances) moeten de voornaamste eigenschap van elke stof illustreren. Eenvoudige (niet-samengestelde) stoffen hebben alle een eigen niet-samengesteld woord als naam nodig. Stoffen die een verbinding zijn van meer dan één 'substance' krijgen een samengesteld woord als naam.

Het namensysteem moet hiërarchisch zijn. Een eigenschap die een aantal samengestelde stoffen gemeen hebben is van verdere reikwijdte dan een eigenschap die nu juist bij één stof behoort en die de stof van alle andere onderscheidt. Alle zuren bij voorbeeld zijn zuur door hun zuurheid, maar onderling stuk voor stuk verschillend. Men onderscheide daarom zwavelzuur, koolzuur, salpeterzuur enzovoorts. De Condillac gaf Lavoisier het model in handen (Linnaeus vond in Frankrijk weinig bijval). Ik veronderstel dat De Condillac een beroep deed op een herinnering aan Locke toen hij uitlegde hoe een kind begint met een boom te zien, daarna hoort dat zoiets 'boom' heet en vervolgens alle planten boom noemt die conform met zijn eerste boomimpressie zijn. Dat is de biologische ontwikkeling naar Lavoisiers nomenclatuur.

Analyse regeert de aanpak van de eerste moderne chemici. Lavoisier schreef: *Traité, Disc. prélim.* xvii–xviii:

'Elementen of principes zijn het eindpunt van elke uitvoerbare analyse. Alle stoffen die wij door welke bewerking dan ook, *nog niet* [cursief van de vertaler] hebben kunnen ontbinden zijn elementen, niet omdat de stoffen die wij als enkelvoudig beschouwen niet uit twee of meer principes opgebouwd zouden kunnen zijn, maar omdat die principes zich nimmer afzonderen. Beter gezegd: omdat wij niet over de middelen beschikken om ze af te zonderen.'

Lavoisier bestemde dus de naam 'principe' voor wat wij tegenwoordig 'element' noemen. In zijn publikaties verschijnen niettemin principes en elementen als alternatieve namen voor proefondervindelijk niet ontbindbaar gebleken stoffen die daarom enkelvoudig schijnen te zijn. Hij had een voorkeur voor 'principe', misschien omdat het woord element historisch belast is: Lavoisier kende de geschiedenis goed.

Toch zien we juist bij Lavoisier een alternatieve naamgeving voor een fundamenteel begrip, terwijl de schepper van de chemische namensystematiek allereerst elke stof afzonderlijk van één erkende naam wilde voorzien. Het schijnt een tegenstrijdigheid. Is een andere verklaring voor hetzij element, hetzij 'principe' als vrije-keuzenaam mogelijk? Misschien is deze tweevoudigheid een nagalm van Aristoteles' vier-elementenleer. Volgens Aristoteles zijn de vier grondstoffen (p. 53) wel eenvoudig, maar niet enkelvoudig, want elementen zijn paren *dynameis*. Lucht is bij voorbeeld één paar niet van elkaar te scheiden gaardheden, te weten: warm en vochtig. Het koppel van deze twee levert lucht, de eenvoudigste, handelbare en voor Aristoteles niet ontleedbare stof. Vochtig en koud gekoppeld is watergrondstof. Had Lavoisiers degelijke klassieke opleiding dit zwakke spoor in zijn naamgevingsmethode nagelaten, het alternatieve gebruik van 'element' en 'principe'? Zou Lavoisiers opmerking, dat in verwante samengestelde stoffen 'principes' dezelfde zijn maar in verschillende verhoudingen aanwezig (vgl. zwavelzuur en zwavelig-zuur) begrepen mogen worden als een schakel tussen de Aristotelische en de moderne scheikunde?

Lavoisier experimenteerde thuis dagelijks van 6-9 en van 19-22 uur, een zorgvuldige dagindeling, karakteristiek voor de geleerden van de Verlichting. Één dag per week kwamen de onderzoekers te gast om 's morgens de hangende problemen te bespreken en 's middags gezamenlijk proeven doen in verband met het besprokene. Incidenteel kreeg Lavoisier hulp van collega's, en enige onderzoekers werkten maanden of zelfs jaren met hem samen. Zijn trouwste hulp was Marie Anne Pierrette Paulze (1757-1836), dochter van een bevriende 'belastingpachter'. Hij trouwde haar toen ze veertien was. Zij tekende bekwaam de proefopstellingen (schilderde een portret van Benjamin Franklin tijdens diens verblijf in Parijs, 1777-1778), noteerde ter plaatse de uitkomsten van de proeven, leerde Latijn en Engels om publikaties te kunnen vertalen, maakte Lavoisiers manuscripten persklaar en was een volmaakte gastvrouw voor bezoekende geleerden. Lavoisiers huis werd een kleine Académie binnen de officiële en zijn laboratorium het voornaamste van Frankrijk.

De kosten van dat laboratorium moest Lavoisier zelf dragen, een onmogelijkheid als hij niet allerlei taken, sommige profijtelijk, in overheidsdienst op zich genomen zou hebben. Hij bereisde dikwijls noordelijk Frankrijk om de mijnbouw, landbouwhervormingen, belastingreorganisaties en defensie te bestuderen.

In 1794 werd hij guillotineerd. De voorzitter van het revolutionaire tribunaal, een zekere Coffinhal, zou het doodvonnis hebben toegelicht met Robespierres uitspraak dat de Revolutie geen behoefte aan geleerden heeft. Lavoisier ging de weg die zeer grote mannen vóór hem waren gegaan.

Keren wij terug naar 1774 toen Priestley enthousiast over zijn verbazende vondsten – want hij had een maand tevoren flogistonvrije lucht bereid – Lavoisier bezocht, die zojuist terwille van een goede vraagstelling een historisch overzicht had voltooid van de kennis van de 'émanations élastiques', gasachtige gevolgen van verbranding of gisting.

Ongetwijfeld hebben Priestley en Lavoisier de bevindingen van C.W. Scheele (1742-1786) besproken die ik al noemde. Scheele, onverdroten werkzaam, bereidde in de

jaren 1774–1777 een ‘Feuerluft’ uit zilver-, mangaan- en andere verbindingen, en er is reden te denken dat hem dit al vóór 1774 gelukt was. Scheele bleef, zoals Priestley, de flogistontheorie levenslang trouw. Misschien kwam Boyle’s experiment ook aan de orde. Boyle had kwikmonoxide (menie) in een stevig gekurkte fles verhit (geen veerkrachtige afsluiting zoals een kwikbad) met een brandglas en na korte tijd barstte de fles.

De theorie van Meyer kenden zij ook, maar die was de aandacht niet waard. J.F. Meyer had, evenals Becher (VII.5), beweerd dat het element aarde ten grondslag lag aan alle materie. In 1764 liet hij weten dat een *causticum* of *acidum pingue* (zuurvet), een vuurcomponent van alle kalken en logen is en ze ontbindbaar maakt. Wanneer dit *acidum pingue* vervluchtigd en vrij gemaakt in de atmosfeer aanwezig is, heeft het vrijwel dezelfde uitwerking als licht en zodoende kunnen plant en dier er volop van profiteren. Plant- en dierlichamen zijn in feite doordrenkt van *acidum pingue*. We kunnen onderstellen dat de alchemist Meyer een weldadig flogiston op het oog had of dat hij doelde op zuurstof.

Meyers mysterieuze branderijen waren begrijpelijkerwijs oninteressant voor beoefenaars van de nieuwe scheikunde. Geen afdoende verklaring kan ik echter vinden voor Lavoisiers veronachtzaming van Pierre Bayen (1725–1798), een medelid van de Académie. Steeds verwees Lavoisier naar werk van anderen dat hem geïnspireerd had of van nut was geweest (G. Monge, J. Black, en anderen), maar Bayen noemde hij nimmer. Toch was Bayen een behendige chemicus en gelukte het hem al in februari 1774 een gas uit metaalkalken te bereiden. Hij kon het volume en het soortelijk gewicht van het gewonnen gas bij benadering vaststellen en noemde het ‘air fixe’, zoals Priestley later zou doen. Maar anders dan Priestley wilde Bayen het nieuwe, geheimzinnige gas van flogiston onderscheiden. Flogiston is géén ‘air fixe’, zei Bayen in 1766, voor het geval flogiston al werkelijk een bestaand gas zou blijken te zijn. Zweeg Lavoisier omdat Bayen alle contacten vermeed? Waren de proefnemingen van die eenzelvige pionier toch te weinig overtuigend en wilde Lavoisier hem kritiek besparen?

Sinds 1720 had Stephen Hales (VII.17) gassen in een glasklok boven water opgevangen, een kunstgreep die Mayow in 1674 beschreven en Hooke in 1665 voor het eerst in een vergadering van de Royal Society getoond had. Water is de vroegst gebruikte veerkrachtige afsluiting van een met gas gevulde ruimte en kwik werd later toegepast, een door Cavendish (1731–1810) bedachte verbetering.

H. Cavendish, een rijke en begaafde Engelse onderzoeker, hield zich vastbesloten op de achtergrond, zodat zijn belangrijke ontdekkingen – vooral over elektriciteit – dikwijls onnodig vertraagd en in kleine kring bekend werden. Hij onderzocht sinds 1766 luchtcomponenten, wist van Van Helmonts ‘gebonden lucht’ en van J. Blacks ‘fixed air’ en deed verbrandingsproeven met metalen. Voortdurend was hij in de weer met gassen (koolzuurgas, zuurstof, stikstof en waterstof) die zich uiterlijk niet van atmosferische lucht laten onderscheiden en zich ten opzichte van levende organismen gedeeltelijk ook op dezelfde manier gedragen. Cavendish sprak van ‘factitious airs’, luchten die door kunstgrepen verkregen worden, (na)maaklucht. Bij voorbeeld oesterschelpen of koraal in salpeterzuur gedompeld produceren zo’n lucht. Boyle en Hooke maakten dikwijls brandbare lucht met verdund zwavelzuur en spijkers. De ‘inflammable air’ (waterstof) verbrandt vrijwel geheel in ‘common air’ (atmosferische lucht) en Cavendish constateerde dat daarbij ongeveer een vijfde deel van dezelfde hoeveelheid buitenlucht verbruikt werd. Omdat, zo verklaarde men, beide luchtsoorten door de verbranding hun veerkracht (elasticity) verliezen, vormen zij samen een dauw (dew; 1766).

Cavendish was de eerste onderzoeker die water maakte terwijl hij dacht, en naderhand

halsstarrig bleef volhouden dat waterstof (inflammable air) flogiston was. Toen hij samen met Blagden de proeven herhaalde kon hij 7,15 gram smaak- en reukloze vloeistof bereiden, die bij verhitting geheel verdampte. Zij besloten: die dauw is gewoon water (this dew is plain water). In 1777-1778 voltooidde Cavendish het manuscript *Experiments on Air*, dat in 1783 in druk verscheen. Hij deelde bij die gelegenheid nog nader mee dat brandbare lucht en het buitenluchtbestanddeel versmelten in de verhouding 2 : 1.

Noch de Britse onderzoekers (Black, Priestley, Kirwan, Cavendish) noch de onderzoekers op het vasteland slaagden er in orde te brengen in de toenemende chaos die flogiston veroorzaakte in de chemie, de fysica en de fysiologie. Ik heb hiermee de situatie geschetst die Priestley en Lavoisier besproken moeten hebben in september 1774 toen zij besloten samen Priestleys experimenten met kwikmenie te herhalen en de kwikmethode ter afsluiting volgens Cavendish toe te passen.

7. Lavoisier verjaagt het flogiston

In 1775 berichtte Lavoisier de Académie dat hij Priestleys uitkomsten volledig steunde en dat door hoge verhitting van *minium* (loodmenie), een 'air vital' of 'air éminentement respirable' ontsnapt. Het is eigenlijk, zei Lavoisier, een verbranding bevorderende, beter veradembare lucht, zuiverder dan de atmosfeer. En hij vervolgde: de bijzondere lucht laat zich bereiden zowel uit minium als uit 'mercure précipité rouge' (kwikmenie) of uit 'colcothar' (dodekop of ijzeroxide). Met behulp van zonnestralen geconcentreerd door een kolossaal brandglas (bijna een meter hoog) worden de benodigde temperaturen verkregen.

Het dilemma bleef. In lucht 'verkalkten' metalen bij (matige) verhitting en de metaalkalken verdwenen, terwijl het metaal herleefde onder invloed van extreem hoge temperaturen. Was lucht een element in de klassieke betekenis, een onveranderlijk, alomtegenwoordig bestanddeel van alle matière, alle dingen, of zou lucht zich kunnen wijzigen, transmutabel zijn, zoals veel volgelingen van Aristoteles onderstelden?

De historisch begrijpelijke fout die de aanhangers van de flogistontheorie maakten was te geloven dat verbrandende metalen aan gewicht zouden inboeten omdat zij, verkalkend, flogiston zouden afstaan. Gebrekkige apparatuur, zoals het gebruik van onnauwkeurige weegschalen, verhinderden correctie en de erkenning dat het omgekeerde plaatsgreep. Al in 1630 had Jean Rey (? - 1645), een Franse natuuronderzoeker, meegedeeld dat tin en lood bij verbranding zwaarder worden. Stephen Hales, in Engeland, vond in 1772 hetzelfde: menie is na verhitting zwaarder geworden lood. Lavoisier, steeds in de weer om betere weegschalen te laten vervaardigen, zond op 1 november 1772 onder zegel, een bericht aan de Académie (in 1775 openbaar gemaakt) dat fosfor en zwavel na verbranding soortelijk zwaarder geworden zijn en dat deze stoffen tijdens hun verbranding veel lucht aan zich binden. Het was hem, zo schreef hij in 1775, onomstotelijk gebleken dat dit gebonden luchtdeel een 'fluïde élastique' is, een veerkrachtige gasvloeistof en bovendien het deel van de atmosferische lucht dat het meest zuivere is, dat ademen bevordert. Als de voorraad 'fluïde élastique' in de atmosferische lucht verbruikt is, is geen voortgezette verbranding of verkalking meer mogelijk.

Telkens wogen Lavoisiers nieuwe weegschalen nauwkeuriger en het gelukte hem na enige jaren tot op weinige milligrammen betrouwbaar te kunnen wegen. Hij bewees dat die wonderlijke zuivere ademlucht een beetje zwaarder dan gewone buitenlucht was.

Na jaren van stap voor stap met de uiterste zorg gecontroleerd voortgezet onderzoek

kon Lavoisier in 1783 bevestigen dat atmosferische lucht uit twee componenten bestaat (fluides élastiques), de ene veradembaar (respirable) en de andere niet. Van Helmont (1648) volgend, wilde hij die luchtgelijke (aëriiforme) componenten gas (gaz) noemen. Lucht is een mengsel van twee gassen in de verhouding 27 tot 73. Het veradembare gas moet oxygène (Gr.: *oxus* = zuur en *genomai* = verwekken) heten, want verbonden met andere elementen of stoffen vormt oxygeen, of zuurstof, zuren.

De aard van het niet veradembare deel van gewone lucht was raadselachtig en nog niet voldoende onderzocht, zei Lavoisier die als de meest opvallende eigenschap van dit gas signaleerde dat het dieren doet stikken. Daarom moet het stikstof heten, 'azote' (Gr.: *alfa privans* = zonder en *zoè* = leven). Het is de luchtrest na verwijdering van de zuurstof. Hetzelfde gas laat zich ook bereiden door dierlijke materie in salpeterzuur op te lossen. Meng dit ontsnappende gas in de goede verhouding met zuurstof en atmosferische lucht is verkregen. Lucht is een gasmengsel en fysisch-chemisch aantoonbaar zeker geen element naar zowel Griekse als traditionele alchemistische opvattingen.

Was Bechers en Meyers mening evenmin juist, dat het element aarde de grondstof van alle dingen, alle materie zou zijn? Water een variant van aarde, een aarde-fase? Het waren vragen die Lavoisier zichzelf al in 1768 gesteld had.

Op 24 oktober van dat jaar begon hij een gesloten kolf met regenwater (opgevangen na een periode van zware regen om luchtongzuiverheden te vermijden) te verhitten. Hij hield de temperatuur tussen 60° en 70° Réaumur. Na 25 dagen continu verwarmen zag hij nog geen wijziging van het water. Op 20 december ontdekte hij nog juist zichtbare, snel bewegende vlokjes. In de loop van januari verscheen een beetje neerslag. Op 1 februari beëindigde hij de proef en woog het water en de neerslag. Samen leverde het een gewichtstoename van enige milligrammen. Het was nauwelijks aannemelijk dat het neerslag 'aarde' zou kunnen zijn. Was het uit de glazen kolfwand afkomstig? Scheele analyseerde het neerslag en het bleek in samenstelling niet van de glaswand te verschillen. De fameuze alchemistische stelregel dat door verhitting stoffen zouden 'transmuteren' had niets opgeleverd. Is water dan een element zoals Lavoisier bedoelde, in moderne zin? Enkelvoudig en niet ontbindbaar? Scheele vroeg het zich af.

Van Helmont had zijn beroemde wilgeboom gekweekt (p. 376) en geconcludeerd dat deze uit water ontstaan moest zijn. Onaanvaardbaar, dacht Lavoisier. Dan moet water in hout, bladeren en samen met schors in olie en harsachtige stoffen veranderd zijn. Er is iets anders in het spel. Stephen Hales had aangetoond dat planten lucht opnemen. Bemestingsproeven die bij voorbeeld Duhamel (VII.18) en Lavoisier zelf (met M. du Tillet samen) uitgevoerd hadden, toonden aan dat meer dan water alleen betrokken is bij groei van planten. Wat is water nu eigenlijk en wat gebeurt met water in levende wezens?

Uit Engeland kwamen berichten over elektrische vonken, wrijvingselectriciteit opgewekt door allerlei apparaten. Priestley liet zulke vonken flitsen door een glasklok gevuld met flogistonvrije en ontvlambare lucht. Zijn helper Warltire, docent in Birmingham, had zich afgevraagd waarom daardoor fijne vloeistofpareltjes ontstonden, een dew, water. Flogistonvrije en ontvlambare lucht bevatten waterdamp, besloten Priestley en Warltire, en lieten het bij die onbevredigende uitleg.

In juni 1783 ging Ch. Blagden (1748-1820), Cavendish' vriend en medewerker, naar Parijs om de Engelse experimenten met Lavoisier te bespreken. Blagden was een uitstekend natuurkundige die later een wet van het grootste belang voor de plantenfysiologie en -ecologie zou ontdekken: het samengaan van de concentratie van oplossingen en vriespuntverlaging.

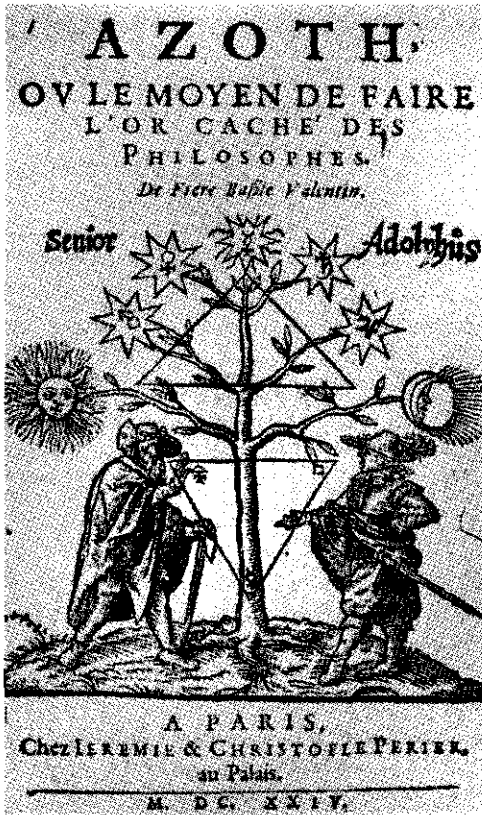


Fig. 48. Titelpagina van Azoth door Basilius Valentinus (1624), zoals afgebeeld in *Alchemie* (J. van Lennep, Gemeentekrediet van België, 1984: 201). De handleiding om de steen der wijzen en goud te maken met de titel Azoth heeft enige 16e-eeuwse voorgangers. Het traktaat is in de 1624-uitgave deel van het gebundelde werk van 'Basilius' (p. 371).

Op één van de portretten van Paracelsus (figuur 47) houdt hij een ronde, bolle (Platoon) Spiegel der Natuur in de hand met het opschrift Azoth. De spiegel is bevestigd op een athanoor, de naam voor een destilleerkolf (athanoor suggereert a = niet, on-, en *thanatos* (Gr.) = dood, sterfelijk).

Azoth zou een naam voor het 'kwik der filosofen' zijn. Anderen begrepen het woord als een samenstelling van de eerste en laatste letters van de drie grondtalen, te weten alef en tau van het Hebreeuws, alfa en omega van het Grieks en a en z van het (laat-)Latijn. Daarom moest Azoth de naam zijn voor het universele geneesmiddel. Paracelsus schreef een opstel Azoth, een kabalistische tekst (die voor niet-ingewijden ontoegankelijk is). Azoth heeft dus de tegengestelde betekenis van Lavoisiers 'azote' (p. 446).

Valentins Azoth wordt op de titelpagina ingeleid door Senior (een oude, ervaren ingewijde) en Adolphus (een nieuwenling). Zij gaan gedachten wisselen onder de afgebeelde boom. Het zou de Boom van Aristoteles kunnen zijn, waar Albertus Magnus van sprak. De boom draagt zeven symbolen (zeven, het religieus-magische getal) en wel de tekens voor de vijf metalen en voor zon en maan. Sommige van deze tekens bleven in biologische teksten in gebruik in later eeuwen.

De twee sprekers staan aan weerszijden van twee driehoeken, de bovenste rechthoekig en gelijkbenig, de onderste, omlaag gericht, een gelijkzijdige driehoek die in de rechterbovenhoek het teken van de heilige tetraktys bevat (Hildegard van Bingen, p. 146). Deze is het symbool van water. De bovenste driehoek wijst op Pythagoras en symboliseert vuur.

Boerhaave kende zijn Valentinus goed vandaar zijn beroemde kwikexperimenten (de rode steen der wijzen zou uit zwavel en kwik bereid kunnen worden). Rode kwikverbindingen werden daarna onderzocht door Scheele, Priestley en Lavoisier (en anderen). Het leidde tot de ontdekking van zuurstof, het gas dat doet leven. Voor enige verwondering over het instinctief vermoeden van de alchemisten waar het levenselixir zou schuilen, is alle aanleiding.

Blagden, Lavoisier en een aantal leden van de Académie namen op 24 juni gezamenlijk een proef met een apparaat dat Lavoisier vroeger in het jaar had laten maken. Met behulp daarvan konden ademlucht (air vital) en ontvlambare lucht (air inflammable) in verschillende hoeveelheden in een centrale ruimte toegelaten en bijeen gevoegd worden. Door verbranding van deze gasmen-gemengsels gelukte het water te maken.

De volgende dag berichtte Lavoisier de Académie dat water een samengestelde vloeistof is, samengesteld uit 'levenslucht' en 'ontvlambare lucht', en dat de twee componenten in een bepaalde verhouding staan. Hij vulde daarmee een voorlopige mededeling aan (uit 1781) dat water géén enkelvoudige stof is (substance simple), maar zich laat ontbinden.

Die ongebruikelijke haast om verslag van de bevindingen uit te brengen heeft commentaren uitgelokt. Lavoisier was gewend jaren doelgericht aan antwoorden op zijn vragen te werken. Hij bracht tussentijds wel rapporten uit, maar nam doorgaans pas na herhaalde controles en lang overwegen een besluit. Waar ontleende hij zo snel de zekerheid aan dat de 'dew' niets dan water kon zijn?

Kwam de haast voort uit Lavoisiers wens toch vooral een leidende plaats in te nemen bij het internationaal in volle gang zijnde onderzoek? Onwaarschijnlijk, want hij bezette die plaats al en hij wist het. Ook werd hem meer dan eens verweten dat hij werk door voorgangers verricht niet erkende. Blagden bij voorbeeld was heel slecht te spreken over Lavoisiers beleid. Ik zie weinig voedsel voor verontwaardiging. Allereerst staat vast dat Lavoisier al vele jaren lang veel experimenten over water uitgevoerd had. Men had gewerkt met het apparaat dat hij ontworpen had en had laten vervaardigen om watersynthesen uit te voeren. De doorslaggevende reden die mij aannemelijk schijnt is dat Lavoisier door de loop der gebeurtenissen op 24 juni plotseling met zekerheid doorzag hoe de waterchemie begrepen moest worden. Aan Blagdens mededelingen kan hij dat inzicht niet ontleend hebben; Blagden en Cavendish waren fervente aanhangers van de flogistontheorie.

Lavoisier verrichtte zijn onderzoekingen volgens een vast schema. Eerst de analyse van de te onderzoeken materie. Indien het lukte om splitsingsprodukten af te zonderen, moesten deze gewogen worden en de gewichtshoeveelheden met het gewicht van de uitgangsmaterie worden vergeleken. Het totale gewicht diende gelijk te blijven, want verlies of winst aan materie was uitgesloten. Dit 'maxime' wilde Lavoisier steeds gecontroleerd en nauwkeurig bevestigd zien. Als sluitstuk moest een synthese van alle splitsingsprodukten leiden tot een volkomen terugwinning van het uitgangsmateriaal. De uitkomsten op die 24 juni waren voor Lavoisier de proef op de som, een openbaring. Zij bevestigden Cavendish' benadering van de gashoeveelheden nodig voor waterwinning. De hoeksteen voor Lavoisiers denken was juist die constante verhouding van de componenten.

Omdat Cavendish en Blagden onvoorwaardelijk aan flogiston geloofden, interpreteerden zij de uitkomsten anders. De korte aanvullende mededeling aan de Académie was mede daarom niet de plaats voor een verwijzing naar hun werk, ook al was Blagdens bezoek de directe aanleiding tot de proefneming. Toen Lavoisier vijf maanden later tijdens de openbare vergadering van de Académie het flogiston voorgoed wegblijs, werden Cavendish' vrijwel onbekende, vroegere synthese (1781-1782) en Blagdens medewerking naar behoren in herinnering gebracht.

En zo vernam de Académie op Sint Maartensdag, 11 november 1783, nadat die gebruikte gasmen en het gemaakte water na herhaalde proefnemingen herhaald nauwkeurig gewogen waren dat: 'water allerminst een enkelvoudige stof is (substance simple), geen element in de eigenlijke zin des woords (un élément proprement dit), maar dat het zowel ontbonden als samengesteld kan worden.'

Als men ongeveer tweemaal zoveel ontvlambare waterlucht (air inflammable aqueux) met levenslucht (air vital) mengt en verbrandt dan verdwijnt het gasmengsel geheel en een hoeveelheid water ontstaat met hetzelfde gewicht. Het steunde, merkte Lavoisier op, de waarnemingen die P.J. Macquer (1718–1784) en Sigaud de la Fond in de jaren 1775–1777 deden. Op een porseleinen schoteltje gehouden in de vlam van ontvlambare lucht verschijnen zonder roetvorming (!) druppeltjes zuiver water. ‘Ik geloofde toen nog dat brandende ontvlambare lucht zwavelzuur zou opleveren’, erkende Lavoisier en voegde eraan toe: ‘Monge deed in dezelfde tijd onderzoek over water en vond wat ik vond, met dit verschil dat zijn proeven beter opgezet en beter uitgevoerd werden dan die van mij.’

Op die beslissende bijeenkomst, het begin van een nieuw tijdperk in de scheikunde en in de biologie, toonde Lavoisier streng en duidelijk beargumenteerd aan dat zowel ontvlambare lucht als zuurstof onmogelijk flogiston kunnen zijn en bovendien dat flogiston een hersenschim is. R. Kirwan (de Ierse leidende chemicus (1733(?)–1812) heeft het bij het verkeerde eind, vervolgde Lavoisier, met zijn beweringen over flogiston en Priestley heeft een hoofdzaak (circonstance capitale) veronachtzaamd bij de bereiding van ‘air vital’ uit menie, want menie wordt daardoor lichter en niet zwaarder. Het is niet flogiston dat lood doet ‘herleven’. Menie verliest gas en neemt niets op. Priestley maakte water uit ontvlambare lucht en de zogenaamd flogistonvrije lucht en dat heeft hij in het geheel niet begrepen. ‘Ikzelf trouwens ook niet,’ verzuchtte Lavoisier, ‘toen ik in 1774 water uit loodkalk en steenkoolpoeder maakte’.

De strikt kwantitatieve weegmethode en Lavoisiers getrapte, inductieve bewijsvoering zinden Priestley niet. Zo’n aanpak past niet bij een goed gewortelde vooringenomenheid, onverschillig of deze nu religieus of materialistisch is: in het orthodoxe denken tellen bij besluitvorming slechts die argumenten ten volle mee die zich laten voegen in de gevestigde overtuiging. Lavoisiers wateranalyse en -synthese wees hij zonder voorbehoud af en de bezwaren ingebracht tegen de flogistontheorie die gebaseerd waren op uitkomsten van gewichtsbepalingen verwierp hij evenzo. Flogiston, liet Priestley weten, heeft met wegen niets te maken. Om begrip van flogiston te krijgen moet men denken aan licht en aan warmte, krachten die niet materiegebonden zijn en die toch een grote invloed op iedere materie uitoefenen, terwijl zij zich zonder moeite van de ene naar de andere materie verplaatsen. Beide ontsnappen aan gewichtscontrole en met flogiston is het niet anders gesteld (1796).

Koppig volhouden kon het flogiston niet redden. M. van Marum (1750–1837), een Haarlemse arts, sinds 1777 directeur van het naturaliën-kabinet van de Hollandse Maatschappij van Wetenschappen, en sinds 1784 directeur van Teylers Genootschap te Haarlem, een overtuigd aanhanger van flogiston, bezocht in 1785 Parijs. Twee jaar later verscheen zijn studie over lucht (1787; Schets der Leere van M. Lavoisier...), waarin hij erkende zich vroeger vergist te hebben en krachtig partij voor Lavoisier koos (maar diens systematische naamgeving afwees). Kirwan, Ier, streed voort tot zijn laatste kruit verschooten was met zijn *Essay on Phlogiston* (1787). Mevrouw Lavoisiers vertaling hiervan verscheen in 1788, voorzien van kritische commentaren en uiteenzettingen door Lavoisier, Bertholet, Laplace en anderen. In 1791 gaf Kirwan openlijk zijn dwaling toe en werd een krachtig pleitbezorger van ‘zuurstof’. Black schreef Lavoisier in oktober 1790 dat hij begonnen was zijn studenten de anti-flogistonleer te onderwijzen. Hij weigerde echter de nieuwe chemische naamgeving volgens Lavoisier te volgen, omdat die te Frans was en bedoeld om propaganda voor de Franse wetenschap te maken. Flogiston had afgedaan, voorgoed, dat wel.

8. *Biofysica en biochemie vervangen de bio-alchemie*

De weg die leidde naar de ontdekking van de voor 'leven' eerst noodzakelijke stoffen heb ik hiervoor geschetst. Biologische inbreng kwam incidenteel ter tafel. Een aanvulling met gegevens over dit zelfde onderzoek, maar gericht op levende organismen, proefnemingen met betrekking op de fysiologie, is nu mogelijk geworden en vereist.

Het was gelukt water in twee 'luchten' te ontbinden, levenslucht die verbranding bevorderde en ontvlambare lucht. Samen leveren die twee 'luchten' water. Zij verenigden zich door krachtige technische kunstgrepen, vonken uit de elektriseermachine spattend door het mengsel van de twee gassen.

Wat gebeurt in de natuur? Levenslucht is een deel van de atmosfeer, water ook en water is bovendien overvloedig in de bodem aanwezig. Ontvlambare 'lucht' schijnt echter maar zeer plaatselijk in de buitenlucht voor te komen; in sommige moerassen borrelt brandbaar gas omhoog (het verschil tussen methaan en waterstof was niet duidelijk). De buitenlucht is overigens voor drie kwart een verstikkend gas.

Misschien kunnen de lotgevallen van water in levende organismen de gaswisseling met de dode omgeving verduidelijken. De verleidelijke veronderstelling, dat fysiologie zoals chemische reacties begrepen kan worden, leidde Lavoisier op een dwaalspoor. In 1783 schreef hij:

'Water is de voornaamste factor (l'agent principal) in de plantenfysiologie. Het staat op zijn reis door de plant veel levenslucht af in de vaatbundels van de bladeren. Door toedoen van de levende plant (acte de la végétation) valt water in het plantelichaam uiteen. Levenslucht komt vrij en ontvlambare lucht blijft over om de verkolende bestanddelen - de oliën en alles wat planten aan brandbaars bevatten (matière charbonneuse des plantes, leurs huiles . . .) - te vormen. Nog over een ander middel om water te ontbinden beschikt de natuur. Gisting. Het is een middel om water te ontbinden in de aanwezigheid van suiker.'

Mooi bedacht. Het verklaarde de zuurstofafgifte en de zuurstofaanwezigheid in de buitenlucht en de afwezigheid van ontvlambare lucht.

Sinds 1781 had Lavoisier samen met J.B.M. Meusnier experimenten over water gedaan. Meusnier (1754-1793) was arts, technisch begaafd en een goed natuurkundige. In 1784 werd hij lid van de Académie en in 1793 sneuvelde hij in dienst van de Revolutie, als generaal. Toen Meusnier van J.H. Hassenfratz nieuws uit Duitsland over waterontbinding had ontvangen (1781) sprak hij hierover met Lavoisier. Een jarenlange samenwerking volgde; Lavoisiers gedachten over de natuurlijke waterontbinding in 1783 werden zojuist vermeld. Experimenteel scheen het gistingproces het meest toegankelijke van de twee. Na zes jaar proeven over gisting (fermentation vineuse), talloze zorgvuldige berekeningen van de gewichtsveranderingen van alle betrokken stoffen bracht Lavoisier een gedetailleerd verslag uit. In 1789 beschreef hij gisting, chemisch-fysiologisch beschouwd, met erkenning van zijn onjuiste uitspraak van 1783.

Traité élém., ed. 1937: 81: 'Dit proces is een van de meest merkwaardige, meest uitzonderlijke van alle processen die de chemie ons aanbiedt en we moeten opsporen waar dat vrijkomende koolzuurgas en waar de brandbare wijngeest (esprit inflammable) die verschijnen, vandaan komen en hoe een zoete stof, een plantaardig zuur, (oxyde végétal) zich veranderen kan, zodat twee sterk verschillende stoffen (substances) gevormd worden, de ene brandbaar en de andere volstrekt onbrandbaar.

Het is nu duidelijk dat om een antwoord op die twee vragen te vinden eerst de

stof die zich laat vergisten geanalyseerd moet worden en zijn aard begrepen. De produkten die de gisting oplevert eveneens, want niets nieuws komt ooit tot stand, noch door kunstmatige bewerkingen, noch door toedoen van de natuur. Als grondwet kan men vooropstellen dat in elk proces de hoeveelheid vóór en na het procédé gelijk blijft, dat de kwaliteit en de kwantiteit van de 'principes' [aanhalingstekens vertaler] dezelfde zullen zijn en dat slechts uitwisselingen of herschikkingen plaatsvonden.

Op deze grondslag berust geheel en al de kunst om proefondervindelijk scheikundig onderzoek te doen. Het is noodzakelijk om bij alle proefnemingen uit te gaan van een absoluut gelijkblijven in gewicht en verhoudingen van de principes van het materiaal dat onderzocht wordt en van de stoffen daaruit gewonnen door analyse. Krachtens deze stelregel kan ik verklaren: druivemost levert koolzuurgas en alcohol'.

Vast was komen te staan dat druivesap suiker bevat, dat na gisting brandbare wijngeest zich uit vloeistof laat distilleren, wijngeest die er voor de gisting niet was en dat tevens de suiker verdwenen is en niets dan koolzuurgas ontsnapte.

Door gisting wordt water niet gesplitst 'of men zou moeten beweren dat zuurstof en waterstof als water in suiker aanwezig zijn. En dat geloof ik niet, vooral omdat ik heb vastgesteld, integendeel, dat de drie elementen waar planten over het algemeen uit bestaan (les trois principes constitutifs), te weten waterstof, zuurstof en koolstof, in een staat van onderling evenwicht verkeren...'

Gasballetjes borrelen door een gistende vloeistof omhoog en een verstikkend gas verspreidt zich in de atmosfeer. Geen sprake van een ontbinden van water in zijn componenten, levenslucht en ontvlambare lucht. Gisting produceert stiklucht, koolzuurgas. Van Helmont had brouwersgas meer dan een eeuw geleden 'gebonden lucht' genoemd. Dat werd 'fixed air' bij de Schot Joseph Black en daarna bij de Engelsen, en 'air fixe' bij de Fransen. Vóór Lavoisier had niemand goed raad geweten met dat gas. Van Helmont wilde het gas dat uit veenplassen opborrelde, hoewel het niet geheel hetzelfde was, toch ook gebonden lucht noemen. Priestley bespeurde een overeenkomst met flogiston. Per slot van rekening ontpopte Joseph Black (1728-1799), hoogleraar te Edinburgh, zich als een grondlegger van de moderne scheikunde toen hij Van Helmonts proeven voortzette.

Is flogiston eigenlijk te beschouwen als een gebonden lucht? Black wees erop dat gloeiende houtskool, uitgeademde lucht en gistingsgas in een glasklok verzameld elk van de drie op een levende muis en een kaarsvlam een vergelijkbaar effect hebben. Drie bronnen van onbrandbare, dodende lucht. Alle drie 'fixed air'? Hij vond een eenvoudige kunstgreep uit om de aanwezigheid van 'fixed air' in een gasmengsel aan te tonen: laat het door helder kalkwater borrelen en dat water wordt troebel, zoals 'waterige melk'. Zou 'fixed air' steeds deel uitmaken van de atmosferische buitenlucht?

Black deed een grootse proef. Een ventilatieluik boven op een kerkdak voorzag hij van een afvoer die in een bak helder kalkwater uitmondde. Toen een talrijk gehoor een urenlange kerkdienst bijwoonde, leidde hij de uit de kerk opstijgende lucht door het kalkwater en het werd troebel. Zoals muizen produceerde de gemeente 'fixed air' (ca. 1757). Misschien had de proefneming eenvoudiger kunnen zijn, maar een meer schilderachtige en meer overtuigende bewijsvoering dan die van Black laat zich moeilijk bedenken.

Gewapend met deze en dergelijke gegevens uit Groot Brittannië en uit Zweden (Scheele), met vondsten door Frans en eigen onderzoek in de voorafgaande vijftienvintig jaar, begon Lavoisier in 1773 een nieuwe aanval op de ontraadseling van het verschijnsel ade-

men, de onafgebroken, levenslange relatie van organismen met hun omgeving. Terwijl 'air fixe' leven snel en volkomen uitdooft, is het gas toch de begeleider van het meest kenmerkende levensproces, ademhaling.

In 1777 zette Lavoisier een mus in een luchtdichte glasklok. Het dier stierf binnen een uur en het luchtvolume in de klok bleek met 1/40 deel te zijn verminderd. Vermindering van luchtvolume was te verwachten, want iedereen wist dat ademen lucht verbruikt. Nieuw was echter Lavoisiers waarneming, dat de vermindering van het luchtvolume reeds na een kwartier musse-ademing bijna maximaal is en dat in de volgende drie kwartier slechts 1/60 volumedeel verdwijnt en dit met steeds toenemende vertraging. De volgende mus stierf dadelijk in de restlucht die ook vlammetjes direct doofde, alweer welbekende verschijnselen. De flogistontheorie kon de gebeurtenissen ten dele goed verklaren: sterven en doven wel, maar de volumevermindering van de lucht niet.

De restlucht bleek kalkwater te troebelen. Dit sloot aan bij Blacks vondsten. Troebeling wordt door koolzuurgas veroorzaakt. Na voortgezette proeven kon Lavoisier in 1781 bewijzen dat 'air fixe' (of air crayeux = kalk- of krijtlucht) en koolzuurgas identiek zijn, niets anders dan koolstof en zuurstof verbonden.

Hardnekkig zocht Lavoisier verder naar samenhang tussen zuurstof, ademen, verbranding en atmosfeer. Black had sinds 1761 de weg gewezen, even eenvoudig als geniaal door methodisch uitgevoerde proeven. Meet voortdurend en meet zo nauwkeurig mogelijk, maar meet zowel de materiële werkelijkheid als de onstoffelijke. Meet ook warmte. Als vaste punten: smeltend ijs en kokend water (een werkwijze die Van Helmont voor het eerst had toegepast).

Bij vriezend weer zette Black (december 1761) twee kommen met dezelfde hoeveelheid water na elkaar buiten. Toen het water in de eerste kom bevroren en in de tweede kom tot 1 graad boven het vriespunt in temperatuur gedaald was, zette hij beide kommen tegelijk in een verwarmd vertrek. Na een half uur was het koude water zeven graden in temperatuur gestegen. Het ijs in de andere kom smolt langzaam en pas na 10 uur had het smeltwater een zeven graden hogere temperatuur bereikt, zoals in de eerste kom. Black berekende dat ijs '139° warmte' nodig had om te smelten en daarna, in hetzelfde tijdsbestek als het onbevroren, 1° warme water, zeven graden warmer te worden. Het was de eerste warmtemeting, het begin van de calorimetrie.

Uit toepassing van de opvattingen van Priestley concludeerde Black dat een hitte-'fluidum' zich met ijspartikeltjes verenigde en dat daardoor water ontstond. Aan zijn proef ontbrak een nauwkeurige begeleiding. Niemand beter dan Lavoisier kon die verschaffen. Tenslotte riep Lavoisier, twintig jaar later, de hulp van Laplace in.

Het was niet de eerste keer. Pierre Simon, markies De Laplace, was deelgenoot geweest van de fameuze waterproef in 1783. Hij zou zich ontwikkelen tot een wis- en natuurkundige, en astronoom van wereldfaam. Samen met Lavoisier maakte hij de eerste calorimeter in de geschiedenis.

In een emmer zetten zij een kleine kooi. Kooi en emmer werden in een wijder, ommantelend vat gezet. Daarna plaatsten zij een cavia in het kooitje en de emmer, rondom het kooitje, werd met ijs gevuld. Het ommantelende vat vulden zij vervolgens ook geheel met ijs. Zo verkregen zij een omhulling van smeltend ijs die alle van buiten komende warmte tegenhield en een temperatuur van 0° Réaumur van emmer met kooitje handhaafde. De omhulling van smeltend ijs kreeg smeltwaterafvoer.

De laag ijs die de kooi omgaf smolt door de warmte die de cavia afstond en werd van een eigen smeltwaterafvoer voorzien. Deze waterhoeveelheid was een maat voor de hoe-

veelheid warmte die de cavia verloren had.

Die warmte deed na 10 uur 306 gram ijs smelten. Men trof de cavia daarna niet alleen levend aan, maar hij bleek nog even warm als toen hij de kooi in ging. De aan het dier onttrokken warmte door het smelten van het ijs was door de levensfuncties opgewekt, met andere woorden, de warmteproductie van een ademend dier was gemeten.

Met andere proeven had Lavoisier de hoeveelheid gebonden lucht bepaald die een ademende cavia in 10 uur afgeeft. Een volgende stap was de bepaling van de gewichtshoeveelheid houtskool die nodig was om door verbranding dezelfde hoeveelheid koolzuurgas te maken. Ondanks enig verschil in de uitkomsten (de proefopstelling was zeker niet foutloos) scheen toch na weging dat evenveel houtskool als cavia vereist was om dezelfde hoeveelheid ijs te doen smelten. Bij benadering een voldoende overeenkomst om te besluiten dat de verbranding van een dode stof en het zuurstofverbruik van levende materie overeenstemmen, zij het dat een verschil tussen de gevonden cijfers nog nader onderzocht behoorde te worden.

In 1785 gaf Lavoisier zich opnieuw rekenschap van de afgelegde weg en vatte zijn conclusies samen. In de long ontsnappen koolzuur(gas) en water(damp) uit het bloed. Ademhaling is niets anders dan een trage verbranding, een oxidatie van koolstof en waterstof zonder vuurverschijnselen, maar overigens volkomen vergelijkbaar met de verbranding in een kaars- of lampolievlam. Dieren branden en verteren zichzelf (brûlent et se consomment). De warmte door deze verbranding opgewekt, verspreidt zich met het bloed door het hele lichaam.

A. Séguin, die Fourcroy en Bertholet eerder ter zijde gestaan had, pakte samen met Lavoisier het probleem van de ademende cavia opnieuw aan. Allereerst herhaalden zij de calorimetrische experimenten en kregen dezelfde uitkomsten.

Nu kwam aan het licht dat een cavia meer zuurstof verbruikt dan door de uitgedemde lucht als koolzuur terug wordt gegeven. Zou die ingeademde overmaat bij de uitgedemde waterdamp teruggevonden moeten worden (een watersynthese door het levende organisme) en zou dit eventueel het verschil in warmteproductie van een cavia en houtskool kunnen verklaren? Men moest het haast wel denken. Zouden de ademhalingsprocessen van mensen en cavia's dezelfde wetten gehoorzamen precies op dezelfde manier verlopen?

Door controle komt vast te staan dat cavia's in dezelfde tijd steeds dezelfde hoeveelheid zuurstof verbruiken, onverschillig of zij in atmosferische lucht of zuurstof ademen. Als zij stil zitten, want als de dieren voortdurend in beweging blijven stijgt het zuurstofverbruik aanmerkelijk. Hoe is dit met mensen gesteld? In de goede traditie van Van Helmont en Santorio stelde Séguin zich als proefcavia beschikbaar.

Hij kreeg een gasmasker op en terwijl mevrouw Lavoisier tekende en notuleerde, verademde hij zuurstof. Séguin en een cavia, in rust en in beweging, verbruikten zuurstof naar verhouding in gelijke mate. Toen hij vastte en in een onverwarmd, koud vertrek zat, verbruikte hij meer zuurstof dan in een goed verwarmde kamer. Hij at een copieuze maaltijd en kreeg zijn masker op: het zuurstofverbruik was aanzienlijk groter. Tussen maaltijden in daalde het verbruik.

Séguin trapte een kwartier lang een tredmolen en hij had veel meer zuurstof nodig dan zittend op een stoel. Zeven kilo tillen had hetzelfde gevolg. Deed hij dat dadelijk na een stevig maal, dan verviervoudigde het zuurstofverbruik. Bij alle experimenten controleerde Lavoisier zijn polsfrequentie en zijn lichaamstemperatuur. De polsslag versnelde en de temperatuur bleef nagenoeg gelijk.

Wat zij ook probeerden, een afdoend antwoord op de vraag waar het koolzuurgas gevormd werd, uitsluitend in de long of gedeeltelijk, of geheel, in het bloed misschien tijdens de spijsvertering, vonden zij niet.

De vroeger gevonden resultaten en geuite meningen (1777, 1780, 1785) bevestigden Lavoisier en Séguin in 1789:

Mém. Acad. Sci. 1789: 185: 'Bij zowel ademen als verbranding verschaft de atmosferische lucht de zuurstof en de verbrandingswarmte. Omdat de dierlijke materie zelf bij het ademen verbrandt, voert het bloed de brandstof aan. Indien de dieren niet voortdurend door de voedingsstoffen datgene zouden aanvullen wat zij verademden, zou de lamp weldra van olie verstoken zijn en het dier te gronde gaan, zoals een lamp dooft wanneer de vlam voedsel ontbeert.'

Zij zetten verder uiteen dat ademhalingsfrequentie en polsslag in relatie staan. Het tempo van de verbranding, de hoeveelheid geproduceerde warmte en het warmteverlies, kortom de ademhalingsactiviteiten, wijzigen zich al naarmate het inwendige fysiologische lichaamsevenwicht en een gebalanceerde uitwisseling met de buitenwereld dit vereisen. Overal waar nodig heeft de natuur in het lichaam regulatoren geplaatst om die evenwichten te handhaven.

Misschien schuilt een toespeling op de Revolutie, die zijn wereld steeds grondiger verwoestte, in Lavoisiers slotopmerking: 'de natuur heeft door het bestel van evenwichten het dierlijke organisme en de mens, een mate van zelfstandigheid en vrijheid toegekend ten aanzien van de buitenwereld; en de levensuitingen geven te verstaan dat het noodzakelijk is evenwicht te zoeken en te doen voortduren.'

De ongunst der tijden dwong Lavoisier en Séguin het onderzoek te beperken en te beëindigen. Nog in 1790 volgde een afsluitende studie over transpiratie, een verschijnsel dat bij het ademhalingsverloop een regelende en belangrijke rol speelt. Men moet hierbij een longtranspiratie (transpiration pulmonaire) onderscheiden, waarbij water in de lucht oplost en een huidtranspiratie (transpiration cutanée). In de huid komen water en warmte samen, het water verdampt en dit verkoelt het lichaam. Minder huidtranspiratie, minder afkoeling, en omgekeerd.

In 1792 stelde Lavoisier de vragen samen die de Académie als prijsvraag uitschreef om in 1794 (het jaar van zijn dood) beantwoord te worden. Antwoorden kwamen nimmer, want de Convention hief de elitaire Académie – een groep geleerden waar de Revolution geen behoefte aan had – in 1793 op. De vraagstelling bekroonde echter Lavoisiers levenswerk. Problemen die het hart van de biologie raken werden aan de orde gesteld, konden aan de orde worden gesteld op de wezenlijk nieuwe grondslagen die hij, duidelijker dan wie ook onder zijn tijdgenoten, had ontwikkeld, duurzaam en betrouwbaar.

'De planten halen uit de lucht die ze omringt, uit het water, en in het algemeen uit het delfstoffenrijk de voor hun leven als organismen onmisbare stoffen. De dieren voeden zich met planten of met andere dieren die zich weer met planten voedden. Bijgevolg zijn de stoffen waarmee zij zich ontwikkelen uiteindelijk steeds aan de atmosferische lucht en aan het delfstoffenrijk onttrokken. Anderzijds geven gisting, rotting en verbranding voortdurend aan de atmosfeer en aan het delfstoffenrijk de elementen (principes) terug die de planten en de dieren wegnamen.

Op welke wijze gaat de natuur te werk bij die kringloop (circulation) tussen de drie Rijken? Hoe vormt de natuur vergistbare, brandbare en aan rotting onderhevige substanties (substances) met behulp van stoffen die zelf geen van deze eigenschappen bezitten?

De oorzaak en het verloop van die verschijnselen bleven tot op de huidige dag gewikkeld in een nagenoeg ondoordringbare sluier. Omdat verbranding en rotting middelen zijn die de natuur toepast om aan het delfstoffenrijk de bouwmaterialen terug te geven die zij wegnam om planten en dieren te vormen, vermoedt men dat de vorming van plant en dier processen zullen zijn die tegengesteld verlopen aan de processen die verbranding en verrotting veroorzaken.' (oorspronkelijke tekst bij Van de Velde 1943: 24/25).

Over water, lucht en warmte (vuur) was, eind 18e eeuw, een onvergelijklijk veel betere kennis ontstaan binnen de natuurwetenschappen. Het element lucht – volgens de biofilosofen van de Oudheid en zeventienhonderd jaar daarna – bleek een mengsel van twee gasen te zijn en een daarvan de levensfactor. 'De fakkel van het leven ontvlamt op het ogenblik dat het kind voor de eerste maal ademhaalt en zal eerst doven bij zijn dood.' Denkend aan de Prometheus-sage, hoe Prometheus het vuur uit de hoogste lucht op aarde bracht, schreven Lavoisier en Séguin: 'Soms is het verleidelijk te geloven dat de Ouden eigenlijk verder waren doorgedrongen in het heiligdom van het weten, dan wij denken.'

Lavoisier had met zijn prijsvraag de formule voor het cyclische samenspel, de *fysis* van de levende en de dode stof, gegeven. Dank zij zijn werk en de bijdragen van zijn medewerkers en tijdgenoten was het klassieke model van die eeuwige en ononderbroken kringloop herboren en hernieuwd toegankelijk gemaakt.

Driemaal verwees Lavoisier in zijn vraagstelling naar rotting. Dit overzicht van de ontdekking van de voornaamste bouwstoffen van de organismen zou een aantekening moeten bevatten over stikstof. Ik moet het bij de volgende passus laten.

De atmosferische lucht was gebleken in hoofdzaak een verstikkend gas te zijn (p. 446) dat, anders dan zuurstof en koolzuurgas, weinig vatbaar was voor experimenteel (fysisch) onderzoek. Priestley had boven kwik in zijn glasklok ammoniakgas uit rotting kunnen opvangen (1771). Dertien jaar later kon Berthelot ammoniak in waterstofgas (gaz hydrogène = watermakend gas, of gaz inflammable aqueux = ontvlambaar watergas) en stikstof ontbinden. Cavendish bereidde tussen 1785 en 1788 uit salpeterzuur hetzelfde levensvijandige gas.

In 1789 verbond Lavoisier chemie en biologie nogmaals door zijn mededeling dat de rotting van planten niets anders is dan de volledige ontbinding van alle bouwstoffen van het plantenlichaam, zodat 'principes constitutifs' als gassen vrijkomen en de aardelementen als humus achterblijven. Indien men echter dierlijke resten aan de plantaardige materialen toevoegt, dan bevordert dit een anders gearde rotting. De oorzaak is dat dierlijke stoffen *azote*, stikstof, bevatten en die stikstof verschijnt door rotting in de vorm van ammoniak.

De chemie begon zijn loop en richtte zijn koers nauw verbonden met de biologie: de fysiologie gaf door zijn nieuwe inhoud een nieuwe betekenis aan de anatomie en ontwikkelde zich in de 19e eeuw snel tot een autonome wetenschap.

9. De Verlichting begint in Engeland; Locke tot Newton

In de 17e-eeuwse biologie gaven eigen waarnemingen en conclusies steeds meer de doorslag als beweringen van voorgangers strijdig bleken te zijn. Biologische opvattingen van klassieke oorsprong, van vroegere filosofen, theo- en biologen of medici bleven ge-

handhaafd voor zover zij de kritiek van eigen, zelf verworven bevindingen konden weerstaan. De resultaten van deze, gewoonlijk materialistische en mechanistische natuurbeschouwingen, lieten zich niet ontkennen of wegpraten; zij ontmaskerden taboes en oefenden een inspirerende invloed uit.

Platoon had de fundamenten gelegd voor het klassieke rationalisme en Aristoteles de richtlijnen voor de biologie toegevoegd. Beiden leerden dat van de hogere organismen slechts de mens, en die alleen, van nature voorzien is van aangeboren inzichten, begrippen en normen. De mens, een microkosmos, is deel van de macrokosmos en de levende natuur is in zijn geheel een samenhangend bestel, is logisch en doelmatig, goed en begrijpelijk en kan niet anders zijn. Dit model aanvaardden de theologen in de eeuwen van onze jaartelling zonder bezwaar. Het was echter noodzakelijk Platoons wereldziel door God te vervangen.

Bij Augustinus hebben wij dit gekerstende klassieke rationalisme aangetroffen, gewijzigd in zoverre dat de Aristotelische drang om te willen weten over het leven op aarde, over het worden en het zijn van de levende organismen, in het rationele denken van de volgelingen van Augustinus verdwenen was. Mensen bezitten een Godgegeven intuïtie, een nooit versagend bevroedend weten. Vast daarmee verbonden zal weliswaar de rede ons – mocht de wens daartoe zich voordoen – de levende natuur doen verstaan. Geloof zal zowel de micro- als de macrokosmos verduidelijken, ook waar ratio niet kan doordringen.

Geholpen door Thomas van Aquino trok Descartes vroeg in de 17e eeuw een grenslijn tussen de buitennatuurlijke en de natuurlijke wereld, een scheiding die tevoren bestond, ook vóór Thomas al, maar toen nog geen afscheid, geen strikte begrenzing, kon en behoefde te zijn. Descartes' denkpatroon liet zich voegen zowel binnen het klassieke als binnen het christelijke rationalisme, zowel biologisch als theologisch. Malebranche (p. 389) op zoek naar de waarheid, bewees het.

In de 17e eeuw schoven Spinoza en Leibniz de bijbel als gids voor natuurwetenschappen ter zijde en van Platoons meetkundig wereldbeeld ontwikkelden zij naar wiskundig fatsoen, *more geometrico*, varianten met grote gevolgen voor de biologie. Bovennatuur erkenden zij ten volle maar voor het hanteren van de natuur en de biologie in het bijzonder verschaften zij de menselijke ratio een zeer veel verbeterd instrument: de vernieuwde wiskundige methode die de bijbel, Cusanus en Galilei al zo overtuigend hadden bepleit.

De materialisten begroetten de nieuwe wiskunde als een doeltreffend middel om dode en levende natuur te verklaren, gepaard aan waarnemingen en proefondervindelijk onderzoek, kortom een opnieuw gevormde empirische biologie. Eenmaal op dreef maakten wiskunde en empirisme in samenspel de Oude Wereld oud, en de 17e eeuw de aanloop naar een nieuw tijdperk in de biologie.

De empiristen wezen bij uitsluiting zintuiglijke waarnemingen aan als de eerste en enige bron van kennis. Ervaring ordent deze waarnemingen en met ratio, mathematisch geschoold, als hoogste gezag verwerft men een sluitend begrip van de stoffelijke wereld, de levende organismen inbegrepen. Dit sloot aan op de leer van grote natuurfilosofen, van Roger en Francis Bacon, Galilei en hun geestverwanten.

Newton, wiskundige, natuurkundige, geleerd en gevoelig als geen ander, begreep dat aan menselijk weten grenzen gesteld zijn die nooit, en zeker niet door natuurwetenschappen, overschreden zullen worden. Een analyserend empirisme en wiskundig verwerkte resultaten van waarnemingen leiden tot het hoogst bereikbare niveau dat voor natuurwetenschappelijk weten bereikbaar is. Samen met Locke's en met Christiaan Huygens' opvattingen vormde Newtons natuurleer de kern van de opbloei der 18-eeuwse natuurwe-

tenschappen die Verlichting genoemd wordt, in het Engels Enlightenment, in het Frans Lumières, in het Duits Aufklärung. De kern van de Verlichting was een groep deïstische denkers en onderzoekers, empiristen, realisten, vrijbuiters in de wereld van de zichtbare werkelijkheid en bewonderende getuigen van een bovennatuurlijke Macht die de kosmos duurzaam ordende. Zij verwierpen de Kerk en de clerus en handhaafden het bovennatuurlijke hetgeen hen de woede van de theologen op de hals haalde, een woede die zij in de regel aan den lijve voelden. De brandstapel was gedooft, maar de gevangenen stonden wijd open. Het verhinderde niet dat in de Verlichting de methoden en doelstellingen voor natuuronderzoek omschreven werden die in wezen tot in onze dagen bleven gelden. De huidige grondslagen voor de biologie ontwikkelden zich volgens 18e-eeuwse inzichten.

Op allerlei manieren bleef het wijsgerig denken verweven met de ontwikkelingen in de biologie. Toch kan zelfs een grove schets van de systemen der 17e- en 18e-eeuwse filosofen hier geen plaats krijgen. Ik kies op grond van relaties met contemporaine en latere levenswetenschappen enige gegevens uit de wijsbegeerte van die periode.

Zelf kijken en daarna trachten te begrijpen, ervaren, leren door en uit de contacten met de wereld rondom waren sinds de Middeleeuwen kenmerkend voor het denken van veel bewoners van de archipel Groot-Brittannië. Op deze voedingsbodem verschaftte een 16-eeuwse koninklijke theologie de eilandbewoners een eigen Kerk, een onderneming die slaagde, want hij was in harmonie met de geografie en met de geestelijke gesteldheid van de betrokkenen. Engelstalige filosofen en biologen schreven, onderzochten en overdachten in hetzelfde klimaat en het leidde tot de eerste en onweerstaanbare impuls voor een opbloei van wetenschappen en cultuur in wijdere zin, de 18e-eeuwse Enlightenment.

Als voorloper had Roger Bacon de scholastieke slimmerds bestreden en schade toegebracht (IV.2). William van Conches (III.16) en vooral Willem van Ockham (IV.3) drongen door een hecht geconstrueerd realisme de haarkloverijen der Middeleeuwse scholasten op het vasteland verder terug. Zij maakten het realisme voor biologisch onderzoek en biologisch denken tot een empirisch-nominalistische denkwijze, die gestaag in kracht toenam. Francis Bacons voorschriften van rond 1620 komen aan de orde op p. 279 en in XI.21.

Later, in de 17e eeuw, bracht Hobbes, aansluitend op Demokritos, Epikoeros en Lucretius het materialistische empirisme krachtig naar voren.

Thomas Hobbes (1588–1679), gouverneur en secretaris van Cavendish (VII.6), bezocht Frankrijk. Daar had hij contact met o.a. Mersenne, Gassendi en Descartes. Hij gaf met nadruk te kennen dat elke verandering of beweging het gevolg is van een meetbare oorzaak. Alle natuurkennis berust op wiskunde en bovendien zijn alle levensuitingen causaal bepaald en dus noodzakelijk zo zoals zij zijn (determinisme). Een organisme is een mechanistisch en materialistisch geheel en al verklaarbaar bestel.

Elk mens heeft van nature recht op alles en de levende natuur is dan ook een strijdtooneel, een eeuwigdurend gevecht tussen alle levenden om te veroveren en te overleven (*bellum omnium contra omnes*). Lijfsbehoud dwingt de gemeenschap om normen in te voeren, de staat zal deze vaststellen en opleggen, en de burgers zullen gehoorzamen.

Lust of tegenzin staat direct in verband met een vlotte of een gebrekkige bloedsomloop. Zintuigen zijn het enige middel om kennis op te doen (sensualisme). Ziel is een woord voor een aangeleerd bijgeloof. Staatsdespotisme en atheïsme zijn vanzelfsprekend en het onvermijdelijke gevolg van de natuurlijke staat van zaken. Terwijl ik de verzoeking weersta Hobbes' leer aan de geschiedenis te toetsen noteer ik hoezeer zijn stellingen tot uitdrukking zouden komen in het Darwinisme. Darwinisme is de biologische beschrijving van het 19e-eeuwse industrialiserende Britse imperialisme. Misbruikt voor politieke doe-

leiden, werden Hobbes' en Darwins theoriën grondslagen van enige 20e-eeuwse staatsvormen.

Omstreeks de jaarwisseling 1670/1671 konden John Locke en een half dozijn vrienden het niet eens worden over de bijbelse mededelingen en de wijze waarop die begrepen moesten worden. Dit gebeurde tijdens een bijeenkomst in Oxford, in de tijd van het Invisible College (p. 288). Zij kwamen overeen dat, om vruchtbaar over zulke kwesties te kunnen praten, eerst vast moest staan wat binnen en wat buiten bereik van menselijk begripsvermogen ligt. Locke beloofde voor de volgende bijeenkomst een nota te maken aan de hand waarvan het gesprek met uitzicht op conclusies kon worden hervat. Bij die gelegenheid moest hij echter erkennen dat hij niet in zijn pogingen geslaagd was.

Twintig jaar later verscheen *Essay Concerning Human Understanding*. Het werd beoordeeld als een slecht gecomponeerd, langdradig werk, ongeveer negenhonderd bladzijden druks. Toch oefende dit 'opstel' van Locke (hij was, naar 's lands zede, verzot op understatement) in de Westeuropese cultuur een blijvende invloed uit. Het formuleerde een denkwijze die eigen was aan veel geleerden van de 18e eeuw en handhaafde zich, in de 19e en 20e eeuw van lieverlede op een meer bescheiden plaats; een voor wijsgerige stelsels ongebruikelijk lange levensduur. De biologie onderging zijn invloed tot op de huidige dag.

Locke's bezonnen en koele leer verhoogde de kwaliteit van veel onderzoek en bevrijdde het interpreteren van de resultaten van spinrag. Voltaire trof de kern:

'Toen zoveel redemeesters de roman van de ziel geschreven hadden, kwam een wijze die hem doodkalm naar het verleden verbande. Locke heeft de mens duidelijk gemaakt wat het menselijk verstand vermag, zoals een hoogbegaafde anatoom verduidelijkt waarover het menselijk lichaam beschikt. Steeds bedient hij zich van de fakkel der natuurwetenschappen. Nu eens durft hij te bevestigen en dan weer trekt hij in twijfel.'

John Locke (1632, Wrington, Somerset - 1704, Oates, Essex) was de oudste zoon van een puriteinse rechtsgeleerde. Zijn vader begeleidde bedachtzaam zijn sobere maar veelzijdige opleiding en gaf hem genegenheid en begrip. Hij studeerde in Oxford (1652) waar hij Grieks zou gaan doceren (1660) en studeerde bovendien wiskunde en medicijnen met het gevolg dat hij een gewaardeerde arts werd. Het Invisible College rekende hem tot de vaste bezoekers. In 1665 bezocht hij Kleve in diplomatieke dienst, weigerde na zijn terugkeer (1666) bevordering en voortzetting van zijn buitenlandse dienst en gaf de voorkeur aan voortgezette studie in Oxford. In 1668 werd hij lid van de Royal Society. In overheidsdienst vervulde hij verschillende posten van economische en politieke aard.

Van 1675-1679 woonde hij in Frankrijk, meestal in Montpellier om zijn studies voort te kunnen zetten in een voor zijn zwakke gezondheid gunstig klimaat. In 1678 was hij korte tijd in Parijs, waar hij contacten had met de verlichte Franse filosofen. Na een half jaar keerde hij naar Engeland terug. De politieke onrust in Engeland bracht Locke ertoe naar Holland uit te wijken (1683). Van Engeland uit wist men hem toch nog, met behulp van geestverwanten, op te jagen, zodat hij van Leiden naar Utrecht en daarna o.a. naar Rotterdam moest vertrekken. De bescherming van de Arminianen (die vóór alles verdraagzaamheid tegenover andersdenkenden bepleitten) verstevigde zijn positie.

Hij was, hoogstwaarschijnlijk, enige tijd adviseur van Willem III van Oranje. In 1689 keerde hij terug naar Engeland, terwijl een maand later zijn *Brief over Verdraagzaamheid (Epistola de Tolerantia)* in Gouda verscheen. Nog geen jaar later kwam zijn standaardwerk *Essay Concerning Human Understanding* (1690) van de pers. Binnen 10 jaar versche-

nen vier gewijzigde heruitgaven en in 1700 een Franse editie die ervoor zorgde dat Locke's leer in heel Europa bekend en geaccepteerd werd. Na enige functies in rijksdienst overleed hij. Zijn leven werd gekenmerkt door verdraagzaamheid en respect voor de overtuiging van anderen, dienstbaarheid in het algemeen belang en een volhardend zoeken naar objectiviteit. Ik doe een poging om uit zijn werk te kiezen wat voor de biologie van betekenis werd.

Voor zover Hobbes het empirisme verdedigde, wilde Locke hem volgen. Zintuigervaringen zijn primair en het kenproces is de ordening daarvan door het logisch verstand verricht. Dieren worden eenvoudige, directe indrukken gewaar. Mensen ook, maar die zijn in staat eenvoudige gewaarwordingen tot complexe begrippen samen te stellen. Locke slaagde er niet in een scherpe grens tussen 'eenvoudig' en 'complex' te trekken.

Alle natuurverschijnselen zijn gevolgen van het gedrag van materie en de kennis van die gevolgen is toereikend voor het leven, het gedrag en het denken van de mens. Dat is Hobbes, maar Locke damde de vaart van die heldere en harde bewering af door het opwerpen van twijfel. Descartes had zijn Discours niet voor niets geschreven, ook al paste Locke de twijfel in andere zin toe dan de Cartesianen. Hij wees erop dat materie een mistig woord is, zonder goed omschreven inhoud. Erger nog, het is mogelijk dat buiten de materie een bovennatuur bestaan kan, en indien er een bovennatuur bestaat laat zich niet vaststellen of die in de stoffelijke wereld werkzaam is. Locke ontkrachtte deze laatste uitspraak wel wat door zich op zijn verzoek in de laatste ogenblikken van zijn leven psalmen voor te laten lezen.

Hoe dan ook, verklaarde Locke, de begrensde mens beschikt niet over het vermogen zich over God, over oneindigheid of bovennatuur enig inzicht te verschaffen. Nooit zullen wij in staat zijn te weten of sommige levende wezens, die onmiskenbaar uit materie bestaan, kunnen denken of niet. Kan materie denken?

Deze rechtstreekse vraag onthult de verwarring die tweeduizend jaar de discussies beheerst had. Nog afgezien van het ontbreken van een bevredigende definitie van 'denken', vervolgde Locke, is geen natuurwetenschappelijke aanpak 'denkbaar' die deze kwaliteit van de materie kan bevestigen of ontkennen. Misschien heeft een *prima causa*, God, materie in staat gesteld te 'denken': wij weten het niet en wij zullen het, voor zover zich laat denken, nooit weten.

De theologen waren met deze conclusie allerminst tevreden. Men herkende stellingen van Pyrrhoon (p. 1111), twijfelende onzekerheid en zelfs een erkenning van onmacht. Terecht overigens: Locke en Pyrrhoon zijn het eens: alle leerstukken (*dogmata*) en elke leer (*doxa*) missen vaste grond. Beiden wezen op verschillen in oordeel over dezelfde zaken van verschillende mensen op verschillende tijdstippen, op de gedaanteverwisselingen van voorwerpen, op de veranderingen in erkende waarheden en gebruiken in de loop der tijden bij hetzelfde volk, enzovoort.

Locke legde uit dat aangeboren normen en waardebesef – kenmerkend voor de mens – niet werkelijk aanwezig zijn. Beschouw de mens wereldwijd en merk dan op, zei Locke, dat volken buiten de invloed van de Europese cultuur grondig verschillende opvattingen hebben over leven en dood, ethiek, gedrag ten aanzien van elkaar, of over religie. Om zijn mening te steunen voerde Locke allerlei baarlijke onzin aan over volksgebruiken in verre en vreemde landen die missionarissen en andere 'ooggetuigen' debiteerden.

Let ook maar eens op kleine kinderen, betoogde Locke. Zij bezitten geen normen, geen aangeboren begrippen (no innate ideas). Sterker nog: een mensenverstand is bij de geboorte te vergelijken met een vel wit papier, een lege kast. Ervaringen, opvoeding en lessen

zullen dat papier beschrijven, moeten de kast vullen. Gaandeweg leert het redelijk verstand uitsluitend invloeden van buitenaf gehoorzamen en ordenen.

Aristoteles had dezelfde opmerking gemaakt bij de behandeling van zijn *tabula rasa*-theorie. De *tabula rasa* was het glad gestreken, bewaste schrijfplankje uit de Oudheid. Dit symbool van pasgeborenen stamt van hem. De oude meester voegde hieraan echter toe dat zielen van verschillende aard en kwaliteit voor en na de geboorte onafgebroken bezig zijn met de uitvoering van een ingebouwd, tevoren vastgesteld, plan.

Leibniz had andere bezwaren (VII.1). Ik denk dat Aristoteles en Leibniz beiden een antwoord aan Locke, dat het witte papier beschreven zal worden met een tekst waarvan de voor de lezer begrijpbare inhoud tevoren vaststaat, zouden hebben gesteund.

Nageslacht erft maar weinig eigenschappen van voorouders, meende Locke, een gering aantal oppervlakkigheden, en nog minder eigenschappen van enige diepgang. Hij liet de vraag onbeantwoord waarom kinderen die hun ouders missen en daarom afzonderlijk in andere milieus opgroeien toch, na verloop van jaren, ontegensprekelijk eigenschappen blijken te bezitten – lichamenlijk en geestelijk – die veel nauwer met die van de ouders overeenstemmen dan een toevalligheid aannemelijk zou kunnen maken.

Elk antwoord zou Locke gedwongen hebben zijn monisme – het universum als een materiële wereld met onkenbare grenzen – te verzaken. Het levende organisme zou dan een tevoren ingebouwde structuur bezitten en materie niet vrij zijn. Het zou de daadkracht van het milieu, van het toeval, aan banden gelegd hebben en de uitwerking van materie op materie (omgeving en lichaam) gekoppeld hebben aan bindende, misschien immateriële factoren. Dit verdroeg Locke's leer niet. Niettemin, Locke zag zich geplaatst tegenover de feitelijkheid van de levende organismen, hun eigenaardig bestaan gekenmerkt door een beperkte onafhankelijkheid, naar het scheen, van de dode materie. Welbeschouwd scheen leven nu juist in die onafhankelijkheid te schuilen.

Levende wezens vertonen soms onvoorziene reacties, soms onlogische of zelfs nadelige reacties op de omgeving. Wordt hun handelen gedreven door immateriële impulsen? Impulsen die alle een materiële *causa* hebben? Hoe komt het en hoe kan het dat materie in dode stof nalaat wat hij in levende vanzelfsprekend veroorzaakt? Het noodzaakt Locke zichzelf de vraag te stellen: 'Zal de studie van de levende natuur ooit tot een mate van zekerheid leiden die zo'n studie tot een ware wetenschap zou maken?' Locke moet het betwijfelen en indien men wetenschap wil beperken tot de mathematische zekerheid van natuurwetten die op dode materie passen, dan schijnt het mij toe dat Locke ruimschoots reden voor die twijfel had. Zijn leer stoelt niet op 'leven' maar op dood en onderstelt a priori de materie als alvermogenend en autonoom binnen de concrete wereld. Omdat Locke toegaf onzeker te zijn over een buiten-materiële wereld of niet aan materie gebonden krachten, blijft er onzekerheid over het al dan niet deel hebben van immateriële invloeden op levensverschijnselen.

De biologie bedreven binnen Locke's actualiteit is daarmee tot materiestudies herleid en het onderzoek van de levende natuur is strikt daaraan gebonden. De resultaten van deze gedragsregel namen voortdurend toe in omvang, profijt en veelzijdigheid, steeds sneller en ingrijpender, zodat zij zelfs in de tweede helft van de 20e eeuw wereldwijd de samenleving van de mensen aantastten.

Locke bevorderde de materialistische biologie die gevestigd was op de voorschriften van Galilei, Bacon en Descartes. Indien zijn erkenning van buitenmenselijke mogelijkheden meer dan een lippendienst was, meer dan een theoretische bescherming, behoort Locke noch tot de orthodoxe materialisten, noch tot de biofilosofen. In dat geval neemt hij een

middenpositie in. Zijn systeem is, zo opgevat, een brug tussen de volstrekte materialisten (zoals d'Holbach) en de Newtonianen.

Anthony Collins (1676–1729) voerde de filosofie tot uitkomsten die zijn leermeester Locke niet bedoeld had. Collins sloot zich bij Hobbes aan en ging bovendien het christelijk geloof en elk spiritualisme te lijf. Materialisme en atheïsme vond hij de enige zekerheden. *A Discours of Freethinking* (1713) kluisterde de vrijdenkers onwrikbaar vast aan de materie. Collins had op de Franse filosofie in die tijd veel invloed. Veel minder op de biologie, ofschoon La Mettrie zijn inzichten min of meer uitwerkte.

Aan George Berkeley (1685–1753), Iers geestelijke van Engelse afkomst, waren Platoon's inzichten niet onopgemerkt voorbij gaan. In de eerste helft van de 18e eeuw onderzocht hij Locke's empirisme en kwam tot andere resultaten dan Collins. Berkeley bewees dat zintuiglijke waarnemingen alle objectiviteit missen en dat had catastrofale gevolgen voor een in praktijk gebracht materialisme.

Omvangrijke werken waarin empirisme en idealisme tot samengaan werden gebracht, werden in de tweede helft van de 18e eeuw geschreven door een Schot, David Hume (1711–1776). Zij verkondigden een wijsgerig systeem dat de mens analyseert als een opeenstapeling van gewaarwordingen (sensations) waarbinnen het 'ik' fungeert als een schouwend en onzeker bewustzijn. Gewoonte en herhaling leggen verbanden tussen ervaringen, waardoor een indruk van 'noodzakelijkheid' ontstaat en van de weeromstuit leest men daar oorzaken (causa's) uit af. Hume's model komt weer terug bij de verdediging van afstammingstheorieën en bij Kant, de laatste filosoof van de Verlichting die sommige van zijn stellingen steunde op standpunten van zowel Berkeley als Hume. De beide laatsten waren toonaangevend onder de Britse empiristen die bij het vormen van begrippen en beoordeling van levensverschijnselen een richtende intuïtie toch enige invloed toekenden. In dat opzicht herinnert hun leer aan die van Aristoteles en zijn beslissing dat als bij de beoordeling van levensuitingen een botsing ontstaat tussen waarneming en intuïtieve veronderstellingen, waarneming de doorslag bij besluitvorming moet geven.

De leidende natuurfilosoof van de 17e eeuw, bouwmeester van de Verlichting, hebben we eerder ontmoet: Isaac Newton (p. 283–284). Uit zijn werk (1687, *Principia*; 1704, *Opticks*) en beschouwingen licht ik slechts enige gegevens, voldoende om de herboren natuurstudie tijdens de 18e eeuw in zijn ontwikkeling te kunnen volgen.

Voor Descartes waren zintuiglijke waarnemingen bedriegelijk. Wetenschappelijke zekerheid achtte hij bereikbaar met behulp van de wetten van de materie en mechanistische causa's. De gevonden feiten daaraan getoetst en daarmee verklaard verschaffen het ware inzicht, bevestigd weten. Newton (en Locke) verdedigden vastberaden een omgekeerd gericht natuuronderzoek. De mens is uitstekend in staat goed waar te nemen en daarna de empirisch gevonden feiten bijeen te brengen. Uit de feiten kunnen, inductief, natuurlijke regelmatigheden afgeleid worden. Nimmer mogen de drie volgende denkbakens uit het oog verloren worden. Allereerst, een feit is geen geïsoleerd verschijnsel, geen apart ding, het staat nooit los en is ook in zichzelf nooit geheel te doorgronden. Ten tweede, analyse van elke waarneming, elk feit, is geboden. De analyse kan en moet steeds verder voortgezet worden en eindigt nooit. Ten derde, de wetenschap van de levende natuur ontsnapt aan de precisie van de meetkunde; die stelling nam Diderot over.

De kosmos, ons zonnestelsel, bergt een door God geschapen ordening in zich die waarneembaar is maar onverklaarbaar. De logica van de feiten regeert. De werkwijze van de

empirische natuuronderzoeker is de beschrijving van zijn waarnemingen. Dit kan leiden tot een omschrijving van algemene, natuurlijke bindingen, met aantekening dat zulke structuren niet definitief, nooit volkomen begrepen en niet duurzaam zijn. Nooit kan een onomstotelijk en fundamenteel a priori dienen als uitvalspoor voor natuuronderzoek, en als verklaring van het geheel der waarnemingen.

Dit alles kon niet verhelen dat de Newtonse methode een onderstelling toch moest toelaten. Newton gaf de formule zelf: 'Steeds is de Natuur met zichzelf in harmonie' (*Natura est semper sibi sonora*). Zoals de zwaartekracht hemellichamen bestuurt beheerst de zwaartekracht alle dingen, overal en altijd. Weliswaar is er geen zekerheid dat zwaartekracht niet eens anders geïnterpreteerd moet worden of moet wijken voor een meer algemene natuurwet; hoe dan ook, de Natuur is uniform. Een analogie doet zich voor onder levende wezens: dezelfde zedewetten kenmerken alle mensen, talloze variaties en volksgewoonten ten spijt.

Veel van Newtons opvattingen vinden we terug in gelijktijdige verhandelingen van Christiaan Huygens (1629, 's-Gravenhage - 1695, *ibid.*), geniaal wis- en natuurkundige, zoon van Constantijn, de dichter. Hij was, zoals Newton, lid van de Royal Academy en zoals Hartsoeker (XI.27) van de Académie Royale. In 1678, dus vóór de verschijning van *Principia*, schreef hij tijdens zijn verblijf in Parijs (1666-1680) *Traité de la Lumière* (pas verschenen in 1690). Daarin zette hij met nadruk uiteen dat natuurwetenschappen onmogelijk dezelfde nauwkeurigheid en doorzichtigheid als wiskunde kunnen bereiken. Natuurwetenschappers moeten zich met een aan zekerheid grenzende waarschijnlijkheid vergenoegen en die als bewijs aanvaarden. Als de conclusies uit een hypothese getrokken door experimenten en ervaringen kloppen en nieuwe feiten of voorvallen volgens voorspelling zich zullen melden, is het best bereikbare bewijs geleverd.

W.J. 's-Gravesande (1686-1742) en zijn leerling en opvolger als hoogleraar te Leiden, P. van Musschenbroek (1692-1761) betoogden - midden 18e eeuw - dat het Newtonse dogma over de uniformiteit van de natuur onontkomelijk is. Materiegedrag leert ons natuurwetten, maar geen methode om essentiële van afgeleide materieëigenschappen te onderscheiden. Hoe kan men weten of regelmatigheid in materiegedrag aan de materie zelf of aan van Godswege opgelegde eigenschappen toe te schrijven zijn? Echter, de uniformiteit van de natuur moet de mens aanvaarden, want die zekerheid is in zijn denkvermogen verankerd en wordt vereist door de samenleving: menselijk onderzoek is zonder dat axioma onmogelijk. De Newtonse leer dwong de religie en de natuurwetenschap in dezelfde positie: onderzoek en ratio binnen de concrete werkelijkheid van de wereld en daarbuiten vrijheid van schouwen.

Om de heersende opvattingen onder biologen aan het slot van de 17e eeuw en in de 18e eeuw binnen het kader van hun tijd, te kunnen benaderen moet worden bedacht dat in de 20e eeuw biologiestudies zowel inductie als deductie als methode toelaten, terwijl de experimentele onderzoekers met zoveel mogelijk nadruk aan inductie voorrang geven. Locke en zijn geestverwante tijdgenoten hielden zich niet bezig met de polen van inductie en deductie. Een slotsom is voor hen het resultaat van logische overdenking, het afsluiten van een reeks of keten van gevolgtrekkingen en of nu de weg van het bijzondere naar het algemene (inductie) of van het algemene naar het bijzondere (deductie) voert is voor hen onbelangrijk.

Bacon had door zijn methode (accumulatie en experiment) zekerheid beloofd, Galileo, Descartes en Leibniz hadden wiskunde als middel toegevoegd, Locke bakende het terrein

af – de materie – en legde onbeschreven papier gereed om de waarnemingen te noteren terwijl de vier laatstgenoemde wijsgeren in koor als corrigerende behoedzaamheid de twijfel voorschreven. De ordenende rede zal als hij zo toegerust te werk gaat, de voor mensen ware staat van zaken geheel en al aan het licht brengen. Op deze bouwvakker voelden veel biologen zich thuis als nooit tevoren. Een beperkt kenvermogen nam men, verheugd over de hoopvolle vrijheden daarbinnen en verheugd over de vloed van antwoorden die de ondervraagde materie gaf, niet al te ernstig. Newton merkte weliswaar op dat iedere geslaagde stap vooruit in ons weten honderd erkenningen van ons niet-weten in zich bergt, maar de weg was gebaand, het landschap veelbelovend en de verre horizon ternauwernood zichtbaar.

10. Strijdlustige biologie in het Verlichte Frankrijk; Voltaire

Geïnspireerd door het Engelse voorbeeld ontwikkelde de Verlichting zich in Frankrijk voorspoedig en hartstochtelijk, kleurig en hand in hand met de biologie.

Het meesterschap van François Marie Arouet (1694, Parijs – 1778, *ibid.*) over de taal maakten hem tot een van de invloedrijkste schrijvers van zijn tijd en voorgoed van de Europese cultuur. Zijn geschriften zijn gekenmerkt door een trefzekere kritiek en satire, door een warme en schrandere belangstelling voor alle gebeurtenissen, alle geestesstromingen en voor de woorden en de daden van zijn tijdgenoten. Zijn beschouwingen over biologische vraagstukken zijn onmisbaar bij elke historische studie over levenswetenschappen in de 18e eeuw.

François werd opgevoed bij de jezuïeten (1704–1711). De daar geleerde directe betoogtrant, het lichtvoetige spiegelgevecht dat het jezuïetische argumenteren eigen is, zouden zijn taal en stijl blijven kenmerken, ook al ontwikkelde hij zich in de loop der jaren tot een verbitterde vijand van alles wat met clerus of kerkelijke macht van doen had. Hij werd snel populair bij de vrijdenkers door zijn spottennijen met de hoge heren en zijn ontmaskering van lege praat. In de Bastille mocht hij tot bezinning komen (1717–1718) en na die verplichte retraite nam hij de naam Voltaire aan.

Het hielp niet. Na een nieuw verblijf in de Bastille werd hij het land uitgezet en woonde drie jaar in Engeland. Gloeiend van geestdrift over de nieuwe perspectieven van denken, onderzoeken, leven, kwam hij terug in zijn vaderland, een vurige bewonderaar van Locke, vol verering en respect voor Newton. Hij begon direct met de publikatie van *Lettres Philosophiques* die in 1734 in Rouen gedrukt werden (als oorsprong staat Amsterdam vermeld om de speurhonden te misleiden en een compliment voor Holland). De uitgever verzeilde dadelijk in de gevangenis, de bundel werd op last van het parlement van Parijs in het openbaar verbrand en tegen Voltaire werd een arrestatiebevel uitgevaardigd. De gezochte was intussen ijlings naar Lotharingen uitgeweken. Hij voegde in de jaren 1748–1751 het volgende naschrift toe aan de dertiende Brief aan de heer Locke, die een overzicht is van de voornaamste biologische vraagstukken omstreeks het midden van de 18e eeuw.

‘Veronderstel dat een dozijn degelijke filosofen op een eiland bijeen zijn waar zij nog niets anders dan planten te zien hebben gekregen. Zo’n eiland is erg moeilijk te vinden, laat staan twaalf degelijke filosofen, maar toch laten we ons eens een dergelijke situatie voorstellen. Zij zien bewonderend toe hoe het leven dat zich eerst in de plantevezels roert, verloren schijnt te gaan en zich vervolgens weer vernieuwt. Omdat zij weinig weten over de geboorte van planten, hoe zij voedsel opnemen en

hoe zij groeien, schrijven zij dat leven toe aan 'vegetatieve ziel'. 'Wat verstaat u onder vegetatieve ziel?' vraagt men hen. 'Dat is een woord,' antwoorden zij, 'dienstig om de onbekende krachtbron die dit alles gaande houdt, aan te duiden.' – 'Maar ziet u dan niet,' protesteert een biotechnicus, 'dat dit alles zich van nature voltrekt door gewichten, hefbomen, raderen en katrolletjes?' – 'Nee,' zullen onze filosofen zeggen, als het waarlijk verlichte filosofen zijn, 'in die plantegroei schuilt iets anders dan gewone bewegingen. Met een verborgen vermogen dat alle planten bezitten, halen zij zonder enige aandrijving het voedende sap naar binnen. Dat vermogen nu, dat mechanistisch niet in het minst verklaarbaar is, is een gave van God aan de materie, een gave waar u noch wij de aard van begrijpen'.

Na deze verdienstelijke samenspraak ontdekken onze brainstormers vervolgens de dieren. 'O, o,' zeggen zij, na langdurig te hebben toegekeken, 'daar heb je nu organismen die net zoals wij ingericht zijn! Zij hebben ontegenzeggelijk een geheugen, waarempel soms nog een beter dan wij. Zij hebben onze aandriften. Zij beschikken over vaardigheden. Zij voorzien bekwaam in al hetgeen zij behoeven. Zij houden, zoals wij dat doen, hun soort in stand.' Onze filosofen ontleden enige van die organismen en zij treffen een hart aan, hersenen. 'Alsjeblieft,' zeggen zij, 'zou de maker van die machines die niets zinloos verricht, hun alle gewaarwordingsorganen gegeven hebben en zij niettemin alle gewaarwordingen ontberen? Dat zou absurd zijn.' Ongetwijfeld moet er binnen in hen iets zijn dat wij ook 'ziel' (âme) noemen – wij hebben geen betere term – iets dat gevoelens registreert en een zekere mate van begrip. Maar wat is dat beginsel, dat vermogen dan? Is het iets dat wezenlijk van materie verschilt? Is het niets dan 'geest' (esprit)? Is het een middensubstantie, tussen stoffelijk, materie – waar wij heel weinig over weten – en zuiver geest, onstoffelijk – waar wij niets van weten – in? Zijn het vermogens die God gaf aan materie die een organisme vormt?

Zij doen daarna experimenten met insecten, met wormen. Zij snijden die in stukjes en staan verbaasd toe te kijken als na enige tijd alle stukjes een kop krijgen, weer dezelfde complete dieren worden en dat zo'n verwoest dier zijn ondergang weet te benutten om zich te vermeerderen. Bezit zo'n dier een aantal zielen die klaar staan om die herstellende dierstukken te betrekken nadat de kop van het eerste dier afgesneden werd? De gang van zaken herinnert aan bomen waar nieuwe takken aan groeien of die zich herontwikkelen uit een geënte knop. Hebben die bomen verscheidene zielen? Dat blijkt nergens uit. Dan mag men onderstellen dat de ziel (âme) van de hogere dieren van een andere aard is dan die welke wij 'vegetatieve ziel' genoemd hebben bij de planten, dat zo'n ziel een gave is van een hogere orde die God aan bijzondere materie heeft willen toekennen. Het is een nieuw bewijs van Zijn macht en een nieuwe reden om te aanbidden.

Een agressieve man die slecht redeneert hoort deze gedachtewisseling aan en zegt tegen hen: 'Jullie bent een stel schavuiten met een lichaam dat verbrand behoort te worden ter wille van uw ziel, want u ontkent de onsterfelijkheid van de ziel van de mens.' Onze filosofen kijken elkaar onthutst aan en een van hen antwoordt vriendelijk: 'Waarom moeten wij hals over kop verbrand worden? Wat geeft u aanleiding te denken dat wij van mening zijn dat uw wrede ziel niet onsterfelijk zou zijn?' – 'Uithoofde van uw geloof,' hervat de ander, 'dat God aan beesten met een lichaamsbouw zoals de onze het vermogen heeft gegeven om gevoelens te hebben en begrippen. Welnu, die dierenziel sterft tegelijk met hen en bijgevolg gelooft u

dus ook dat de mensenziel sterfelijk is.'

De filosoof antwoordt: 'Wij zijn bij lange na niet zeker dat hetgene wat wij ziel bij de dieren noemen met hen te gronde gaat en wij geloven aan de mogelijkheid dat God in de dieren iets heeft aangebracht dat altijd behouden zal blijven, zo God dat wil, te weten het vermogen om begrippen te kunnen hebben. Wij beweren niet met stelligheid dat dit zo is, want mensen zijn niet tot zo'n zekerheid in staat, maar de macht Gods beperken wagen wij niet. Wij zeggen dat naar alle waarschijnlijkheid de van materie gemaakte dieren van Hem de gave van het verstand ontvangen hebben. Wij ontdekken dagelijks eigenschappen van de materie, dat wil zeggen gaven van God, waar wij tevoren geen weet van hadden. Aanvankelijk hebben we materie gedefinieerd als uitgebreidheid van het stoffelijke. Vervolgens zagen wij in dat 'cohesie' daaraan moest worden toegevoegd. Enige tijd later kwamen wij tot de conclusie dat materie een kracht bezit die wij 'traagheid' noemen. Daarna waren we allen verbaasd omdat we moesten erkennen dat materie 'zwaartekracht' vertoont. Toen wij onze onderzoeken verder hadden voortgezet, zagen we ons gedwongen organismen in bepaalde opzichten als materie te beschouwen, echter als materie die vrij was van eigenschappen die andere materie bezit.'

Deze passage somt de voornaamste problemen op die biologen in de eerste helft van de 18e eeuw bezighielden; een analyse is overbodig en ik vermeld en passant dat Voltaire's 'wormen' een verwijzing is naar Trembleys recente (1744) proefnemingen met *Hydra* (XI.28).

In Lotharingen ging Voltaire bij de markiezin Emilie du Châtelet wonen, in Cirey (1734-1749, nabij Vassy, Haute-Marne). Zij gaf hem alles wat hij nodig had om zich gelukkig te voelen, te schrijven, te denken, strijdbaar te zijn. Vanuit deze verblijfplaats bezocht hij Holland, België en Duitsland. Zelfs mocht hij naar Parijs terugkeren (1746) waar hij echter als lid van de Académie geweigerd werd. Madame de Pompadour zorgde ervoor dat de koning Voltaire's superieure talenten bleef wantrouwen. Na de dood van Emilie du Châtelet (1749) nam hij de uitnodiging van Frederik II aan om naar Potsdam te komen. Frederik de Grote probeerde daar het meest oostelijke centrum van de Europese cultuur, een Pruisisch Versailles, tot stand te brengen. Voltaire kon zich daar, evenmin als Sokrates in Athene, de machthebbers van de hals houden. Na drie jaar (1750-1753) vertrok hij en vestigde zich op een landgoed nabij Genève (1755). Daar irriteerde hij de lokale protestanten in hoge mate, joeg de katholieken tegen zich in het harnas en kreeg hooglopende ruzie met zijn vriend van jaren her, J.J. Rousseau. In 1759 verhuisde hij naar Ferney (dicht bij Gex, aan de voet van de Jura); zijn buiten werd een pelgrimsoord voor wie vernieuwing, vrijheid van denken, Verlichting zocht. Na 18 jaar keerde hij op uitnodiging naar Parijs terug (1777), waar hij met bijzonder eerbetoen in de Académie ontvangen werd. Hij stierf een jaar later, versleten, doodgevochten.

Met *Traité sur la Tolérance* (1763; Locke schreef zoals vermeld een opstel met dezelfde titel in 1689) en *Dictionnaire Philosophique* (1764) slaagde Voltaire erin het misbruik van wet en recht en het geweld onder de mensen enigmate in te perken. Hij verloor zijn gevecht tegen onderdrukking en moord om godsdienstige redenen, maar hij deukte het kerkgezag onherstelbaar.

Voltaire's romans en toneelstukken verdroegen het verstrijken van de tijd niet en werden literatuurgeschiedenis, maar hij bleef een nimmer overtroffen meester op de korte baan. Zesduizend brieven, beschouwingen, dialogen, opstellen, zijn tot in onze dagen niet alleen boeiende, gemakkelijke of aangrijpende lectuur, maar ook verrassend modern, vol ge-

dachten en vondsten, die hun kracht behielden.

Zijn kritische beschouwingen over biologische vraagstukken van zijn tijd (en later) komen hierna nog enige malen ter tafel.

11. Diderot maakt dode materie levend; De Encyclopédie

Meer nog dan Voltaire hield Denis Diderot (1713, Langres – 1784, Parijs) zich bezig met de biologie. Hij stamde uit een familie van messensmeden, rechtschappen en toegewijde handarbeiders, gelovig en van uitstekende reputatie. Diderot zal van zijn 'père de tous mes jours' de smaak voor het handwerk en daarmee de belangstelling voor de toegepaste wetenschappen hebben overgenomen. Die belangstelling was zijn voornaamste motief voor het ondernemen van het omvangrijkste werk van de Verlichting, de *Encyclopédie* (verschenen sinds 1751).

Diderot werd geschoold (zoals Voltaire) door de jezuïeten (te Langres, 1723–1726). Toen hij op 13-jarige leeftijd afgestudeerd was, werd hij tot 'clerc' gewijd. De cleric was uitzonderlijk begaafd maar veel te levendig, scherpzinnig en te onafhankelijk vooral om, nu of later, als geestelijke een plaats in Langres te gaan bekleden. Hij verrichtte, nadat de geestelijkheid hem de deur gewezen had, de voorgeschreven boeterituelen (in hoge stijl, zoals alles wat Diderot in zijn leven ondernam, het goede en het niet zo heel goede) en vertrok naar Parijs met het plan daar verder theologie te studeren. Hij hoorde van Swammerdam, Malpighi, de snel ontwikkelende natuurwetenschappen. Diderot promoveerde in 1732 met een redevoering over de natuur als grondslag voor de theologie; dat was het omgekeerde van de visie van zijn tijdgenoten, de 'fysicotheologen' (XI.29).

Tien jaar lang leidde Diderot een zwervend bestaan in Parijs. In zijn geschriften zocht hij een middenweg tussen geestelijke dwingelandij namens de theologen, en atheïsme: een deïsme brengt licht en waarheid, leidt tot een 'natuurlijke godsvrucht.'

Hij schreef (*Pensées Philosophiques*; 1746): 'Uit wat het Opperwezen in de natuur tot stand gebracht heeft, blijkt mij zijn Intelligentie duidelijker dan uit de verhandelingen van enige filosoof. Als ik u bij voorbeeld slechts een vlindervleugel of het oog van een houtworm zou tonen en u daarmee over de opbouw van het heelal in de grootste verbazing breng, dan vergis ik mij ernstig als zo'n argument niet veel zwaarder wegen zou dan wat op school aangepraat wordt...'

Diderot had kennelijk gelegenheid gekregen door een microscoop de wonderen te zien die Swammerdam en anderen treffend hadden beschreven. De *Pensées* werden, toen zij maar nauwelijks van de pers waren gerold, veroordeeld en (symbolisch) verbrand.

Kort na *Pensées* verscheen *Lettre sur les Aveugles* (1749); deze Brief over Blinden bevat een passage die een natuurlijke selectie omschrijft.

'Alle stoffelijke bouwsels, organismen, die te kort schoten verdwenen vanzelf en geen andere organismen bleven over dan die met een inwendige opbouw en samenhang vrij van botsende eigenschappen, zodat zij zichzelf levend staande konden houden en bleven voortbestaan.'

Over deze en dergelijke uitlatingen mocht Diderot drie maanden nadenken in de gevangenis van Vincennes (de Bastille was overvol).

Diderot was diep overtuigd dat weten over de wereld van de mensen en de dingen, leven en dood, de allereerste voorwaarde van vooruitgang is. Onverwijld behoorde een inventaris van de vroegere, en zeker van de recente wetenschappen beschikbaar te komen als uit-

valspoort voor onderzoekend initiatief. Een goed hanteerbare gebundelde voorraad informatie. Weliswaar stond een eeuwenlange traditie van samenvattende publikaties ter beschikking, maar het waren zowel specialistische als verouderde boeken die de relaties tussen de disciplines nauwelijks aandacht gaven en steeds verder achterbleven bij de opbloeiende wetenschappen. Vooral de biologie beschikte, op voorbeeld van Plinius, over veel compilaties in boekvorm van gegevens over levende organismen (bij voorbeeld Aldrovandi, IV.21; Bauhin, X.8; Gesner IV.13). Buffon begon in 1749 zijn *Histoire Naturelle Générale et Particulière* en ook elders in Europa verschenen overzichten van het planten- en dierenrijk, maar het betrof biologie alleen en dat was Diderot niet genoeg. De Verlichting vereiste meer armslag en zoals verwacht mocht worden, gaf Engeland ook hier het voorbeeld.

Ephraïm Chambers (1680–1740) had in Engeland – de bakermat van de Verlichting – het voorbeeld gegeven met zijn *Cyclopaedia* (in 1728, 2 delen). In Duitsland verscheen een standaardwerk met de karakteristieke titel *Groszes Vollständiges Universal-Lexikon* (redactie J.H. Zedler, 1732–1754, 68 delen). Die boeken konden de drang naar kennis in Europa en in Frankrijk bij lange na niet bevredigen. Diderot kreeg van een groep boekverkopers en uitgevers de opdracht om Chambers' *Cyclopaedia* voor Frankrijk te bewerken. Met enthousiasme begon hij die taak, maar begreep weldra dat een publikatie van grotere omvang en allure geboden was. Hij wist zijn opdrachtgevers van die visie te overtuigen en samen met d'Alembert (hij komt zo dadelijk aan de orde) organiseerde Diderot de *Encyclopédie ou Dictionnaire Raisonné* (28 delen, 7 supplementen), die van 1751 tot 1780 verscheen. Het werd een bundeling van bijdragen die nu eens uitstekende samenvattingen waren dan weer vrij summiere en slordige artikels bleven; volgens huidige maatstaven schoot de *Encyclopédie* te kort. Hij slaagde echter als goed leesbare en veel gelezen informatieve boekenreeks. Met de verschijning van de *Encyclopédie* was 'het tijdperk van de godsdienst geweken voor de eeuw van de wetenschap.'

Engeland volgde met een gematigder aanpak, de bescheiden *Encyclopaedia Britannica* (3 delen, 1768–1771), die echter door de volgende edities in hoog tempo vergroot werd.

Voor de biologie bleven deze vroege encyclopedieën van weinig belang, maar zij effenden de weg naar grote ondernemingen. In 1782 begon de *Encyclopédie Méthodique* (166 delen) te verschijnen, waarvan enige voor de biologie bestemd waren.

Geldgebrek noodzaakte Diderot in 1773 zijn bibliotheek ten verkoop aan te bieden. Catharina II van Rusland kocht hem en Diderot reisde via Den Haag naar Sint Petersburg. Catharina ontving hem voorbeeldig, loste niet alleen zijn financiële problemen op, maar droeg er persoonlijk ook zorg voor dat zijn lichamelijke geluksgevoelens zouden passen bij zijn gloeiende geestdrift voor de nieuwe wetenschap, de nieuwe tijd, de nieuwe gedachten. Tijdens zijn verblijf in Rusland schreef Diderot veel essays.

In 1774 keerde hij naar Frankrijk terug, Catharina's ring aan de vinger en bezocht Nederland (*Voyage de Hollande*, 1830). Zij bleef hem toegedaan tot zijn dood (1784). Hij stierf als een oprechte atheïst, zo gevoelig en zo gelovig dat hij met alle égards in de Eglise Saint-Roche begraven werd.

Voor Diderot is biologie uitgangspunt voor wijsheid en moraal. 'Geen deugdelijke filosofie of ethiek laat zich ontwerpen dan door wie tevens anatoom, fysioloog, bioloog of medicus is.' In 1732 had hij religieuze emotie als onmisbaar uitgangspunt aangewezen. Zijn veranderde mening stemt overeen met gewijzigde inzichten van zijn tijdgenoten tijdens een halve eeuw van tanend kerkgezag en eechoot de gevoelens van de Naturphilosophen (IX.30).

Diderots biologie baseert zich op het atoom of de molecule (die hij synoniem achtte). Het universum bestaat uit moleculen die zelf weer uit onderling verschillende 'points' samengesteld zijn (vgl. Leibniz, monaden). Warmte brengt de points in beweging en door die voortdurende beweging krijgen de moleculen *nisus* (energie; vgl. Blumenbach). Materie is een agglomeraat van bewegende, energiedragende moleculen (of atomen). Levende materie is in het bezit van gevoeligheid, een prikkelbaarheid: 'sensibilité', zei Diderot, die de term van Bordeu overnam en aan Haller gedacht zal hebben (VII.3).

Nu onderscheide men zorgvuldig actieve en passieve sensibilité: dode materie is passief sensibel en levende actief. Door uitwendige beïnvloeding (chemisch of fysisch) wordt passieve sensibilité actieve. Dode materie, zoals water en suiker, verandert in een dierlijk lichaam met het gevolg dat dode stof een levend bestanddeel van het lichaam wordt. Diderot nam Trembleys fameuze Hydra's als voorbeeld toen hij zijn sensibilité toelichtte. 'Het lijkt of er één poliep is . . . , maar zo'n poliep is in honderdduizend eenheden verdeeld. Al bestaat hij niet meer [als een samenhangend organisme], toch zijn alle deeltjes levend.' Het sluit aan bij de leer van de *panspermie* (p. 608).

In Entretien (Gesprek met d'Alembert, geschreven in 1769 en in druk verschenen in 1830) legde Diderot het zijn vriend en medewerker uit, in de vorm van een dialoog:

d'Alembert: 'Maar welke samenhang bestaat er dan tussen beweging en gevoeligheid. Het lijkt me dat u een actieve en een slapende gevoeligheid wilt omschrijven als een levende en een dode kracht. Een levende kracht handhaaft zichzelf en draagt zichzelf over, terwijl een dode zich slechts passief, door druk kenbaar maakt. Een actieve gevoeligheid kenmerkt zich door bepaalde verschijnselen bij dieren en misschien ook bij planten, maar een slapende gevoeligheid blijkt aanwezig te zijn geweest pas nadat hij geactiveerd is.'

Diderot: 'Voortreffelijk. Zo is het.'

d'Alembert: 'Een standbeeld is slechts in het bezit van een slapende gevoeligheid, maar een mens, een dier, misschien een plant, beschikt over een actieve gevoeligheid.'

Diderot: 'Dit verschil bestaat ongetwijfeld tussen een blok marmer en een lichaam van vlees. U ziet intussen toch niet over het hoofd dat dit niet het enige verschil is?'

d'Alembert: 'Zeker niet. Welke overeenkomst er ook mag zijn tussen het uiterlijk van de mens en van een beeld, inwendig komen zij in het minst niet overeen. De beitel van de allerbekwaamste beeldhouwer is nog niet in staat een opperhuid te maken. Toch brengt een rechtstreekse invloed een slapende kracht in een actieve toestand. Het is een gebeurtenis die we dagelijks honderdmaal opnieuw kunnen zien. Nochtans begrijp ik niet goed hoe een ding uit een toestand van slapende gevoeligheid tot actieve gevoeligheid opgewekt kan worden.'

Diderot: 'Dat komt doordat u het niet wilt zien. Het is een alledaagse gebeurtenis.'

d'Alembert: 'Alledaagse gebeurtenis? Ik zou graag willen weten wat die is.'

Diderot: 'Dat zal ik u vertellen al zult u zich schamen dat u het zelf niet bedacht heeft. Elke keer dat u eet is dat een voorval van alledag.'

d'Alembert: 'Elke keer dat ik eet?'

Diderot: 'Jazeker. Als u eet, wat doet u dan? U neemt de kluisters weg die de actieve gevoelsontvankelijkheid van voedsel verlammen. U maakt het voedsel aan uzelf gelijk, u maakt er lichaam van, u bezielt het, u geeft het gevoeligheid. En dat-

gene wat u met voedsel doet zal ik, als u wilt, met marmer doen.'

d'Alembert: 'Hoe dan wel?'

Diderot: 'Hoe; Door het marmer eetbaar te maken.'

d'Alembert: 'Marmer eetbaar maken? Dat lijkt me geen hapje.'

Diderot: 'Ik ben vast van plan u dit haarfijn uit te leggen. Dat beeld, dat u daar

ziet, grijp ik, ik stop het in een vijzel en met forse stoten van de stamper...'

d'Alembert: 'Niet zo wild, alstublieft..., maar goed, stamp maar fijn.'

Diderot: '...Als het brok marmer een zeer fijn poeder geworden is vermeng ik het poeder met humus of bladaarde. Ik kneed die massa door en door, ik begiet het mengsel, ik laat het rotten, een jaar lang, twee jaar lang, een eeuw, de tijdsduur interesseert me niet. Wanneer de massa zich omgezet heeft in een vrijwel homogene aarde, een humus, weet u wat ik er dan mee doe?'

d'Alembert: 'Ik weet zeker dat u geen humus gaat eten.'

Diderot: 'Nee, dat niet, maar tussen de humus en mijzelf is een toenadering mogelijk, een overbrugging, een *latus* zoals de scheikundigen zeggen.'

d'Alembert: 'En die *latus*, is dat een plant?'

Diderot: 'Raak. Ik zaai erwten, bonen, kool en ook andere peuldragende gewassen. De planten voeden zich met mijn aarde en ik voed mij met die planten.'

d'Alembert: 'Raak of mis, die overgang van marmer naar humus, van humus naar de planten, van het plantenrijk naar het dierenrijk, naar het lichaam, bevat me best.'

Diderot: 'Ik maak dus lichaam tot een materie die actief gevoelig is, ziel zoals mijn dochter zegt. Als ik het probleem dat u mij voorlegde niet geheel en al opgelost heb dan ben ik de oplossing toch wel heel dicht genaderd. U zult me toegeven dat het een hele afstand is van een stuk marmer naar een levend lichaam.'

Voor verlichte denkers is dit een goed sluitend betoog. D'Alembert heeft er alle waardering voor. Passief sensibele voedselmoleculen laten zich op natuurlijke wijze actief sensibel maken. Ziel neemt men – in de biologie – niet meer au sérieux. Scheikunde en de natuur verrichten al het nodige. Oneffenheidjes blijven. Diderot omzeilt ze niet: de vereiste tijd voor de marmeromzetting. En dieren, levend vlees, reageren op prikkels, indrukken van buiten, planten niet of nauwelijks. De materie, van passief actief geworden, is in het bezit gekomen van een onmeetbaar kwaliteitsverschil.

Later in het gesprek slaat Diderot dezelfde weg in die vele materialisten bewandelden als zij een antwoord zochten op dezelfde of gelijksoortige vragen. Hij geeft toe dat niet is aangetoond dat alle levende wezens geheel uit sensibele moleculen bestaan of dat zo'n bewijs zonder uitzonderingen door reacties op prikkels al geleverd zou zijn. Wees gerust, verzekert hij, dat komt nog: 'er zijn aanwijzingen dat het die kant op gaat.'

Levende moleculen vormen samen levende organismen, daar valt niet aan te tornen. Aanvankelijk klonteren zij samen als 'agrégats' en zo komen organen tot stand. Het agrégat hersenen denkt en het agrégat middenrif voelt. Hier geen problemen, maar hoe komt nu het verband, het samenstel van alle organen tot stand, een complete mens, een geheel dier?

In het verslag van d'Alemberts droom (geschreven door Diderot, met als titel *Le Rêve de d'Alembert*, het vervolg op het *Entretien*) lezen wij hoe hij na een onrustige nacht ziek in bed lag en door zijn vriendin, mademoiselle Julie de l'Espinasse verzorgd werd. Dokter Théophile de Bordeu (1722–1776), arts van grote reputatie uit de school van Montpellier, komt zijn patiënt bezoeken en juffer de l'Espinasse doet hem verslag van d'Alemberts

koortsige onrust die zij toeschrijft aan de gesprekken met Diderot. Wij zullen hen hierna opnieuw ontmoeten. Hier volgen een paar bijzonderheden uit het onderhoud met Bordeu tijdens het ziekenbezoek.

De opbouw van levende organismen gaat in het begin vlot, had d'Alembert van Diderot vernomen. Een 'molécule sensible et vivante' versmelt met een andere levende gevoelsmolecule. Tevoren waren er twee moleculen en na het contact nog maar een, 'zoals een druppel kwik samenvloeit met een andere'. Het laat zich daarom goed begrijpen dat zoveel deeltjes als nodig zijn samen een dierlijke vezel vormen, hoe lang hij ook is, en zo'n vezel is een volkomen eenheid. De koppeling van twee gevoelsmoleculen is anders dan de koppeling van twee gevoelloze moleculen. Dat heeft tot gevolg dat netwerken ontstaan waarbinnen dode stof de steunpunten oplevert voor de levende materie (denk aan Hallers *tela cellulosa*).

Ik vond niet voldoende uitgelegd wat plaatsheeft als levende moleculen in contact met dode komen, maar in de context is ruimte voor het vermoeden dat de dode door ontmoeting met de levende ook levend kunnen worden (niet altijd, want dan zou, moet ik geloven, het moleculennetwerk zijn stabiliteit verliezen). De uitleg had d'Alembert toch tevreden gesteld, maar door het vervolg, het ontstaan van levende organismen, was hij in de grootste opwindning geraakt. Mejuffer de l'Espinasse deed dokter de Bordeu verslag hoe d'Alembert, ziek neerliggend op zijn bed, haar toesprak.

Rêve, éd. Pléiade, p. 889: 'Na die voorbeschouwing begon hij te roepen: 'Mademoiselle de l'Espinasse! Mademoiselle de l'Espinasse' - 'Wat wilt u?' - 'Heeft u ooit wel eens een bijenzwerm de korf zien verlaten? ... De wereld, met andere woorden de totale hoeveelheid van alle materie, is de korf ... Hebt u gezien hoe zij aan het einde van een boomtak een langwerpige tros gingen vormen van kleine gevleugelde diertjes, alle met de pootjes aan elkaar vastgehaakt? ... Die zwerm, die tros, is een levend wezen, een individu, een of ander dier ... , maar zulke dierzwermen zouden dan onderling alle op elkaar moeten gelijken ... Ja, als hij zou erkennen dat niets anders dan één homogene materie zou ... Heeft u bijenzwermen gezien?'

'Ja, ik heb ze gezien.'

'U heeft ze heus gezien?'

'Ja, melieve, ik zeg van ja.'

'Als een van die bijen verzint om op de een of andere manier een andere bij, waar hij aan vastgehaakt is, te knippen, wat denkt u dat dan gebeuren zou? Zeg me dat eens?'

'Ik zou het bepaald niet weten.'

'U kunt toch zeggen ... nu ja, goed dan. U weet het niet, maar de filosoof [Diderot] weet het best, reken maar. Al heeft u hem nooit ontmoet, en of u hem ontmoeten zult of niet, hij zou u met zekerheid uitleggen dat die bij de volgende zal knippen, zodat in de hele bijenzwerm evenveel reacties plaatshebben als er bijen zijn, terwijl het geheel van de zwerm in opwindning geraakt, beweegt, van plaats en van vorm verandert en een gezoem hoorbaar wordt, kleine geluidjes, en dat degene die nog nooit eerder gezien zou hebben hoe zo'n zwerm ontstaat geneigd zou zijn te denken dat hij een dier met vijfhonderd of zeshonderd koppen en duizend of twaalfhonderd vleugeltjes voor zich had ...'

Deze passage uit *Le Rêve* verklaart d'Alemberts benauwde droom; hij is ontsteld door nieuw licht op oude feiten. Worden talrijke levende eenheden samen één levend individu? De bijenzwerm kan weliswaar de totaliteit van een levend organisme niet verklaren - zijn

organische coördinatie en hiërarchische bouw – maar een bijenzwerm komt toch ook met meer dan één eigenschap daarmee overeen. Is een lichaam een agrégat van gelijkwaardige monadoïde eenheden? Is dit de verklaring van Trembleys poliepproeven? Bordeu en juffer de l'Espinasse bepraten het probleem. Als Julie nu eens met een scherp schaarje voorzichtig de bijenzwerm in stukjes zou knippen zodat de bijen misschien iets beschadigd overleven en weg vliegen, als zij steeds verder knippend de stukjes zo klein zou maken dat hun organisatie wel aanwezig maar niet meer waarneembaar zou zijn, dan had zij de zwerm zoals een ware poliep (un véritable polype) versplinterd: in levende deeltjes. Om te doden zou verpulveren noodzakelijk zijn.

Bordeu: 'De continuïteit die een bijenzwerm eigen is (continue) is het verschil met een zwerm bijen die niets dan aangehaakte diertjes zou zijn (contigu) en dat verschil is precies hetzelfde als de continuïteit in het lichaam van dieren, zoals wijzelf, vissen, wormen, slangen en poliepdieren (animaux polypeux).'

De nauwe aansluiting op de celtheorie – een eeuw later – van deze bespiegelingen hoef ik niet toe te lichten. Evenmin als Diderots natuurtheologie en de connecties met Platonsche en Newtonse gedachten. Zij blijken uit de volgende passage:

'Elk dier is enigermate mens, elk mineraal enigermate plant. Niets is van nature scherp begrensd.' En later voegt Diderot toe dat leven een keten van reacties en activiteiten is, kennelijk een totaliteit. Echter, als het organisme sterft, dan zullen de moleculen weer naar hun oude staat terugkeren, onveranderd, maar niet meer gebonden aan het vroegere levensbestel. Leven en dood verschillen slechts door een gewijzigde plaats van werkzaamheid van de moleculen.

Iets dergelijks had Prediker ook gezegd (3:20) en Diderot citeert hem ter ondersteuning van zijn conclusie: alles is stof en alles keert tot stof terug. Merkwaardig genoeg dient de uitspraak Diderot om onsterfelijkheid te verdedigen en niet, zoals Prediker wilde, om op sterfelijkheid te wijzen.

'Sterf ik dan nooit? Neen, zo opgevat sterf ik nooit en een ander levend wezen evenmin... Begrijpt ge dan niet dat al het bestaande deel van de natuur is en dat geen schakel in die keten ontbreken kan? ... Slechts één individu bestaat als individu eeuwig en dat is het universum.' Als Thales (I.3) deze slotsom aangehoord zou hebben, zou hij – houd ik staande – goedkeurend hebben geknikt.

Veel van Diderots geschriften werden (lang) na zijn dood gedrukt; zijn complete werken verschenen in 20 delen (1875–1877). Zij zijn onmisbaar voor elke studie en documentatie over de biologie tijdens de Verlichting.

12. Tijdgenoten en tegenspelers van Diderot

Madame Rousseau, de vrouw van een ruitenzetter, nam op 17 november 1717, een vondeling mee naar huis die zij op de trap van een kleine Parijse kerk aangetroffen had. Zij gaf het kind alle zorg en liefde die het nodig had en toen zij vijftig jaar later stierf, had zij de wetenschap verrijkt met Jean-Baptiste Le Rond d'Alembert (1717, Parijs – 1783, *ibid.*), voortreffelijk wiskundige en natuurkundige, sinds 1749 Diderots mederedacteur van de Encyclopédie.

Hij schreef de beroemde inleiding van het eerste deel (1751), een Discours Préliminaire. Talrijke herdrukken verschenen van dit evenwichtige en krachtige betoog over de doelstellingen van de Verlichting. Bacons wetenschapstructuur was het model voor de Encyclopédie.

die; de biologie kreeg een kleine plaats ingeruimd. Toegepaste wetenschap – waaronder tuinieren, landbouw en veeteelt – had nadrukkelijk de voorkeur, hetgeen met Bacon (en Descartes) als voorbeelden (wetenschap moet profijtelijk zijn) te verwachten was.

De Encyclopédie werd fel bestreden door jansenisten, jezuiten (tot 1762, toen zij Frankrijk moesten verlaten) en door vele hoogwaardigheidsbekleders die de nieuwlichterij afkeurden en de gevolgen terecht vreesden. Toen d'Alembert zich in 1756 terugtrok uit de leiding (hij bleef wel schrijven voor de Encyclopédie) werd Diderot de eindredacteur.

Nadat het Parijse parlement in 1759 de vergunning om te publiceren introk, werd het werk in Zwitserland uitgegeven. De Encyclopédisten schreven het hooglied van de Rede, het weergalozе bezit van de mens die vrijelijk over de Rede beschikken kan, en zij legden daarmee de bom die op 14 juli 1789 zou ontploffen.

Onder de medewerkers aan de Encyclopédie zijn vrijwel geen biologen van betekenis te vinden; Daubenton, de medewerker van Buffon, is een uitzondering en hij leverde bijdragen over zoölogische anatomie.

Jarenlang wisselden Diderot en d'Alembert van gedachten over de wetenschappen van hun tijd, Diderot voortdurend met wisselende accenten, sentimenten, overtuigingen, ofschoon beiden een natuur- en wereldbeschouwing verdedigden die wezenlijk dezelfde waren als die van Newton. Na Celsus, Boerhaave en Newton – om slechts drie namen te noemen – verklaarde d'Alembert in zijn *Éléments de Philosophie* (1759) dat mensen het diepste wezen van de dingen niet kunnen doorgronden en dat die onmacht ons onverschillig mag laten als we met behulp van materie-eigenschappen kunnen vaststellen dat de zichtbare wereld altijd éénvormig is, zichzelf gelijk is en blijft, en een samenhang in het natuurlijke beloop zonder tegenstrijdigheden begrepen kan worden. Dat is genoeg en 'laten wij niet pogen door haarkloverijen aan dat wat wij duidelijk en zeker weten – het is toch al weinig genoeg – afbreuk te doen.' Laten we de dingen binnen ons bereik bestuderen en daardoor natuurwetten ontdekken, dat is wat mogelijk is en dat is toereikend.

Cassirer (1932) wees erop dat dit richtsnoer een geordende, eeuwig zichzelf blijvende natuur onderstelt, die de dingen deed worden wat zij zijn binnen een universeel wetmatig bestel.

D'Alembert stemde in met Leibniz en zijn atheïstische (god-loze) natuurstudie is daarom niet strijdig met Spinoza's stelling dat Gods raadsbesluit de wetgeving van de natuur is. Dit betekent dat de natuurwetenschap de theologie van zich afschudde en zich op dat zelfde ogenblik genoopt zag zich aan een dogma te onderwerpen: natuurlijke uniformiteit en eeuwige natuurwetten.

Etienne Bonnot de Condillac (1715, Grenoble – 1780, Abdij van Flux) sloot zich in zijn vroege jaren bij Locke aan en baseerde zodoende in 1746 alle kennis op gewaarwordingen, anders gezegd op invloeden van buiten af die een latere fase van overdenking ordent (*Essai sur l'Origine des Connaissances Humaines*). Daarmee aanvaardde hij de zinspreuk, zoals zovelen vóór hem *Nihil est in intellectus quod prius non fuerit in sensu* (Wij begrijpen of weten niets dat niet een ondervinding vooraf is geweest). Acht jaar later herzag en beperkte De Condillac die uitspraak (*Traité des Sensations*; 1754). Hij koos een marmeren standbeeld om zijn visie toe te lichten, zoals Diderot zou doen toen hij d'Alembert voorlichtte. Diderot zou zijn lesmateriaal verbrijzelen en De Condillac liet het heel. Men moet zich voorstellen dat het dode beeld door een reeks mettertijd toenemende ontvankelijkheden allengs tot een voelend en denkend wezen wordt, tot leven komt. Dit levende wezen zal niets anders doen dan herhalen wat het gedurende zijn ontwikkelingsfasen vroeger ontving; die eenvoudige gewaarwordingen samen vormen de ziel. Nu echter kunnen de

verzamelde eenvoudige vermogens, zichzelf herhalend, tot nieuwe constructies komen, tot oneindige reikwijdten. Diderots formule, passieve naar actieve *sensibilité*, sloot op De Condillacs theorie naadloos aan evenals Bonnets natuurleer (X.15).

Men verlieze echter niet uit het oog dat slechts waarnemingen van de wereld rondom ons, ons denken bepalen. Het conglomeraat van die indrukken bewaart het geheugen en dit is al het weten en begrijpen waartoe een mens geraken kan. Overweging is een gewaarwording die zichzelf gewaar wordt. Condillac predikte een volkomen sensualisme gepaard aan een volstrekt materialisme.

Voor de biologie voerde De Condillac een nieuw principe in dat duurzaam bleek. De natuur is geen meetkundig maar een rekenkundig bestel. Getalverhoudingen brengen de natuurwetenschappelijke waarheden aan het licht. Grondig beargumenteerd plaatste De Condillac de 'taal van de calculus' centraal in proefondervindelijk natuuronderzoek, en die plaats heeft die 'taal' behouden.

Regelmaat in (de volgorde van) natuurverschijnselen leidt tot het vinden van wetmatigheden en nooit mag een a priori onderstelde orde ons oordeel leiden. Eén logica slechts: die van de kale feiten. Analyse van gevonden feiten-verzamelingen leidt tot kennis van waarheid en werkelijkheid indien men zich aan de hand daarvan stap voor stap rekenschap geeft hoe een oordeel uit gegevens voortkwam.

Hier ligt het denkmodel dat Lamarck voor zijn afstammingsleer volgde voor ons. De overeenstemming van De Condillacs methode en Lavoisiers onderzoek is treffend. Buffon verklaarde zich, zoals De Condillac in zijn *Traité des Systèmes* (1759), een 'ennemi des systèmes.'

De drie en twintig delen De Condillac over economie, politiek en rekenkunde laten de biologen van de 20e eeuw onberoerd, terwijl zij De Condillacs aanpak toepassen. Ik noeter nog zijn *Traité des Amimaux*, waaruit moet blijken dat mensen perfect toegeruste dieren zijn en dieren onvolledige mensen.

Een medewerker aan de *Encyclopédie*, die materie tot de universele, eeuwige en unieke *prima causa* maakte in zijn *Système de la Nature* (1770), was Paul Henri Dietrich, baron d'Holbach (1723–1789). Hij sloot zich nauw aan bij Engelse filosofen zoals Hobbes en vooral Collins (VII.9). Alle levende wezens en de dode natuur gehoorzamen dezelfde wetten die niet anders dan materie-wetten zijn. De structuur van de atomen bepaalt de lichaamsvormen, hun beweging beweegt het lichaam. Er moet dus een direct verband bestaan tussen lichaamseigenschappen en geestelijke vermogens. Holbach haatte, naar de mode van zijn verlichte natuurvrienden, alles wat met kerk of theologie van doen had. De theologie heeft kwaadwillig fysica, natuurlijke historie en anatomie door bijgeloof misleid. Inzicht in de volstrekte afhankelijkheid van onwrikbare natuurwetten leidt tot wetenschappelijke opbloei en de heilstaat.

La Mettrie was te gast bij Frederik de Grote en steunde d'Holbach. De tegenstrijdigheden in het betoog van d'Holbach merkte La Mettrie niet op; zijn gastheer legde ze echter ongezoeten bloot. Frederik vroeg, als de mensen niets anders kunnen zijn en doen dan wat de materie hen oplegt, waarom men dan zo boos te keer zou gaan tegen priesters, regeringen en andersdenkenden? 'Indien alles plaatsgrijpt door te voren vaststaande onwrikbare oorzaken, zijn alle overwegingen, alle scholing, alle beloningen en straffen overbodig en zinloos. Dan kunnen we evenveel succes verwachten van een toespraak tot een eik om hem te bewegen een sinaasappelboom te worden.'

Al klonken bezwaren tegen de toepassing van Holbachs leer op de mensenmaatschappij, zijn determinisme werd niettemin een pijler voor veel evolutionaire biologie. Diderot

oefende een diepgaande en scherpzinnige kritiek op de filosofie van d'Holbach uit, maar die voert buiten ons bestek.

13. *De grimassen van La Mettrie*

De theologen van Port-Royal te Parijs, de trots van pater Blaise Pascal, die jansenisten genoemd werden, ontvingen Julien Offray de la Mettrie (1709, Saint-Malo – 1751, Berlijn) binnen hun muren als student in de theologie. Hij was de zoon van een welgestelde koopman, studeerde met succes, maar bemerkte weldra dat zijn godgeleerde inzichten weinig strookten met die van zijn leermeesters, ofschoon hij jansenist werd. Op raad van een bevriende arts in Saint-Malo ging hij, terug in Parijs, medicijnen studeren, maar hij verkoos al spoedig zijn studies in Leiden, bij Boerhaave, voort te zetten.

Toch keerde hij naar Parijs terug, na een korte artsenpraktijk in Saint-Malo. Zijn reputatie groeide snel, want hij was een intelligente, zwierige dokter, een strijdbare man die de aandacht trok en bijval vond voor zijn ideeën in vooruitstrevende kringen. Deze ontwikkelingen stonden de machthebbers niet aan, temeer omdat La Mettrie geen égards toonde ten aanzien van hooggeplaatsten die daarop aanspraak maakten. Inzake biologische vraagstukken was La Mettrie volbloed Cartesiaan, mechano-materialist, ook al had Descartes als medicus-bioloog zijn invloed in de beginjaren van de Encyclopédie groten-deels verloren. Boerhaave stond bij de medische aanvoerders in Parijs bovendien slecht bekend. Zijn manier om de geneeskunst te beoefenen en zijn kijk op fysiologie en anatomie waren echter welkom in de Encyclopédie en met graagte werden zij aanvaard en aan de lezers voorgehouden. En Boerhaave, zei La Mettrie, moet gelden als een ware man Gods (un parfait Deïste) en hij zei het bewonderend, zonder spot.

Toen La Mettrie verhandelingen van Boerhaave in het Frans vertaald liet verschijnen, waren zijn kansen op een universitaire carrière in Frankrijk verkeken. Enige goed geschreven pamfletten met spitse kritiek op hooggezetten heelmeesters sloten die deuren voor-good.

Uit La Mettrie's *Histoire Naturelle de l'Âme* (1745) komen in XI.30 enige hoofdzaken aan de orde. Voor theologen was het een kleinigheid om in het boek de verkondiging van ernstige ketterijen te constateren. Het werd gevaarlijk en La Mettrie week uit naar Engeland.

In Leiden verscheen, anoniem, in 1748 *l'Homme-machine*; de toon van het betoog is agressiever geworden, de stellingen zijn radicaler. Het boek verwekte een explosie van woedend protest. La Mettrie moest de schrijver zijn, het was voor iedereen duidelijk. De in Holland zoveel wijdere grenzen van tolerantie was hij toch zo ver te buiten gegaan dat hij zich schuil moest houden. Frederik (II) de Grote van Pruisen redde hem.

Wat men wel of niet wenste te geloven was ieders eigen zaak: 'Jedermann selig nach seiner Façon.' Frederik vond het belangrijk om in Berlijn, zijn hof, zijn nog maar kort geleden ingerichte Akademie van Wetenschappen (Leibniz, VII.1) van scherpzinnige, baanbrekende denkers te voorzien. Hij nodigde La Mettrie uit naar Berlijn te komen en als docent aan het hof lezingen te geven, terwijl hij vergunning kreeg als arts werkzaam te zijn.

Drie jaar later stierf La Mettrie na een onbehouden hoeveelheid truffelpaté te hebben gegeten, binnen enkele uren en onder heftige pijnen. Al naar eigen smaak wees men God, giftige paddestoelen, bedorven vlees en opzettelijke vergiftiging als oorzaak aan.

l'Homme-machine was de conclusie getrokken uit een volstrekt en universeel materialisme, hard en zonder omwegen. Als een dier een automaat is (Descartes), dan is de mens dat ook, biologisch, theologisch en filosofisch. Hoewel de mechanisten al decennien lang het levende lichaam als een machine, zoals een levend horloge, hadden opgevat en de materialisten pur sang niets dan geordende materie wilden erkennen en hoewel daar niets anders uit kon worden begrepen dan dat mensen en dieren stelsels van mechanistisch verlopende gebeurtenissen zijn, bewegende kluiten materiaal, bleek deze rechtuit en klinkklaar beleden slotsom onverdragelijk. Deze onontkoombare conclusie accepteerde men niet, terwijl vroeger de argumentatie nauwelijks aandacht of tegenwerping te beurt viel. Geen sociale, politieke, moralistische of theologische vooroordelen mogen onze kijk op de levensverschijnselen besmetten, betoogde La Mettrie. Leven en levende wezens zijn natuurproducten, gevolgen van vaststaande en begrijpbare natuurwetten. Alle functies van het dierlijke en menselijke lichaam laten zich mechanistisch geheel verklaren (let maar eens op de bevindingen van Descartes, Borelli, Boerhaave, Perrault en Hoffmann). Materie kan alles.

Het verschil van de mens met de chimpansee is hetzelfde als het verschil tussen Huyghens' astronomische klok en een gewoon horloge: veel meer tandwiel-tjes en pallet-tjes. Verassend – La Mettrie bracht zijn lezers voortdurend in verbazing – is de opdracht van l'Homme-machine: Haller. La Mettrie droeg zijn boek op aan Haller, kenner van de actieve ziel, ongetwijfeld omdat hij de leer van Haller over de 'irritabilité' als uitgangspunt voor zijn eigen fysiologische overwegingen gebruikte, zij het dan dat hij 'irritabilité' niet tot de spieren wilde beperken (zoals Haller) maar op het hele levende lichaam betrok. La Mettrie, de verachte en gevaarlijke atheïst, gaf openlijk te kennen Boerhaave te vereren, mede vanwege diens gelovigheid, en wijdde aan Haller, de religieuze vitalist, het beste dat hij te geven had. Zulke feiten behoren tot de schoonste voorvallen in de 18e eeuw.

La Mettrie bestreed holistische opvattingen, want uit- of afgesneden lichaamsdelen blijven, onafhankelijk van het moederlichaam, enige tijd levend. Hij steunde het animalculisme (V.28) en de mening dat slechts één zaaddiertje het ei binnendringt. Het zaaddiertje is eigenlijk 'een insect dat in de placenta wortelt.'

Een enkel woord over l'Homme-plante (1748), een curiosum waarin – naar overoud gebruik – een gelijkstelling van plant en dier beproefd wordt, in dit geval een gelijkstelling van plant en mens. Zowel een groteske vergelijkende morfologie, als de consequentie van La Mettries extreme materialisme. Naar verwachting ontdekte hij verbazende overeenkomsten, zowel wat de anatomie als de fysiologie betreft.

Bladeren zijn longen: men ziet het aan de vorm en ze hangen in de wind. Bloemen zoals rozen en tulpen hebben honingklieren, nectariën (biologisch weinig gelukkig gekozen voorbeelden, maar conform de voorkeur van zijn tijd). Vrouwelijke mensen zijn met bloemen te vergelijken. Nectariën van bloemen zijn gepaard, één aan weerszijden van elk bloemblad. Met vrouwelijke mensen is het evenzo gesteld en hier zijn de twee nectariën geplaatst op de grote borstspier, zodat die spier met een bloemblad overeenstemt. Deze malligheden beslaan vele pagina's.

Linnaeus en latere historici vatten l'Homme-plante op als een satire op *Fundamenta Botanica* (1736) en *Sponsalia Plantarum* (1746). Ik ben niet zo zeker dat La Mettrie slechts venijnig wilde hekelen en zou slechts na een taalanalyse – door een bioloog gecontroleerd – geheel overtuigd kunnen worden dat La Mettrie zijn betoog niet tevens als wetenschappelijke mededeling bedoeld heeft. Mij schijnt zijn l'Homme Plante even sardonisch als ernstig gemeend toe.

In 1750 kwam een bundel aforismen en kleine opstellen van de pers met de titel *Système d'Epicure*, vooral bedoeld om algemene biologische begrippen te definiëren. 'Panspermie' (XII.2) is een oplossing voor veel onbeantwoorde vragen in de biologie, verzekerde La Mettrie. Planten en insecten ontstaan uit kiemen die in de atmosfeer zweven. Zo ook de (menselijke) zaaddiertjes die, nadat zij in het lichaam zijn binnen gekomen, in de geslachtsklieren een tijdrovend proces van organisatie en groei doormaken. Daarna komen zij – in het gunstigste geval – volledig tot ontwikkeling binnen het dierlijke ei. Het boekje bevat nog andere uiteenzettingen van dezelfde kwaliteit.

Voortgezet nadenken leidde nog in hetzelfde jaar tot *Réflexions Philosophiques sur l'Origine des Animaux*. De allereerste mensenkiemen vielen uit de lucht en belandden op en in de aarde of in zee. Zij groeiden en de eerste generaties waren gebrekkig; misvormden zoals die nog in onze dagen geboren worden zijn het levende en aanschouwelijke bewijs voor de stelling. La Mettrie roept met enige ontroering uit dat een oneindigheid van materiecombinaties benodigd geweest is om ten slotte een volkomen dier te verwezenlijken. Het is echter gelukt en vanzelfsprekend zijn de niet levensvatbare organismen verdwenen. De natuur leerde, beetje bij beetje, een mens te maken. Men kan zich voorstellen, verwacht La Mettrie, hoe de mensenkiem, toen de zee terugweek, op het strand achterbleef en in de zon ontloek. Misschien is de veronderstelling wat gewaagd, maar één ding is zeker: het menselijke kiemdiertje kon gevoed worden met planten of met melk van dieren die de zorg voor de zuigeling op zich namen.

Met nadruk waarschuwde La Mettrie niet af te glijden naar gedachten over *causae finales*. Wanorde karakteriseert de natuur en niet-doelgerichtheid. De natuur is blind. Enige natuurwetten doen zich gelden, dat wel, maar zeker geen kosmische ordenende kracht of voorzienigheid.

Gezicht- en gehoororganen zijn ingewikkeld gebouwd, maar zij vormden zich door de bewegende materiedeeltjes die zich mengen, troffen, rangschikten. De natuur die zonder zelf te zien ogen maakte, organen die kunnen zien, heeft naar dezelfde trant zonder te denken een machine gemaakt die denkt.

La Mettrie's medische publikaties behandelen voornamelijk geslachtsziekten en krijgen hier geen aandacht. Nu volgen nog enige aantekeningen uit het werk van deze monomane materialist.

Uit de gegevens ontleend aan zijn zielbiologie (XI.30) volgt – en La Mettrie erkent dit – dat mensen- en dieren-*psyche* dezelfde zijn. Dieren beschikken over alle menselijke gevoelens, en omgekeerd is de mens tot elke dierlijkheid in staat. Het moet worden toegegeven dat La Mettrie deze laatste conclusie naleefde; hier geen tegenstrijdigheid in woord en daad. Lichamelijk genot is het hoogste doel.

Dat hoge doel, levensgenieting en relativering van geestesprocessen, botste desondanks met La Mettrie's rusteloze kritiek op het werk, het gedrag en de wetenschappelijke resultaten van zijn tijdgenoten. Analyse en, indien de uitkomst daarvan te licht bevonden werd, humorloze agressie karakteriseren zijn werk en zijn levensloop. Hij heeft niet opgemerkt dat de volhardende belangstelling in het denken van anderen bepaald geen dierengewoonte is. Zo hartstochtelijk en zo theologisch krijgslustig was La Mettrie van zijn gelijk overtuigd dat hij zich bovendien niet ontzag feiten te draaien of te vervalsen als hij zijn tegenstanders te lijf ging.

Als begrijpelijk tegenstuk bij zoveel mensenhaat en -minachting deelde hij mee dat dieren mensen verre overtreffen, want zij zijn aanhankelijk, trouw, nobel en barmhartig. Plinius, Aelianus en anderen hadden dit anderhalfduizend jaar vroeger bepleit en in de 17e

en 18e eeuw herontdekten schrijvers, dichters en zelfs biologen deze dierkwaliteiten.

Zo wist La Mettrie te berichten over dieren die met mensen in de wildernis samen plachten te leven. Een nieuwe methode om doofstommen te leren spreken moet ook bij de 'Orang Utan' (chimpansee) geprobeerd worden, want denkkelijk zou hij leren praten.

Overal in de kosmos zijn levende kiemen en uit deze zijn alle levende wezens ontstaan. Een bijzonder slag van kiempjes, geschikt om mensen te worden, koekte samen in de aarde en zo vormden zich vroeger mensen, soms misbaksels soms goed geslaagd. Omdat de aarde nu oud en moe is ontstaan mensen niet meer op die manier. De kleuters die destijds uit de aarde kwamen, zullen wel door barmhartige roofdieren groot gebracht zijn. Een Poolse berin had nog niet zo lang geleden deze taak met succes verricht.

Onnodig dit boeketje uit La Mettrie's gedachten en beweringen aan te vullen en zijn bronnen uit de Oudheid en Middeleeuwen te noemen of op gevolgtrekkingen te wijzen die zijn theorie meebrengt. Hij geloofde dat een menselijke samenleving beter en gelukkiger dan ooit tevoren zou zijn als een ethisch-wijsgerig staatsbestel zou heersen op biologische grondslag, met inbegrip van vrije opvoeding, vrije seksualiteit en vrije levensplezieren (la volupté).

Interessanter is de vraag wat La Mettrie nu eigenlijk dreef. Hoe is het mogelijk theologen en hun aanhang verblinding, vooroordeel en domme bijgelovigheid te verwijten en zelf kindersprookjes over de dierenwereld als zoete koek te slikken en als overtuigend bewijs aan te dragen? Hoe slaagt men er in, onverschrokken en met levensgroot gevaar voor lijf en goed naar een eerlijker en intelligenter maatschappij strevend, de argumenten te baseren, zonder enig bewijs, op onzinnige fabels? Als mensen niet anders en zelfs slechter dan dieren zijn, waarom offert men dan vaderland en voorspoed op om mensen eens als mensen-nieuwe-stijl te laten bestaan terwijl de dieren al die begerenswaardige kwaliteiten al hebben? La Mettrie verzocht zijn lezers hem niet te beoordelen op grond van zijn geschriften en liet hen achter, na zo veel raadsels te hebben opgehelderd, met het raadsel La Mettrie.

14. Rousseaus voorlichting van dames

De ideeën van Jean-Jacques Rousseau (1712, Genève - 1778, Ermenonville) hebben veel grotere gevolgen gehad dan die van d'Alembert of Diderot. Zij beïnvloedden de Westeuropese samenleving diep en blijvend, maar dit kan ons hier niet bezighouden. Rousseaus levensloop herinnert aan die van Voltaire: een zwervend bestaan als gevolg van zijn publicaties, eindigend met een triomfantelijke erkenning. Zestien jaar na zijn dood, op 11 oktober 1794, werd hij als heraut van de Franse Revolutie in het Panthéon bijgezet.

Voltaire hield zich vaak met (theoretische) biologie bezig, Rousseau deed met voorliefde botanie en bleef op een beperkt terrein amateur.

Hij stamde uit een hugenotenfamilie en wisselde van kerk als het beter uitkwam. Van protestant werd hij katholiek, van katholiek calvinist, van calvinist deïst. Dezelfde trouwe-loosheid aan beleden standpunten, dezelfde strijdigheid van levensgedrag en verkondigde idealen die La Mettrie kenmerkten, komen naar voren in Rousseaus levensloop.

Een Dialogue die aantonen moest dat wetenschap slechts tot moreel verval leidt en vooruitgang remt, werd in 1750 in Dijon bekrond en vestigde Rousseaus reputatie. In 1754 volgde een Discours sur l'Origine et les Fondements de l'Inégalité parmi les Hommes (een Studie over Oorsprong en Oorzaken van de Ongelijkheid onder de Mensen) ter on-

dersteuning van Lockes leer en van La Mettrie.

Rousseau wees erop dat jonge mensen op handen en voeten kruipen en niet spreken. Wat onderscheidt die peuters nu eigenlijk van dieren, die spontane natuurwezens, die vatbaar zijn voor al wat goed en edel is? Klaarblijkelijk misvormen cultuur en beschaving de mens. Terug naar de natuur!

Liefde voor medeschepselen, loyaliteit, begrip voor de noden van de naaste, kortom alle loffelijke eigenschappen treft men niet alleen bij dieren aan maar ook bij wilden, mensen in natuurstaat ('le bon sauvage'). De Westeuropese beschaafde (blanke) mens heeft al civiliserend dit erfgoed verloren en werd een gedemoraliseerd creatuur. Men zou haast zeggen dat Rousseaus schets van de beschaafde Europeanen door de gebeurtenissen tijdens de Franse Revolutie proefondervindelijk bewezen werd.

In de jaren na zijn Discours werd hij gehuisvest en gevoed door vermogende heren en dames en schreef zijn aanvankelijk uitgekreten maar later wereldberoemde romans en verhandelingen. Na een kort verblijf in Zwitserland werd hij het land uitgezet, bezocht Engeland (1765-1766) en kreeg daar ruzie met zijn gastheer David Hume, keerde naar Frankrijk terug (ruzie met Voltaire) en ten slotte zocht hij, lijdend aan vervolgingswaan, een toevlucht bij de markies R.-L. de Girardin. Na in het laatste jaar van zijn leven zijn plantkundige bezigheid weer te hebben opgevat, stierf hij op het buiten van Girardin.

De botanie van Rousseau bestaat uit een achttal brieven die hij publiceerde als een leerboekje om dames in de *scientia amabilis* in te wijden, uit een poging om een botanisch lexicon te schrijven (Dictionnaire des Termes d'Usage en Botanique) en uit een aantal planten die hij verzamelde, droogde en bewaarde.

Sinds 1762 had Rousseau planten bijeengebracht en geconserveerd. Zijn eerste collectie telde bijna duizend exemplaren, waarvan ongeveer 300 door hemzelf waren opgespoord en bewerkt; de overige waren hem door Joseph Dombey (1742-1794), die Rousseau op zijn botanische wandelingen vergezeld had, geschonken. In de loop der jaren maakte Rousseau af en toe verzamelingetjes en hij liet ten slotte elf 'boekdelen' herbarium na (die in Berlijn terecht kwamen). Restjes - niet zelden van onzekere herkomst - treft men hier en daar aan, zoals in Parijs. Van betekenis is dit materiaal niet geworden, al gaf het aanleiding tot fraaie afbeeldingen. P.J. Redouté (1759-1840), wiens botanische bloemportretten als de fraaiste ooit gemaakt golden, koos onder meer Rousseaus planten als onderwerp.

Sommige biografen menen dat Rousseau zijn medewerking aan de Encyclopédie (sinds 1741) staakte, omdat hij de groeiende oppositie vreesde; anderen vermoeden dat zijn ruzie met Diderot - ruzie vanwege amoureuze relaties - de oorzaak was. Rousseau weigerde na 1756 alle medewerking. Ik denk dat Rousseau zich weliswaar nooit onderscheidde door enigerlei moedige handeling noch ook door een betamelijk gedrag tegenover vrouwen of zijn medemensen, maar dat de ware reden voor zijn afscheid van de Encyclopédie de aard van zijn talenten was: het ontbreken van natuurwetenschappelijke kennis en methode kenmerkt zijn publikaties. Om Rousseaus biologische visies te verduidelijken koos ik enige teksten. Uit de zevende Brief (ca. 1773):

'Hecht toch, lieve vriendin, geen andere betekenis aan de plantkunde dan hij werkelijk heeft. Het is een studie slechts uit nieuwsgierige belangstelling ondernomen en zonder enig ander nut dan datgene wat een nadenkende en opmerkelijke persoon kan ontlenen aan het beschouwen van de natuur en de wonderen van het heelal.'

Met deze vreemde uitlating bedoelde Rousseau te zeggen dat botanie een liefhebberij voor het betere publiek is.

In zijn Dictionnaire vermeldde hij, dat hij Linnaeus, Crantz, Haller en Adanson als raadslieden had gekozen. Zijn terminologie mist echter de precisie die zijn voorbeelden hem adviseerden.

Bladeren: 'de organen die de planten 's nachts nodig hebben om de vochtigheid van de lucht naar binnen te sluzen en overdag de verdamping te vergemakkelijken. Tevens vervangen zij bij planten de voortbeweging en ontwikkeling van de dieren door de wind vat te geven, zodat de planten bewegen en forser worden. De Alpenplanten, die onophoudelijk door wind en stormvlagen geteisterd worden, zijn alle sterk en levenskrachtig en omgekeerd hebben planten die in een tuin gekweekt worden een tammer uiterlijk, gedijen minder en dikwijls kwijnen zij en wijzigen hun vorm.'

Men kan zich nauwelijks een minder doeltreffende bladomschrijving voorstellen. Een samenraapsel van verzinsels en onjuistheden voortvloeiend uit vooroordeel (terug naar de natuur, en daarom: stakkerige tuinplanten; dezelfde feitenverdraaiing als bij La Mettrie).

Een dozijn pagina's lyrisch proza, vooral belangwekkend om de uiteenzetting welke moeilijkheden de auteur ondervindt om tot een definitie te besluiten, wijdde hij aan 'bloem'. Rousseau kwam toch tot een biologische conclusie: '... de bloem is dus niets anders dan het domein en het apparaat bestemd voor bevruchting. Eén bloem is genoeg als hij tweeslachtig is. Als de bloem hetzij mannelijk, hetzij vrouwelijk is, zijn er twee nodig, welbegrepen één van elke sekse. Indien men andere plantdelen in dit verband beschouwt, zoals de kelk en de kroon, als deelnemers aan de samenstelling van een bloem, dan mogen die niet als wezenlijke bloemorganen gelden maar slechts als voeders en beschermers van wat wezenlijk is...'

Onrechtvaardig zou het zijn Rousseau hard te vallen over zijn bloemdefinitie, ook al had de stand van de kennis van de bevruchting bij planten op dat tijdstip wel wat beters mogelijk gemaakt. Ernstiger is dat hem de formeel logische fout niet stoorde. De eerste frase van zijn definitie laat immers σ éénslachtige bloemen niet als bloem toe. Bovendien is de cirkelredenering in de bloemdefinitie een voor Rousseau karakteristieke fout.

Van veel meer betekenis dan zijn botanische werk voor de ontwikkeling van de biologie werd zijn roman *Julie ou La Nouvelle Héloïse* (1761) die de belangstelling voor de levende natuur krachtig bevorderde. In de loop van de 19e eeuw zou de aandacht voor planten en dieren tot een nooit te voren bereikte hoogte stijgen, mede dank zij Rousseaus verhalen.

Rousseau noteerde (ca. 1740) hoe een bergtafereel hem zo aangreep dat hij 'gezetten op een rots aan de oever van een beek zich onledig hield (s'amusait) met toezien hoe zijn tranen van ontroering in het beekwater druppelden.' Tranen werden de grote mode in de tweede helft van de 18e eeuw en het begin van de 19e eeuw. De overstelpende emoties die de romanhelden en -heldinnen bevingen bij het schouwspel van wild natuurtumult of geheimzinnig ruisende bossen misten hun uitwerking op de lezers niet. Zoet verdriet en troost vindt men niet in de voorschriften van de Kerk of in de delen van de *Encyclopédie*, maar in de natuur. De lezers wilden die ontroeringen meeproeven en de rage voor natuurhistorisch tijdverdrijf in heel West-Europa werd een van de gevolgen. De wetenschappelijke biologie voer er wel bij en een eeuw later kon Darwin rekenen op een gretig publiek.

15. *In Duitsland wijst Kant de biologie haar werkterrein*

Immanuel Kant (1724, Koningsbergen – 1804, *ibid.*) was de zoon van een zadelmaker en werd piëtistisch opgevoed. Hij studeerde wis- en natuurkunde, natuurwetenschap, theologie en wijsbegeerte in zijn vaderstad. Na enige jaren huisleraar geweest te zijn bij adellijke families in Pruisen werd hij (1755) docent aan de universiteit van Koningsbergen en daar in 1770 hoogleraar in fysica en metafysica. In 1796 legde hij zijn taak neer; hij had zo lang als hij kon colleges gegeven, hoog gewaardeerd door zijn studenten wegens zijn inspirerende onderwijs.

Plicht, regelmaat, een bedaarde blijmoedigheid en een omzichtige omgang met zijn medemens typeren Kants levensloop.

Een resultaat van een halve eeuw streng systematische overdenkingen was dat metafysica geen wetenschap kan zijn, zelfs als wetenschap onmogelijk is. Veel hedendaagse wijsgeeren zijn het hiermee eens.

Kant had zijn leven lang belangstelling voor biologie. Biologie was aanleiding tot zijn wijsgerige onderzoekingen en aan het einde van zijn dagen keerde hij meer en meer tot de biologie terug. Een beknopt overzicht van zijn meningen, voor zover zij biologie betreffen behoort hier te volgen, terwijl zijn monumentale filosofie voor het overige onbesproken blijft. Zijn directe invloed op de ontwikkeling van de levenswetenschappen raakt voornamelijk kernvragen, theoretische biologie. Uit zijn 'vorkritische Periode' – die in 1781 eindigde met de verschijning van *Kritik der Reinen Vernunft* – dateren publikaties die rechtstreeks met biologie van doen hebben. En met geologie.

Hij dacht en schreef over vulkanisme, aardbevingen, de atmosfeer en in 1755 publiceerde hij een kosmogonie onder de titel *Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels*. Voor de verklaring van de bouw van, en de bewegingen binnen ons zonnestelsel volgde hij Newton, die hij bewonderde. De mening van Newton, dat God de zon en de planeten geschapen had en in beweging bracht volgens de wetten van de zwaartekracht, wijzigde Kant in zoverre dat hij de oorsprong van de materie niet door menselijk verstand opspoorbaar achtte. Een Schepper heeft het universum geheel met materie gevuld, dat kan niet anders, en daar moet men mee volstaan.

Aansluitend op Leibniz' monadenleer wilde hij de vorming van ons zonnestelsel uit de chaotische oermassa oneindig kleine en oneindig talrijke, onderling verschillende materiedeeltjes mechanistisch, volgens wiskundige wetten verklaren (*Fysische Monadologie*; 1756).

Wij besluiten, verklaarde Kant, dat een oneindig groot aantal werelden bestaat, want een Schepper die alles vermag, zal ook universeel scheppen en vanzelfsprekend zou het scheppen van één nietig planeetje volstrekt niet stroken met zijn almacht. Hiermee bevestigde hij Cusanus' uiteenzetting van drie eeuwen daarvoor. Alle hemellichamen zijn bevolkt: in principe, let wel. Dus niet noodzakelijk allemaal, want de onbevolkte verkeren in een ontwikkelingsfase waarin het bevolkt zijn nog niet bereikt is. Dat doet echter niets af aan het oneindige aantal bevolkte werelden, want indien er al enige nog onbewoond zouden zijn, dan komen die in mindering van het totaal. Dat totaal is oneindig groot en een vermindering met een eindig getal laat het oneindige aantal onaangetaast. Alle werelden zijn dus bevolkt, ook de onbevolkte. Parmenides had het Kant niet kunnen verbeteren en Cusanus zou tevreden kunnen zijn.

Deze redeneertrant die vóór, en zeker na Leibniz, dikwijls gevolgd werd, zou op 18e-eeuwse biologen weinig indruk hebben gemaakt; hen interesseerde de op andere sterren

aanwezige bevolking zelf veel meer. Kant verstevigde niettemin met zijn theologisch-mathematische bewijsvoering Locke's conclusies. Die hielden in dat sterremensen leven en denken zoals wij; zij verwerven kennis en inzicht naar aardse trant, zoals Locke dat omschreven had. Zij bewonen, bij voorbeeld, Jupiter en Saturnus.

Nadat Kant heeft uiteengezet dat de mens al zijn voorstellingen en begrippen uit het universum ontvangt, uit zijn omgeving, wijst hij erop dat de mens waarnemingen doet en begrippen vormt niet anders dan door tussenkomst van het lichaam. Die eigenschap om te kunnen vergelijken en verbanden te ontwerpen (wat 'denkvermogen' mag heten) is geheel en al afhankelijk van de materie waaraan de Schepper dat vermogen koppelde. Omdat de zon de oorsprong is van elk bewegen zullen de schepsels op andere planeten uit een leniger en lichter materiaal moeten zijn samengesteld dan wij op onze aarde. Die andere organismen leven immers op grotere afstand van de zon en beschikken bijgevolg over minder zonnearmte. Slechts materie met geringere zwaarte kan nu de nodige bewegingen met behulp van de verminderde zonnearmte uitvoeren. Nu weten wij echter ook, zei Kant, dat hoe lichter en luchtiger de lichaamsbouw is, des te hoger en beweeglijker zal de intelligentie zijn.

'De verheven kwaliteit van die denkende wezens, de spoed waarmee zij inzicht verwerven, de helderheid en levendigheid van hun begrippen die zij opdoen als gevolg van de indrukken die de buitenwereld hun verschaft, de vaardigheid waarmee zij die begrippen onderling verbinden, hun bekwaamheid tot een doelmatig handelen, kortom, de kwaliteit van hun ontwikkelingsfase wordt hoger en meer volkomen naarmate hun verblijfplaats verder van de zon verwijderd is.'

Kant verliest zich in dit schouwen, deze overdenking van de schone zeden en begrippen eigen aan die ver van de zon levende schepselen, die vrij zijn van het grove, verlamdende aardse slijk. Wie zou hier niet aan Platoon denken? Tegelijkertijd laten Kants mededelingen zich lezen als voorlopers van de Naturphilosophie.

De kosmogonie die Kant in 1755 ontwikkelde werd een grondslag voor de theorie van Kant-Laplace (1796), een concept dat in de 20e eeuw op veel kritiek van wis- en natuurkundige aard stootte. Veel beter verging het de slotsom van de Fysische Monadologie. Die luidde: materie is een kracht, een vorm van energie. Twee eeuwen later bevestigden fysische experimenten Kants geniale, door metafysische redenering bereikte inzicht.

Ofschoon materie passief, roerloos en chaotisch is, roert zich toch binnen in de materie-deeltjes een 'Bestrebung', een streven zich in toenemende mate te rangschikken. De deeltjesdrang, de totale Bestrebung, is de van nature aanwezige drang tot ordening. Bestrebung veroorzaakt géén kwalitatieve verandering van de deeltjes. Het bewegen door Bestrebung eindigt nimmer: ('die Schöpfung ist nie vollendet'). Onuitputtelijke natuurvermogens gaan echter – dat is logisch onvermijdelijk – samen met de vergankelijkheid van alles wat de natuur voortbrengt. De 20e-eeuwse experimenten en berekeningen over het ontstaan van levende uit dode materie maken druk gebruik van de Kantse 'Bestrebung' van de materie, al vond ik dit nergens ronduit vermeld. Het is mogelijk dat Kant bij zijn overdenking van materie-vermogens aan Aristoteles gedacht heeft.

Omstreeks de jaren zestig van de 18e eeuw moesten de romantici het ontgelden. In *Träume eines Geistersehers* (1766) rekende Kant onbarmhartig met hen af. Hun voorman Swedenborg fantaseert op een manier, oordeelde Kant, die hem rijp voor het gekkenhuis maakt. Zijn methode is van meet af aan verwerpelijk, omdat geïsoleerde ervaringen, zoals zijn visioenen, geen maatstaf voor algemene waarheden mogen zijn.

Uit Kants studie over de mensenrassen (1775) blijkt dat hij Buffon's gedachten over het

zich in de loop der tijden veranderende aardoppervlak (Histoire de la Terre), onderschreef. Door de levende natuur te bestuderen kunnen de wijzigingen op aarde in het verleden en de gelijktijdige wijzigingen in het uiterlijk van de organismen aan het licht gebracht worden. Dit voert Kant (en Buffon) dan terug naar de beginsoorten die ten gevolge van die veranderingen in moderne tijden in verschillende rassen verdeeld zijn. Het herleiden van de differentiaties zou een beredeneerd en gestructureerd 'fysisch' geheel opleveren in plaats van de gebruikelijke scholastische (statische) natuurbeschrijvingen, verzekerden zij hun lezers.

In Kritik der Reinen Vernunft (1781) werkte Kant die visie nog wat verder uit, waarbij hij het Leibniziaanse model trouw bleef. Volheid en continuïteit heersen universeel; het geldt voor de materiële wereld en zeker ook voor de biologie. Een 'volle' schepping impliceert een ongelimiteerde diversificatie (alles is aanwezig, is werkelijk; wij zullen deze stelling o.m. bij de bespreking van Darwins theorie nogmaals ontmoeten). Tevens behoort dit *continuum* van alle vormingen een grondslag voor natuurbeschouwing te zijn. Alle 'concepten', alle bouwplannen van organismen hangen samen, dat wil zeggen zijn door vloeiende overgangen op soortniveau verbonden. Een steeds grotere variatie ten aanzien van het bouwplan brengt de overbrugging tot stand. Daarom zijn de soorten niet door hiaten gescheiden en is tussen buursoorten geen abrupte scheiding denkbaar. De natuur maakt geen sprong maar is continu (*datur continuum formarum*).

Wel tekent Kant aan dat deze conclusies metafysisch zijn omdat experimentele controle ontbreekt. In feite is Kants betoog niets anders dan een erkenning van de klassieke levensketen (*scala naturae*; X.15).

Filosofen constateerden dat met Kritik der Reinen Vernunft een nieuwe periode in Kants denken begon, en zij spraken van een 'vorkritische Periode'. De meeste biologische beschouwingen van Kant zijn 'vorkritisch' en ofschoon in zijn latere geschriften dikwijls argumenten ontleend aan de levende natuur ter tafel komen blijven deze hier achterwege, want in hun context besproken zouden zij te ver voeren. Ik bepaal mij tot een aantekening over zijn opvattingen die het biologische onderzoekerterrein in de 19e en 20e eeuw van meer en meer algemeen erkende grenzen voorzagen. In de 'vorkritische Periode' zijn het Leibniz, Wolff, Locke en Hume die Kants denken leidden; daarna nam hij zelf de leiding over.

De wetenschap van de Verlichting rustte op twee dogma's. Het eerste was dat de zintuigen ons onweersprekelijk juiste informatie over de dingen kunnen verschaffen, dode en levende: dit is het empirisme. Met de zintuiglijk verkregen gegevens, de oogst van waarneming en proefneming, vervaardigt het verstand (in het bijzonder het denkvermogen) een juist en volledig begrip van het natuurgebeuren, ontraadselt oorzaak en gevolg en alle daaraan verbonden wetmatigheden; dit is het tweede dogma, het rationalisme. In het voorafgaande stond dit al met andere woorden vermeld.

In 1766 had Kant het gekeuvel van de biospiritisten weggevaagd. Vervolgens bestudeerde hij de rationalisten en de spelregels die Leibniz, Locke en Hume voor het natuurwetenschappelijk bedrijf hadden geformuleerd. Rust de wereldheerschappij die zij het menselijk kenvermogen toekenden op een onwrikbaar fundament? Kant besloot na tien jaar overdenking (1781) dat het voor de rede, voor het zuivere verstand, onmogelijk is onderscheid te maken tussen kracht en *causa*, dat een metafysica over relaties tussen stof en geest (ziel) noodzakelijk een gedachtenspinsel moet blijven en dat experimenten slechts gegevens over de materiële natuur kunnen verschaffen. Het empirisme kan nimmer verklaren waarom de mens een besef, een bevroedend weten van het bestaan van een universon, eigen is.

Locke (VII.9), die uit het samengaan van voorvallen een oorzakelijk verband afleidde, was door Hume (VII.9) aangevallen. Hume betoogde dat wij een volgorde van voorvallen waarnemen, het tijdsverschil tussen gebeurtenissen, meer niet. Kant gaf hem gelijk.

Dit dwong Kant tot het stellen van de vraag in hoeverre natuurwetenschappelijke gegevens volstrekt waarheidsgetrouw zijn. Elk mens onderscheidt a priori ruimte en tijd (dus beweging) verklaarde hij. Het is een aangeboren vermogen en komt niet uit ervaring voort; dat lijkt maar zo. Mensen zijn wezens die behoren tot een draaiende planeet. Daarom schijnt het voor de mens dat het heelal beweegt. Onze gewaarwordingen zijn verweven met die eeuwig bewegende omgeving: naar hun wezen en van nature. Alle zintuiggewaarwordingen zijn aan ruimte en tijd gebonden en daarom is ook ons oordeel aan die verbin-tenis onderworpen.

Een aangeboren vertrouwen in de onverbreekelijke verbinding tussen oorzaak en gevolg, de beweging van aanzet tot resultaat, een causaal gebeuren, leidt tot ons 'begrijpen'. Zodoende is onze kennis door die ervaring of door experiment verkregen niets meer of anders dan kennis van waargenomen verschijnselen, een met behulp van geconditioneerde zintuigen verkregen begrensde kennis, een weten gevangen binnen lichamelijke vermogens. Wat de dingen die wij waarnemen wezenlijk zijn (Ding-an-sich) en de verschijnselen die zij oproepen inhouden, kunnen wij onmogelijk doorgronden, want wij beschikken daartoe niet over de middelen, noch stoffelijke noch onstoffelijke. Natuurwetenschap – in het bijzonder biologie – is weten over het waarneembare van de dingen, geen weten van vormen, de oorzaken of bewegingsbronnen. De mogelijkheid om kennis te verwerven is voor alle mensen wezenlijk dezelfde en deze is vrij binnen de voor allen gelijkelijk geldende grenzen. Hieruit volgt dat natuurwetenschappen met recht wetten kunnen vaststellen, die strikt gelden binnen die ervaringswereld van de mensen. Hier volgt glashard uit dat natuurwetenschappen op eigen kracht nimmer enig inzicht over een buitennatuur opleveren, nimmer zekerheid over al datgene wat geen natuurverschijnsel is en toch werkelijkheid.

Indien buiten-materiële invloeden aan natuurprocessen zouden deelnemen met waarneembare gevolgen, dan kunnen natuurwetenschappers niet anders dan deze ontkennen of ontwijken. Zien zij zich gedwongen die invloeden te verklaren, dan zullen zij een interpretatie construeren die op empiristische of rationalistische gronden steunt, want die vormen het enige voor hen begaanbare gebied. De 'waarheid' in de 19e- en 20e-eeuwse biologie van het Westen werd door Kant geformuleerd: 'Uebereinstimmung der Erkenntnis mit dem Objekt'. Dat zou in het Nederlands ongeveer kunnen luiden: 'Als wat wij ervaren hebben over een onderwerp met de door ons bereikbare kennis van het onderwerp overeenstemt, hebben we [onze] waarheid verkregen.'

Om te ontdekken wat nu het bereik van ons 'weten' is, moeten eerst de bouw, de werkwijze en het vermogen van ons denkapparaat onderzocht worden. Die kennis zal ons inlichten over de mogelijkheid van een beoefening van de metafysica en misschien de vragen beantwoorden, waarom geen metafysisch stelsel ooit duurzaam bleek te zijn, waarom de mens toch onverdroten voortgaat naar metafysische waarheden te zoeken en waarom biologen – sommige althans – niet berustend de eigen tuin wieden. Hoe dan ook, het 'zuivere verstand' kan geen metafysische zekerheid opbouwen, geen onvoorwaardelijk geldige oordelen bereiken en ook niet over natuurwetenschappelijke aangelegenheden oordelen voordat verifieerbaar onderzoek de onmisbare gegevens verschaft heeft. Wij mensen roepen zelf ordening en wetmatigheid op in de verschijnselen die wij Natuur noemen en wij zouden die niet kunnen omschrijven of aanwijzen als wij ze niet tevoren als grondbeginse-

len aanvaard hadden, ten gevolge van onze menselijke aard en neiging.

Vragen wat God, de ziel, het universum, nu eigenlijk beduiden, welke inhoud zij bezitten, vragen over alles waar onze zintuigen geen vat op hebben, blijven onaantastbaar voor de zoeker naar antwoorden. Over zulke onderwerpen weten wij niets en kunnen wij nooit iets met zekerheid weten. Het is evenzeer gewettigd en mogelijk hun bestaan of hun niet-bestaan te erkennen. Als onze gevoelens ons daartoe dwingen kunnen we hen met het volste recht als werkelijk beschouwen. Het staat ons zonder voorbehoud vrij om in God te geloven, in een onsterfelijke ziel en in een vrije wil, want het menselijk verstand is ontoereikend om zulke geloofsartikelen als strijdig met de rede te kunnen of te mogen verwerpen. De biologie verschaft geen argumenten pro of contra.

Een besef van plicht en van rechtvaardigheid is iedere mens eigen, een gevoel dat zich niet afvraagt waarom wij zus of zo willen handelen, maar ons voorschrijft hoe wij *behoren* te handelen, zodat de natuurwetenschappelijk mysterieuze, maar kennelijk aanwezige voorschriften van ons geweten gehoorzaamd worden. De oorzaak van deze en de genoemde algemene en aangeboren gevoelens, die Leibniz op zijn wijze onder de aandacht bracht, kunnen wij niet peilen, alle natuurwetenschappelijke en biologische maskerades of prenties ten spijt.

Kant besloot dat algemene natuurwetten toereikend zijn voor een verklaring van de levenloze wereld. De levende wereld heeft, om begrepen te kunnen worden, meer nodig. Een *causa finalis* werd door Kant niet geaccepteerd, wél doelbewerkende oorzaken die in organismen een doelgerichtheid suggereren.

Gegevens die wij waarnemen en verzamelen onderwerpen wij aan ons overdenkende oordeel. Het is de enige mogelijkheid om de algemene wetmatigheden te ontdekken die het bijzondere veroorzaken. Als wij de gevonden wetmatigheden beschouwen, kunnen wij abstraheren. Uit de kennis over 'vele vogels' kan 'de vogel' worden afgeleid. Wij herkennen doelmatigheid in de natuur. Organismen zijn inwendig doelmatig: het fysiologische bestel gekoppeld aan de morfologie. Dode stoffen die als voedsel nodig zijn, zijn uitwendig doelmatig. Oorzaken wijzen een natuurdoel aan, 'alsof' een *causa finalis* werkzaam zou zijn (Kritik der Teleologischen Urteilkraft; 1790).

Het menselijk verstand is 'discursief': wij moeten uit het algemene het bijzondere afleiden (*intellectus ectypus*). Er is een mogelijkheid dat daarnaast nog een intuïtie bestaat (*intellectus archetypus*), die een samenhang tussen begrip en actualiteit bevroedt, maar de mens kan zo'n intuïtie niet hanteren.

Kant erkende dat de palaeobiologen uit de resten van de oudste aarderevoluties de 'grote familie van de schepselen' kunnen ontwerpen. Uit de moederschoot der aarde – zelf nog maar kort tevoren uit een chaotische toestand ontstaan – werden aanvankelijk dieren geboren die weinig doelmatig gevormd waren (alsof de aarde een groot dier was). Later werden andere dieren geboren, die beter bij hun geboorteplaats pasten. Ten slotte verstijfde deze baarmoeder, verbeende, en uitsluitend stabiele, niet veranderende soorten werden geboren. Die eens bereikte verscheidenheid van vormen bleef gehandhaafd. De palaeobioloog ziet zich, volgens Kant, gedwongen om aan de algemene moeder voor de realisering van de bestaande levende natuur en de voortzetting daarvan een organiserend vermogen toe te schrijven, voldoende voor het verschijnen van alle levende wezens van alle tijden. Zonder deze organiserende en onuitputtelijke kracht ter doelmatige inrichting in potentia van alle voortbrengselen van het dieren- en plantenrijk, is de levende natuur ondenkbaar.

Nordenskiöld kwam, na zijn samenvatting van Kants leer, tot de slotsom dat Kant voor

de biologie het vraagstuk van de relatie tussen ziel en lichaam beantwoord had. Dat antwoord, zou ik willen toevoegen, houdt in, dat na Kant aan het biologisch onderzoek met uitsluiting van elk ander doelwit de taak toegewezen werd het materiële verloop van de levensprocessen op te helderen, natuurwetenschappelijk causaal. Zodoende zijn de eigenschappen van de geest, meende Nordenskiöld, het studieveld van de psychologie, die geheel andere methoden toepast. Ik teken aan dat, integendeel, de psychologie van de 20e eeuw in het Westen het model en de methode van 18e-eeuws natuurwetenschappelijk onderzoek hardnekkig toepast, en dat men Kant daarbij negeert. Verder dat de biologie in de 20e eeuw weliswaar nog bij uitzondering, maar toch met toenemende ijver, zich wendt tot de bestudering bij mens, dier en plant van onstoffelijke, immateriële factoren die levensverschijnselen begeleiden. Gewoonlijk stelt men zich daarbij echter zonder voorbehoud op het standpunt, dat elk verschijnsel tot een stoffelijk proces herleidbaar is. Het leidt meestal tot 'verklaringen' die Kant onbevredigend geacht zou hebben.

Het stemt, hoe dan ook, tot nadenken dat zowel Kant als Goethe (IX.30), die in veel opzichten zijn antipode was, belangrijke ontwikkelingen in de biologie stimuleerden. Is het mogelijk dat een gelijksoortig gevolg uit twee sterk verschillende opvattingen een binnen de natuurwetenschappen differentiërend kenmerk is voor de 'biologie'?

Ook signaleerde Nordenskiöld hoe, tot in onze dagen, Kant weinig begrepen of gehoord is door de zeer velen die eisen dat leerstellingen wortelend in voor natuurwetenschappen gesloten terrein, als objectief waar geaccepteerd worden. De wijsbegeerte volgens Kant eist zonder voorbehoud de erkenning van een menselijk onvermogen, een tekort, en tevens tot een waakzaam herkennen van wat buiten menselijk kenvermogen ligt. Kant dwingt door zuiver verstandelijke overwegingen te besluiten dat de mens niet anders dan bij zichzelf te rade kan gaan bij het bepalen van zicht op de levende natuur, bij het 'proevende verstaan' van een *prima causa* van leven. Deze erkenningen voeren tot tolerantie, tot welbegrepen vrijheid en respect, tot onmisbare bijdragen aan een goed klimaat voor een voorspoedige ontwikkeling van de biologie. De biomaterialist kan niet meer en niet anders dan materialist zijn, leerde Kant. De ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie wijst uit dat de biomaterialisten hierin nolens volens nooit slaagden.

Enerzijds vond Kant de havenlichten van een geopenbaarde absolute waarheid tegenover zich en anderzijds de heilsprofeten van de alvermogende materie en ten slotte nog de droomkoningen van de romantiek die zich weerbarstig gestemd voelden door zoveel koel gerangschikte argumenten. Met de regelmaat van een uurwerk bracht Kant de bouwstoffen bijeen voor een nieuwe periode in het biologische denken. Zijn betoog liet zich niet ontzenuwen, wel veronachtzamen, en zijn conclusies bleven de grenspalen voor biologie.

Kant wees fysiologen op het samenspel van de organen, de wisselwerkingen van invloeden onderling en met het hele organisme, de 'causale *nexus*', die het geheel beheerst. De functies elk orgaan eigen zijn op elkaar afgestemd, regelen elkaar en doen samen een organisme leven, maken het levensverschijnsel in voortdurend causaal verband tussen het geheel en de delen tot een dynamische werkelijkheid. Kant was holist, zoals Aristoteles, maar niet op grond van dezelfde overwegingen.

Toen Kant zijn grootse stelsel voltooid had en bewezen dat de mechanistische verklaringen van de levensprocessen het doelmatig functioneren in samenhang van de organen niet dekten (1790) en dat die onmiskenbare doelmatigheid niet anders dan 'teleologisch beoordeelt' kon worden (zoals Aristoteles gepoogd had te doen), merkte hij op dat in een studie over natuurverschijnselen nooit méér natuurwetenschap kan schuilen dan er wiskunde

in te vinden is. De mens beschikt over het vermogen om door zorgvuldige en geschoolde bezinning iets van de aard van het universum te vermoeden en daarom is *ratio*, besloot Kant, meer dan alleen verklaren: *ratio* is bovendien een waarheidsbesef voortvloeiend uit een wederzijds verstaan van metafysica en fysica. Een biologische verklaring is een fysisch-causaal weten, fysisch-causaal begrepen en daarmee verklaart de bioloog zijn wereld, van zichzelf uitgaande en niet andersom.

De onderzoekende mens ordent de verschijnselen die hij gewaarwordt en die hij naar eigen inzicht gevormd aan zijn weten toevoegt. De buitenwereld laat de onderzoeker toe die verborgenheden tracht op te sporen waarvan hij het bestaan vaag vermoedt. De natuur speelt graag verstoppertje (*fysis kryptesthai filei*), verzuchtte Herakleitos.

Elke bioloog maakt zijn eigen biologie en niet omgekeerd, en hij vindt schelpen op het strand van de onpeilbare oceaan, ofschoon gewoonlijk minder mooie dan Newton vond. Deductie en inductie, beurtelings of gezamenlijk, bepalen zijn methode en beide zijn voor hem onmisbaar en onvermijdbaar; tijd en plaats en misschien nog een onkenbaar agens daarbuiten richten zijn handelen en denken.

Hiermee is in de paragrafen VII.9–VII.15 samengevat wat mij van belang scheen om de ontwikkeling van de Westerse biologie in de 18e eeuw te kunnen volgen: een keuze uit biofilosofische vertogen in Engeland, Frankrijk, de Lage Landen en het Duitse taalgebied. Meermalen zal een eigenaardige overeenstemming van de levensloop der auteurs met karaktertrekken van het veld van hun belangstelling en de aard van hun werk, gepaard aan de wisselvalligheden van hun opvattingen, de lezers niet zijn ontgaan. Op basis van en volgens Newtons *regulae philosophandi* ontwierpen de geleerden van de Verlichting het arbeidsveld en de structuur van de huidige biologie.

16. Plantenfysiologie tot Vegetable Staticks (1727)

De plantenfysiologie kreeg sinds Theofrastos aandacht, maar kon zich tot het begin van de 18e eeuw ternauwernood ontwikkelen. Het stoken van een levenselixer en de goudmakerij (alchemie) beheersten elke vorm van gericht en gecontroleerd fysisch-chemisch proberen. Een mogelijk nog ernstiger obstakel om de plantaardige levensuitingen onbevooroordeeld te onderzoeken was de overoude leer, dat planten en dieren, als levende wezens beschouwd, eigenlijk gelijk zijn. Toegegeven, iedereen wist dat de planteziel minder fijn besnaard en minder vermogend is dan de dierziel, maar voor het overige zijn bouw en functie van planteorganen rechtstreeks met dierorganen vergelijkbaar. In algemene biologische beschouwingen kwamen gewoonlijk verwijzingen naar planten voor, maar terloops, volledigheidshalve, als begeleiding van meningen over dierfysiologie. Tot de 17e eeuw bleef in farmaceutische en medische verhandelingen de kennis van plantenfysiologische eigenschappen beperkt tot een praktisch weten van geneeskrachtige deugd of ondeugd. Ter aanvulling van het in voorafgaande hoofdstukken vermelde nog een aantekening.

De oorzaak van plantengroei en -voeding is *psyche*, schreef Aristoteles bij herhaling. Spijsvertering en uitscheiding zoals bij dieren ontbreken. Zij missen daarvoor bestemde organen en hebben die ook niet nodig, want zij onttrekken hun voedsel aan de bodem in precies gepaste hoeveelheden en geheel toebereid. Het voedsel vloeit de wortels binnen en voegt zich ongewijzigd bij het ontvangende plantelichaam.

Cusanus rapporteerde plantenfysiologisch onderzoek tijdens de vroeg-Renaissance (*Idiota de Staticis Experimentis*; 1450). Planten en zaden die in honderd pond vochtig gehouden aarde opgroeiden werden na enige tijd geoogst en gewogen. Honderd pond planten bleken geen noemenswaardig gewicht te hebben onttrokken aan de aarde die opnieuw werd gewogen. Daarom moest hij besluiten dat water aardebestanddelen verkreeg, 'verdikt' door de planten werd opgenomen en vervolgens tot plant werd. De zon bracht deze mutaties teweeg; stap voor stap veranderden de elementen. Linskens (Afscheidscollège 1986: 10) merkte in zijn Cusanus-studie op dat Van Helmonts wilgeproef dus een voorganger heeft gehad.

Ongetwijfeld. Een duidelijk verschil tussen beide experimenten toont echter aan dat ook de alchemistische biologie in tweehonderd jaar zich ontwikkelde. Terwijl Cusanus de elementenmutaties streng klassiek interpreteerde (volgens Aristoteles en Avicenna): zon → aarde → water → aarde/water → water/plant/aarde → plant, is Van Helmonts model: water → aarde → water/plant. Een mutatie aarde/water komt in Van Helmonts plantenfysiologie niet aan de orde en die wordt daardoor een tussenfase van Cusanus naar de latere scheikunde. Anders gezegd: voor Cusanus is de zon de alchemist, voor Van Helmont de plant.

Van Helmont besloot na zijn wilgeproef (p. 376), dat planten zelfstandig uit water dat zij aan de bodem onttrekken, alle stoffen bereiden die zij voor groei en bloei nodig hebben. Dat was een duidelijke afwijzing van Aristoteles' theorie. In 1662 (*De Plantis Doxoscopiae*) voltooide Joachim Jung (V.29) de afrekening, door op te merken dat planten wel degelijk excrementen uitscheiden, zoals harsen, druppels vocht, geuren en zo meer. Verder verklaarde hij dat wortels selectief voedsel aan de bodem onttrekken en niet zo maar water zoals Van Helmont beweerde. De voedingsfysiologie van planten en dieren is na Jungs conclusie geheel vergelijkbaar.

In *De Causis Plantarum* is Theophrastos' plantenfysiologie voornamelijk te vinden. De zes 'boeken' behandelen, naast toegepaste plantkunde, de invloed van milieufactoren en plantenbewegingen. Geleid door de leer van gelijkheid van plant en dier besprak hij de bestuivingsbiologie van vijg en dadel, en wees op overeenkomstige gebeurtenissen bij visen (p. 623). Bladeren keren hun bovenzijde naar de zon en *Myrtus* is daarvan het beste voorbeeld. Naar de onmisbare toelichtingen voor een goed begrip van deze teksten door B. Einarsen en G.K.K. Link, gegeven ter gelegenheid van hun vertaling van de eerste twee boeken *De Causis Plantarum* (Loeb Classical Library; 1976) kan ik slechts verwijzen.

In de Middeleeuwen ontstonden geen nieuwe inzichten betreffende plantenfysiologie, indien althans bespiegelingen over de werkzaamheden van aangeboren krachten, zieleigenschappen, niet als een bevordering van de plantenfysiologie worden opgevat. De plantkundigen uit de vroege 16e eeuw (IV.6-13) beschreven de plantenwereld in woord en beeld zoals in geen vijftienhonderd jaren gebeurd was, maar het betrof morfologie, ecologie, etnobotanie, farmacie en incidenteel enige gegevens over het leven der planten. Voor plantenfysiologisch onderzoek in antwoord op gerezen vragen was de tijd nog niet gekomen.

De vroegste plantenfysiologische schriftuur die na de Middeleeuwen zich als een nieuwe biologische discipline aandiende, staat op naam van Cesalpino (IV.20), Malpighi (V.23) en Mariotte (p. 395). Verder noteer ik dokter Geoffroy Linocier (1550, Tournon (Rhône) - ?), die in 1584 over aromatische planten publiceerde en in 1619 over plantesappen.

Cesalpino's meningen (p. 362-363) zijn niet wezenlijk verschillend van die van Aristoteles en Theophrastos, maar hij drukte zich duidelijker uit en in meer detail. De sapstroom

in planten is vergelijkbaar met de bloedstroom in dieren, echter, merkte Cesalpino op, bij dieren kan de stroom vanwege aderkleppen slechts in één richting gaan. Het hart van planten (*cor plantarum*) is de plaats van ontmoeting tussen wortel en stengel. Plantemerg is gelijk aan ruggemerg en levert zaden bij planten en sperma bij dieren (dat laatste hoorden we al van Platoon).

Jaren na Cesalpino's beschouwingen kwamen, in de eerste helft van de 17e eeuw, mondjesmaat bruikbare microscopen beschikbaar. Zij maakten de planten-anatomie toegankelijk. De plantenfysiologie die treuzelde na Cesalpino, herleefde vooral toen de vroegste gedachten in de richting van de moderne fysica en scheikunde zich begonnen te vormen.

In 1671, toen Malpighi (VI.18) zijn publikaties in de *Philosophical Transactions* begon (op de dag dat Grew's *Anatomy* verscheen), bevestigde hij Jungs bezwaar tegen de plantenvoedingsleer van Aristoteles. Bovendien kon hij Jungs standpunt nog aanvullen. Bloemen zijn uitscheidingsorganen. Zij verwijderen de excrementen uit de plant – de minderwaardige stoffen – en het is een doelmatige functie, want nu kunnen zij de groei van de nobele vruchten die ophanden is niet hinderen.

Misschien dacht Malpighi aan Galenus, toen hij verklaarde dat de sapstroom in planten heen en terug dezelfde weg volgt. Als bewijs noemde hij stekken die met het bovineind in de grond gestoken toch wortelen, terwijl een omlaag gekromde tak toch verder groeit. Het sap beweegt via de houtvezels, verzekerde hij.

De houtvaten evenwel stemmen met de tracheeën van insecten overeen en zijn dan ook met lucht gevuld. Malpighi constateerde dat zij krompen en zich verwijdden tijdens de ademhaling van de levende plant. Waarschijnlijk is Malpighi de eerste onderzoeker geweest die verklaarde dat planten ademhalen.

Ik wees erop hoe Hotton het sapstroombericht van Malpighi verfraaide tot een nog nauwkeuriger overeenstemming met de dierfysiologie (p. 396) en hoe Major in 1665 planten al een sapkringloop had toegedacht (p. 395). Hottons mening werd wijd en zijd gesteund, bij voorbeeld in Engeland (John Ray) en in Frankrijk (Claude Perrault). Martin Lister kon in 1672 de *Royal Society* zelfs informeren dat hij bij planten aderen had waargenomen die anatomisch niet van bloedvaten verschilden. Van Leeuwenhoek stemde in.

Naar het oordeel van deskundigen zijn de planten-anatomische studies van Van Leeuwenhoek tenminste van de kwaliteit die Grew en Malpighi terzelfdertijd of iets later bereikten. Door de versnipperde publikatie in brieven misten zij de waardering die ze waarschijnlijk anders, als boek verschenen, ontvangen zouden hebben. Dit zij zo; zijn gevolgtrekkingen over de sapkringloop die Van Leeuwenhoek ondersteunde met zijn waarnemingen zijn terecht op de achtergrond gebleven. In het verband van dit overzicht zijn ze karakteristiek genoeg om hierna even vermeld te worden.

Van Leeuwenhoek meende dat de wijde (xyleem)vaten het sap naar boven leiden dat alle voedende bestanddelen die de plant nodig heeft meevoert. In de nauwe vaten of vezels vloeit het vervolgens, na de top van de plant bereikt te hebben, omlaag. Beneden aangekomen doet het de wortel groeien, maar het kan ook, bevrucht met nieuw bodemvochtvoedsel weer de reis opwaarts beginnen.

In 1675 zag Van Leeuwenhoek in eikebladnerven dezelfde rangschikking van de transportbanen en hij besloot daarom dat de vochtkringloop ook de bladeren passeert. De grote bladnerven komen met de aderen in het menselijk lichaam overeen en de dunste nerfjes met de haarvaten, zoals die in spierweefsel liggen. De diktegroei van een tak of stam heeft plaats doordat uit de opwaartse sapstroom voedend vocht overvloeit in de dwarse mergstralen. Deze duwen de schors of bast buitenwaarts. Het vocht kan in de vaten

zo hoog opstijgen als de plant hoog is, doordat talrijke kleppen daarbinnen – de hofstipfels en de celwandblaasjes (thyllen) die meestal in houtdoorsneden zichtbaar zijn – stijging stap voor stap toelaten en terugvloeien verhinderen (echo van de aderkleppenleer volgens Fabrizio, p. 267 en Ruysch, p. 309).

Van Leeuwenhoeks verslag steunt misschien gedeeltelijk op Grews explicatie van de kracht die het sap omhoog drijft. Met vocht gevulde cellen rondom de vaten oefenen druk uit en dus wordt het sap opwaarts geperst. Malpighi's mening dat het voedende vocht door beurtelings condensatie en verdamping zich opwaarts zou verplaatsen past zeker goed bij Van Leeuwenhoeks betoog. Overigens, Ph. de la Hire (1640–1718) trof in 1693 ook kleppen in houtvaten aan.

Naar de heersende mode in Italië en daarbuiten omschreef Malpighi – die Cartesiaan en mechanistisch bioloog was – een boom als een buizenstelsel dat zich in de bodem talloze malen tot in allerfijnste bundeltjes en ten slotte in solitaire haarbuisjes splitst en spreidt. Boven de grond voegen de buisjes zich tot een stam samen en dan zullen zij zich aan het bovenende, in de kroon, weer vertakken om uiteindelijk in de verste boomtopjes als solitaire haarvaten te eindigen. Wie denkt hier niet aan de haarvaten die Malpighi in de staart van de salamander zag? Het Malpighiaanse plantmodel, een alternerend spreiden en contraheren, pulseren, treedt herhaaldelijk in de biologie op (Hotton, p. 396), soms geschraagd door feiten en soms ook theoretisch ondersteund (Goethe).

De plantaardige buizen zijn verschillend van aard en doel, schreef Malpighi, sommige maken melksap, andere hars, weer andere voedingssappen, dat wil zeggen sappen die met bloed gelijk gesteld mogen worden. Die laatste gedachte is zo vertrouwd vanwege de plantdier-gelijkheid dat nog in 1833 De Candolle het sap dat bladeren 'maken' met dierebloed vergelijkt.

Het werk van Mariotte is beschreven in VI.18. Onder de benoemde leden van de nieuwe Académie Royale des Sciences (1666, p. 292) hadden Claude Perrault en Edmé Mariotte plantenfysiologische belangstelling. Beiden experimenteerden.

Mariotte zette een ent van Bon Chrétien, een pere-ras, op een 'wilde' onderstam. De ent kreeg sap van de onderstam en verwerkte dit tot Bon Chrétien-peren. De onderstam kreeg na verloop van tijd zijtakken en die droegen minderwaardige 'wilde' peren. Entte men een onderstamtak weer op de Bon Chrétien-ent, dan produceerde de bovenste ent weer 'wilde' peren. In beide gevallen hadden de enten bewezen in staat te zijn het toegevoerde sap te veranderen. De eigen activiteit, een zekere levens-autonomie van planten, was hiermee aangetoond. Planten kunnen méér dan zich uitsluitend voeden en Aristoteles' leer van het kant en klare voedingssap uit de bodem schiet te kort. Mariotte verklaarde zijn bevindingen als volgt.

Materie, volgens Descartes gekenmerkt door het bezit van afmeting, van 'uitgebreidheid', kan op grond van die hoofdeigenschap in groepen gerangschikt worden: grofkorrelig, fijnkorrelig en zeer fijn. De fijnste materie is zo subtiel, glad en plooibaar dat hij door alle voorwerpen, alle organismen zich bewegen kan, tussen alle grovere materiedeeltjes doorglipt, zoals een ijle lucht, een fluïdum. Daar wordt Bacons mededeling aan toegevoegd, dat van de plantenvoedende stoffen het allersubtielste zo fijn is dat het aan waarneming ontsnapt, terwijl het juist alle bijzondere levensfuncties verricht. Peren, bijgevolg, in overeenstemming met de stengel die ze draagt.

Sapdruk (p. 395) kan de oorzaak van groeien zijn en een sapkringloop zoals in dieren kon Mariotte bij planten niet aantonen. Toch wilde hij op grond van zijn proeven zo'n kringloop veronderstellen (De La Végétation des Plantes; 1676). Plantenleven is fysische

chemie (alchemistische fysiologie, in Mariotte's biologie).

Abbé Mariotte's natuurbeschouwing was – zeker niet minder dan die van Malpighi – Baconistisch en het schaadde zijn religieuze overtuiging niet. Al zou Pyrrhoon het bij het rechte eind hebben en de kennis van de diepste oorzaken van de natuurverschijnselen voor mensen onbereikbaar zijn, dan belet ons toch niets om de onzekerheid, de onmacht te doorgronden, binnen redelijke grenzen te houden. Zekerheid mag dan uitgesloten zijn, welnu, een zo hoge waarschijnlijkheid dat de mens er mee kan werken en overdenken, tevreden mee kan zijn, is bereikbaar. Die onzekere zekerheid verschaft proefondervindelijk onderzoek, ook al moet dit zich tot het uiterlijk van de dingen beperken.

Wij nemen waar, de zintuigen lichten ons in, en we geloven onze zintuigen. Dat moeten we wel al kan het best zijn dat in levende stoffen (*substances naturelles*) allerlei eigenschappen (*qualités*) schuilen die onze zintuigen volkomen ontgaan en die zo vreemd zijn dat we hun bestaan zelfs niet vermoeden. Roger (1963: 200) is van mening dat Mariotte niet aan de mogelijkheid gedacht had van een strikt menselijke wetenschap die zichzelf en zijn maker, de mens, genoeg zou kunnen zijn en die dus zelf zijn eigen waarheid zou scheppen onafhankelijk van de essenties van de dingen. Mariotte, verklaart Roger, stelde zich tevreden met de kennis van feiten en dat is voor conclusies genoeg en binnen bereik. Geen overwegingen gericht op *primae causae*: de natuurwetten die we vinden door logische redenering op grond van gevonden feiten zijn weliswaar de *primae causae* niet, ongetwijfeld secundair en afgeleid, maar zij moeten en mogen ons voldoende zijn, is de kern van Mariotte's *Essai de Logique* (1678).

Het betoog is heel nauw aan Locke's filosofie verwant (die kort daarna verscheen) en biedt tevens een grondslag voor het latere positivisme. Mariotte verschafte de wetenschappelijke fysiologie een werkhypothese die, gesteund door Locke en Newton, leiding zou gaan geven zowel binnen de Académie Royale als binnen de Royal Society.

De ontwikkeling van de 17e-eeuwse plantenfysiologie werd in Italië door Cesalpino en Malpighi in gang gezet door hun experimentele onderzoek. In Frankrijk pakte Mariotte de draad op en ging verder: hij toetste nieuwe gegevens experimenteel vergelijkend en zocht naar fysisch-chemische verklaringen. In Engeland nam John Woodward (p. 395) Mariotte's voorbeeld ter harte. Hij kweekte planten op regenwater en bevond dat zij weinig of niet groeien. Rivierwater was kennelijk veel voedzamer en de kweek was voorspoedig op water waarin bodemgrond was uitgespoeld (1691–1692). In de 19e eeuw zou Sachs deze methode, chemisch vertaald, tot grote bloei brengen, nadat J.A.L.W. Knop (1817–1901), de Leipziger hoogleraar in landbouwscheikunde, de waterige oplossingen met 10 elementen die nodig zijn voor plantengroei had samengesteld. Watercultures zouden een eenvoudig en doeltreffend middel worden voor onderzoek van de minerale plantenvoeding.

John Ray (X.11–X.14) groot bioloog en devoot theoloog, hield zich weinig bezig met de plantenfysiologie. In 1686 begon zijn *Historia Plantarum* te verschijnen. Het boek bevatte een mededeling (misschien de eerste) over het bloeden of tranen van planten. Ray liet het bij de waarneming en de vermelding dat het vocht vrijwel zoals water smaakte. Vermoedelijk deed hij ook ringproeven. Planten hebben geen waarnemingsvermogen, zei Ray, en al hun bewegingen zijn mechanistisch verklaarbaar. Waterdruk houdt de bladeren in de goede stand en als de vaten vernauwen stroomt te weinig water toe, zodat zij slap hangen. *Mimosa pudica* vouwt 's avonds de blaadjes samen, ze drukken op de bladsteel en dit belemmert de watertoevoer. Het hele blad hangt verwelkt omlaag.

Bloemen verwelken door afkoeling. Heliotropie, de invloed van de zonnestand op plan-

tenbewegingen, schreef Ray toe aan verhitting. De steel van een zonnebloem wordt aan één zijde warm en de beschaduwde stengelzijde blijft koeler, zodat de stengel éézijdig groeit en de 'bloem' zich zonwaarts keert. Möbius wees erop (1968: 317) dat Rays redenering juist een afwenden van het bloemhoofd zou verklaren: hij dacht wel mechanistisch maar had van mechanica geen begrip.

Het ontbreken van scheikundige kennis in de 17e en 18e eeuw, bij zovele ernstige pogingen van onderzoekers die weinig aandacht trokken, wekt een emotie op bij 20e-eeuwers. Zoveel weetgierigheid en lust tot experimenten gedoemd tot steriliteit, omdat de eerste grondbeginselen van de scheikunde onbekend zijn; het schijnt een ironie. Ik denk aan Denis Dodart (p. 326), lid van de Académie en lijfarts van Lodewijk XIV. Hij wilde fytochemie beoefenen en trachtte door planten langzaam en omzichtig te verbranden de bouwstoffen onveranderd in handen te krijgen. Met de ontsnappende gassen kon hij niets beginnen en met de as evenmin. Duizend keer gooide hij de verbrandingsresten, die nooit enig uitsluitel gaven, weg. Misschien zouden plantesappen, dacht hij in arren moede, met bloed gemengd hun samenstelling kenbaar maken (*Essais sur la Végétation des Plantes*, 1717).

Toen dokter Dedu een verkorte Franse vertaling van Grews *Anatomy* publiceerde (1685), voegde hij een opstel toe dat hij in 1682 vervaardigd had over zijn pogingen groei-verschijnselen experimenteel met behulp van gisting en mousserende plantenzuren te verklaren (Descartes en zijn (bloed)schuimtheorie!). Tekenend is de titel: *De l'Âme des Plantes* (Over de Planteziel), want Dedu werkte in Montpellier waar het vitalisme later, in de 18e en 19e eeuw, zijn vurigste verdedigers in Frankrijk zou vinden.

Een leerling van Leibniz paste in Duitsland de monadenleer toe op de plantenfysiologie; de 18e eeuw was al voor een kwart verstreken. Johann Christian Wolff (Frederik de Grote maakte hem Freiherr) verdedigde een wijsbegeerte die in het Duitse taalgebied grote invloed kreeg (Wolffianisme). Hij wilde een absoluut rationalisme gepaard aan een afwijzing van alle ervaringskennis bij wijsgerige oordeelvorming; hij vertegenwoordigde een stroming binnen de *Aufklärung*. Wolff (1679, Breslau - 1754, Halle) studeerde theologie maar werd wiskundige en filosoof. 'Kennis van het mogelijke is filosofie en elk mogelijk zijn is tevens de ontologie van het weten'. Vanzelfsprekend stimuleerde deze stelling de embryologie (IX). Wolffs invloed op de biologie bleef echter ver achter bij zijn succes als filosoof, zodat hier een vermelding van zijn plantenfysiologische meningen, uitgelegd in sommige van zijn *Vernünfftige Betrachtungen von der Wirkungen der Natur* (1723), voldoende is. Zijn betoog kondigde de weg aan die Liebig zou inslaan.

Plantengroei put de bodem uit. Bemesting is vereist en dit slaagt door middel van zouten (salpeter) en 'olieachtige stoffen'. De regen brengt zulke stoffen omlaag en doet ze de bodem insijpelen. Planten nemen de stoffen op en vervoeren ze in de vaten terwijl de vloeistof zich voortbeweegt door luchtbewegingen (luchtdruk van buiten) en door capillaire bewegingen (vgl. Hales, VII.17). Het voedingsproces is fysisch-chemisch, anders niet. Wolff, geïnspireerd door de monadenleer, begreep ineens dat een plant geheel uit cellen bestaat (de nieuwe microscopen bevestigden die transformatie van de monaden). Planten zijn cellige organismen (VII.38). Er zijn waarnemingsontvankelijke en -ongevoelige monaden, en deze laatste zijn de bouwstenen van een plantaardig organisme dat leeft.

In Engeland experimenteerde de Reverend Stephen Hales; zijn bevindingen maakte hij in *Vegetable Statics* bekend (1727).

17. *Stephen Hales begint de nieuwe fysiologie*

Stephen Hales (1677, Bekesbourne (Kent) – 1761, Teddington (Middlesex)) studeerde theologie in Cambridge, werd Reverend (1709) en bleef zijn leven lang als geestelijke werkzaam, terwijl hij als liefhebberij de chemie, de botanie en de anatomie beoefende. Het bezorgde hem een lidmaatschap van de Royal Society (1718), een gedenksteen in Westminster Abbey en de erkenning dat door zijn biologisch onderzoek een nieuw tijdperk voor de fysiologie begon.

Het boek dat zijn reputatie als bioloog vestigde heet *Vegetable Staticks, or an Account of Some Statical Experiments on the Sap in Plants*. Het verscheen in 1727 en was het berekeneerde verslag van twintig jaar experimenteren.

De titel herinnert aan Cusanus (VI.8), wiens *De Staticis Experimentis* in het Engels vertaald in 1650 verscheen. Cusanus adviseerde proefondervindelijk onderzoek met behulp van de weegschaal. Als voorbeelden van natuurwetenschappelijk denken koos Hales verder Borelli, Baglivi, Locke en Newton; hetgeen wil zeggen dat hij de levende natuur mechanistisch en religieus-materialistisch interpreteerde.

In 1733 publiceerde Hales zijn *Haemostaticks*, waarin een poging werd gedaan om dieren op dezelfde manier als planten te onderzoeken. Hij paste Boyle's werkwijze en vondsten zoveel mogelijk toe.

Niet valt te ontkennen, dat Hales in de provincie werkte en op een eiland woonde. Literatuurbronnen stonden hem mondjesmaat ter beschikking en van persoonlijke contacten met onderzoekers aan de overzijde van het Kanaal kon niets komen. Daar volgt uit dat hij vrijwel alleen op eigen inzicht vertrouwen moest, werken moest binnen de beperkingen die zijn levensomstandigheden oplegden en dit kan de waardering voor zijn prestaties slechts vergroten. In wijder verband gezien is het leerzaam te bedenken dat Hales' proefnemingen, wat technische hulpmiddelen aangaat, eeuwen eerder gedaan hadden kunnen worden. Hij begon met een verbetering van Cusanus' en Van Helmonts experimenten (p. 376).

Hales kweekte een zonnebloem in een pot (1724) en bedekte de bovenzijde van de pot met een plaat lood waarin gaten zaten voor een stengel en voor twee buizen die voor watertoevoer en luchtpassage zorgden. Hij had, welbeschouwd, met één buis minder kunnen volstaan. Door de waterbuis en de potdrainage in de bodem met kurken af te sluiten werd de verdamping uit de aarde waar de zonnebloem in groeide tot een minimum beperkt.

Vijftien dagen achtereen woog hij, 's morgens en 's avonds, de plant met pot. Daarna sneed hij de stengel dwars af, verzegelde de wond en mat de verdamping van de gesloten bloempot met aarde. De watergiften werden in rekening gebracht en samen bepaalden de gewichtshoeveelheden hoeveel water de groeiende zonnebloem had afgestaan. Hales paste controles toe door het verdampte water (condens) op te vangen en te meten. Vervolgens bepaalde hij het totale oppervlak van de bladeren met in een raampje gespannen draadvierkantjes.

Ten slotte koos hij een ongeveer gelijke, in vrijheid gegroeide zonnebloem, woog de grootste wortels en mat hun lengte. Daarna het hele wortelstelsel gewogen en dit verschafte hem ten naaste bij de lengte en het totale oppervlak van het wortelstelsel. Door die berekeningen verkreeg hij de onder- en bovenaardse oppervlakken van de plantorganen en daaruit hun verhouding. De snelheid van de sapstroom kon hij afleiden uit allereerst het gewichtsverschil van de verse en de gedroogde stengel en verder uit zijn dwarsdoorsnede in verband gebracht met de opgenomen hoeveelheid water per tijdseenheid. Zo kon Hales

de waterafgifte van levende bladeren (transpiration) bepalen. Het was niet moeilijk aan te tonen dat een mens bijna anderhalf maal zoveel transpireert als een zonnebloem (steeds vergeleek Hales de plantaardige en de dierlijke fysiologie).

Sommige plantebewegingen kunnen door transpiratie verklaard worden. Een bloem keert zich naar de zon doordat uit de zonzijde van de stengel meer water verdampt dan aan de schaduwzijde. Eenzijdige inkrimping en draaiing van de stengel is het gevolg. Op deze manier verbeterde Hales het zonnebloemavontuur van Ray.

Door een muntplant te bevestigen in een gedeeltelijk met water gevulde U-buis, als vorm van watercultuur, kon hij na meting en weging bewijzen dat 's nachts in een vochtige atmosfeer minder water opgenomen en verdampt wordt. Het opgevangen condens bleek luchtarm, smaakloos en helder. Ook vond hij dat de plantewaterhuishouding zich wijzigt met de seizoenen.

De kracht waarmee planten water opnemen demonstreerde Hales met een ijzeren pot vol erwten, die hij met een looddeksel afsloot waarop ca. 90 kg gewicht gezet werd. Nadat hij water op de erwten had gegoten, werd de deksel omhoog geduwd.

In het voorjaar van 1719 probeerde hij het bloeden van een oude druivewingerd die over tijd gesnoeid was te stelpen en de toegebrachte schade te beperken.

Veget. Stat., p. iii: 'Toen ik ten einde raad nadat alle pogingen gefaald hadden een stuk blaas over de dwars doorgesneden stam bond, zag ik hoe de kracht van het sap de blaas sterk deed opbollen. Ik begreep dat een lange glasbuis op dezelfde manier op de wond bevestigd, zoals ik vroeger op de slagaderen van verscheidene dieren geplaatst had, mij de werkelijke stijgkracht van het sap in die stam zou laten zien.'

Worteldruk is, zo kan Hales in 1748 nog nader bevestigen, grotendeels de oorzaak van 'bloeden' en hij bedraagt bijna 1 atmosfeer (101,325 kPa). De opwaartse beweging van het sap heeft plaats via de houtvezels en laat zich met de gebeurtenissen in een kaarsepit vergelijken (het transport in een pit gebruikten Avicenna, Bacon en Lavoisier ook als verklaring voor fysiologische verschijnselen). Er is aanzuiging door en zwelling van de vezels. Toch, besloot Hales, is deze fysisch-mechanistische verklaring niet geheel toereikend. Het water verplaatst zich mede door een zekere kracht die in stam en takken schuilt.

Als het voorjaar, het seizoen van het bloeden, voorbij is, kunnen de 'haarvaten' weinig sap uitpersen, maar wanneer het sap door de bladeren verdampt en ontsnapt 'kunnen zij door hun sterke aantrekkingskracht [horror vacui] de grote hoeveelheden vocht aanvullen die door transpiratie ontwijken'.

Hij bestudeerde leerachtige en vliezige, in de winter afvallende bladeren en vergeleek de verdamping van bebladerde en kale takken. 's Winters is het sap van blijvende bladeren dikker en olieachtiger en daardoor verdragen die bladeren de koude beter, kon hij concluderen.

Met doodeenvoudige voorzieningen onderzocht Hales de zuigkracht van fijne poriën, door buizen met stevig aangestampte, fijne houtas in water te zetten en vond dat zwelling door wateropneming het watertransport bevordert.

Hales legde de grondslagen van de cohesie-theorie voor watertransport in planten, een theorie die, zoals Mägdefrau (1973: 84) opmerkte, pas 200 jaar later afdoende bewezen kon worden door Dixon en Renner.

Ofschoon Malpighi uitgaande van de plant-dier-gelijkheid, bladeren een mogelijke functie als voedselbereiders uit bodemvocht had toegeschreven en de afdalende sapstroom als de vervoerder van voedsel beschouwde, ontkende Hales een waterverplaatsing omlaag: sap is 'not circulating'. Bladtranspiratie veroorzaakt de verplaatsing van voedend sap uit

de wortels omhoog en daar blijft het bij. Ringproeven steunden zijn zienswijze, meende Hales.

Toch waagde hij zich nog een stap verder dan Malpighi en liet het niet bij de suggestie van een voedingsactiviteit van de bladeren. Voedende materie wordt inderdaad in de bladeren verwerkt en lucht en licht zijn daarbij betrokken. De lichtsubstantie (Newton) die bladeren binnendringt heeft een aandeel in de voedselvorming, en lucht draagt bij tot de opbouw van het plantelichaam. Na bevrijd te zijn van bestanddelen zoals aarde, zwavel, 'zouten', en water, zal lucht – elastisch geworden – de zachte delen van het plantelichaam doen toenemen terwijl worteldruk de groei veroorzaakt. Bovendien versterkt de vrije lucht de sapstroom.

Sap dat gedurende warme dagen op de stomp van een doorgekapte *Vitis* verschijnt is vol gasblaasjes. Het is lucht, zei Hales, die de wortels en de stam naar binnen gezogen hebben. Lucht vermengd met de zoëven genoemde stoffen (Hales wist van die luchtsamenstelling weer door Newton) bevordert niet alleen de vorming, maar ook de binding, de samenhang tussen de voedings- en de bouw materie (1748). En bladeren zijn, kortom, voor planten wat longen voor dieren zijn.

Door markeringen onderzocht Hales waar groei optreedt. In 1727 verklaarde hij dat bladeren overal in gelijke mate in grootte toenemen, 'evenals twijgjes'. Later (1748) verbeterde hij die uitspraak, want door dwarsstreepjes te zetten had hij kunnen aantonen dat jonge plantedelen plaatselijk sterker groeien dan oudere.

Lucht stond herhaaldelijk in Hales' belangstelling. Hij stelde vast dat fosfor brandend een deel van de atmosferische lucht verbruikt. Lavoisier zou met behulp van sterk verbeterde apparatuur Hales' proeven later (1772) nadoen en kunnen bewijzen dat fosfor door verbranding in gewicht toeneemt.

De mussenproef die Lavoisier deed om de luchtsamenstelling te bepalen (1777; p. 452) voerde Hales een halve eeuw eerder uit. Hij bewees dat door gisting afgestane 'lucht' en door droge distillatie verkregen lucht (uit houtskool) een mus dadelijk doden. Hales kon, bij gebrek aan een nauwkeurige weegschaal, niet meer doen dan uit het musgedrag besluiten dat een plantelichaam (houtskool) niet slechts uit water en voedingsstoffen bestaat, maar dat het bovendien luchtdelen moet bevatten.

Vivisectie stond hem tegen; na zijn eerste proeven (1712–1713) onderbrak hij dat onderzoek tot 1728. Vijf jaar later (in zijn boek *Haemostaticks*) toonde hij aan dat de sapdruk van planten vijfmaal zo hoog is als de bloeddruk in een paardebeen en zevenmaal zo hoog als in een hondepoot. Hij mat de bloeddruk door stijgbuizen op slagaderen aan te sluiten (drie paarden, een os, een schaap, enige honden en een hinde). Hij liet de dieren doodbloeden en volgde metend de afnemende bloeddruk.

Hales onderzocht de bloedstroom met dezelfde methode als de sapstroom. Hij berekende de snelheid van het bloedtransport door de aderen en haarvaten uitgaande van de inhoud van hart en bloedvaten, de bloedafgifte en het tijdsverloop na een hartcontractie en berekende de wrijvingsweerstand van de haarvatwanden.

De bloeddruk staat in verband met de afmetingen van een dier en de frequentie van de hartslag is naarmate de dieren kleiner zijn, groter.

Spierbewegingen kunnen niet het gevolg zijn van bloeddrukwijzingen, want de bloedsnelheid in de haarvaten is daartoe veel te gering. Elektrische krachten zoals door het wrijven van glas opgewekt, doortrekken het hele lichaam en de zenuwinvloed op spieren (neuromusculaire werkingen) zijn van elektrische aard.

Nordenskiöld schreef terecht dat Hales' weloverlegde proefondervindelijke onderzoek,

vraagstelling en omzichtige verwerking van de resultaten een voorbeeld werden voor latere biologen die fysische methoden toepasten bij het experimenteren met levende organismen.

Priestley (VII.5) haakte aan bij Hales' onderzoek. Buffon vertaalde *Vegetable Staticks* in het Frans (1735) en voegde een voorbericht toe waarin hij het experiment aanpreeft als alleenzaligmakend middel om wetenschap te bevorderen. Dit weerhield hem niet Hales' tekst, telkens als deze wees op de harmonie die heerst over alle levensuitingen, in de organismen en in de natuur, en als oorzaak een wijze Voorzienigheid erkende, zoveel als doenlijk te verzwakken (vgl. Roger 1963: 528).

18. Licht, lucht en de sapstroom; Duhamel

H.L. Duhamel du Monceau (1700, Parijs - 1782, *ibid.*), zoon van een rijke landedelman, die rechten studeerde en aan natuurstudie verre de voorkeur gaf, ontving van de Académie de opdracht te onderzoeken waarom de saffraancultuur in de Gâtinais (ten zuiden van Parijs, tegenwoordig Seine-et-Marne) te gronde ging. Binnen een jaar had hij de parasiet gevonden die de *Crocus*-knolletjes verwoestte. De Académie benoemde hem tot lid. Het was het begin van een voorspoedige carrière, de levensloop van een verbazend ijverige onderzoeker van economisch-botanische vraagstukken.

Samenwerkend met Buffon, Bernard de Jussieu en Guettard - zij komen alle drie nog ter sprake - publiceerde hij een reeks degelijke handboeken en dozijnen kleinere studies, over bosbouw, boomkwekerij, visteelt, vruchtbomenteelt en over plantenfysiologie. Duhamel experimenteerde in zijn lange werkzame leven in dienst van de praktijk voortdurend over biologische kwesties van theoretisch-wetenschappelijk belang. Hij eindigde zijn loopbaan als inspecteur-général voor de zeemacht en schreef toen nog een handleiding voor schiemanswerk.

Van Duhamels werken noem ik *La Physique des Arbres* (1758), een tweedelig geïllustreerd handboek, dat hem een tot op de huidige dag gaarne geraadpleegd auteur maakte. In goed geschreven artikelen ontmoet hij de lezer door zijn aanpak: zonder omhaal legt hij zijn waarnemingen voor, geeft raad en verklaart zijn conclusies mede door zich op vroegere literatuur te beroepen (van o.a. Hales, De la Hire). Het boek behandelt de morfologie, anatomie en fysiologie van bomen, maar meermalen krijgen ook kruidachtige planten de aandacht.

Hoe welkom Duhamels leerboeken en zijn informatie ook waren, in de voortgang van de biologie verschijnen ze vooral als een maatstaf voor de tijd waarin hij werkte: bundelingen van goede gegevens gesteund door goede experimenten. Nieuwe baanbrekende gezichtspunten bevatten Duhamels boeken nauwelijks.

Het bodemvocht verschaft plantenvoedsel; al wat de plant nodig heeft is precies afgepast. Duhamel dacht er kennelijk net zo over als Aristoteles. Het vocht dringt de wortels binnen en wordt door de bladeren omhoog gezogen. Het verplaatst zich zoals de voedende vloeistof bij dieren in de chylusbanen. Duhamel kende Malpighi's werk en Mariotte's onderzoek over plantenvoeding, maar prefereerde Van Helmonts en Aristoteles' mededelingen. Hij herhaalde - voor alle zekerheid - Van Helmonts wilgeproef (p. 376) en besloot dat inderdaad water de planten van al het nodige voorziet, en Duhamel hechtte eraan te vermelden dat ook 'zuiver water' geheel toereikend is. Houtvaten zijn ongeschikt voor saptransport want zij zijn met lucht gevuld. In de bast beweegt een sapstroom omlaag;

het sap verschilt van het bodemvocht. Vezels vormen de transportweg voor voedend bodemvocht.

Duidelijke resultaten leverde Duhamels proef met een kerseboom. Hij ontschorste de hele boom en bekleedde vervolgens de stam met een dikke, vochtige stromantel. Na drie jaren was de boom in goede doen en had een nieuwe schors (onder het stro) gevormd. Omdat bovendien bij ringproeven zich callus aan de bovenzijde van de ringwond vormt, maar ook wel in wat mindere mate, aan de onderzijde, voelde Duhamel zich gerechtigd om te verklaren dat een plantelichaam uit een kringloop van bodemwater opgebouwd wordt.

Door dunne zilverdraadjes horizontaal tussen hout en bast, en door de bast, te prikken kon Duhamel na twee jaar vaststellen dat de eerstgenoemde draadjes door houtweefsel omgroeid waren en de laatstgenoemde naar de oppervlakte gekomen waren. Hij vermeldde de aanwezigheid van een geleachtige laag tussen schors en hout. Hout, zei Duhamel, groeit buitenwaarts (draadjes omhuld) en de geleilaag is het eerste begin van nieuwe houtvorming.

Door zilverdraadjes op gelijke afstand boven elkaar in een jonge loot te steken kon Duhamel in de herfst daaropvolgend constateren dat de onderlinge afstanden gewijzigd waren; grotere tussenruimten naar de top toe, zodat de groeisnelheid en de variatie daarvan in een groeiende stengel gemeten kon worden.

Duhamel onderscheidde 'transpiration sensible' (druppelen, later 'guttatie' genoemd) en 'transpiration insensible' (verdamping) en probeerde deze te bepalen door hetzij de bladbovenkant, hetzij de -onderkant met (bladbeschadigend) vernis te bestrijken. Lavoisier onderscheidde twee transpiraties bij de mens op dezelfde manier (zweetdruppels en verdamping; dier/plant-gelijkheid).

Over de wateruitwaseming door bladeren experimenteerde J. Guettard (1715-1786) volijverig lid van de Académie, leerling van De Réaumur, die zich met floristiek en geologie en met de plantenfysiologie bezighield. Hij had Duhamel geholpen bij het zilverdraadjesonderzoek en zette Hales' verdampingsstudies verder voort. Guettard maakte een grote glazen bol, leidde een bebladerde tak naar binnen en kon in 1748 bewijzen, door handig de afgegeven waterdamp op te vangen en te wegen dat de bladbovenzijde minder water afgeeft dan de -onderzijde. Over de invloed van licht, temperatuur en transpiratie (insensible) op de sapstroom deed hij talrijke proeven; hij herhaalde enige van Hales' plantenfysiologische experimenten (VII.17).

Omdat de statige, wijdlopige vertogen van Ch. Bonnet (X.15) lange tijd een onmiskenbare invloed hadden noem ik hier diens mening over 'het nut' van de bladeren (1754): zij dienen voornamelijk om dauw en regenwater op te zuigen. Voedend bodemwater passeert wortels en stam, arriveert aan de bladonderzijde en verdampt daar. 's Nachts is er geen verdamping, maar uit de aarde opstijgende vochtige damp wordt door de bladonderzijde - waar het vocht zich verdicht - opgezogen en beweegt vandaar via de stam en wortels omlaag. Historisch is dit Galenische sapstroommodel - nog in 1754 - belangwekkend, voor het overige niet.

De bewegingen van planten boeiden onderzoekers halverwege de 18e eeuw bijzonder. Guettard werkte aan dat onderwerp en Duhamel besteedde veel tijd aan het verschijnsel. Waren spierwerkingen, zoals bij dieren, ook de oorzaak bij het bewegen van planten? Tournefort (X.20) dacht in 1699 van wel. De blaadjes van peulgewassen vouwen samen met het invallen van de duisternis: slaapbewegingen. Duhamel bewees dat licht het krommen van plantedelen bewerken kan. Met dezelfde bewegingen na een andere oorzaak,

reacties na aanraking van de blaadjes van Kruidje-roer-me-niet (*Mimosa pudica*), wist Duhamel niet veel te beginnen, en hoewel het openen en sluiten van bloemen zijn aandacht had, kon hij hiervoor geen bevredigende verklaring aan de hand doen.

Hij gaf de eerste goede beschrijving van prikkelgevoeligheid van meeldraden bij *Opuntia*, *Helianthemum*, en *Berberis*, en voegde een slechte afbeelding toe ter verduidelijking. De gerichte groei van stengel en wortel probeerde hij te verklaren, maar hij moest genoegen nemen met de slotsom dat noch licht, noch vocht, noch temperatuur de oorzaak kunnen zijn.

Vezels spelen bij bewegingen (en bij transport) een mechanistisch te verklaren hoofdrol. Doosvruchten splijten open als gevolg van verschillen in spankracht die voortkomen uit verschillen in vochtigheid van vezellagen.

Zowel Guettard als Duhamel droeg bij tot de systematiek. De eerste door onder meer een flora te publiceren van Étampes (bij Parijs) samen met F. Descurain, de plaatselijke apotheker; en de laatste door zijn *Traité des Arbres...* (1755), waarin meer dan duizend (gekweekte) boomtaxa bekwaam werden beschreven maar slecht afgebeeld. Dit boek beleefde veel her-edities. In 1819 verscheen een uitgave met uitmuntende platen die P.J. Redouté (1759, St. Hubert (Ardennen) - 1840, Parijs) getekend had.

19. Ingen Housz ontdekt de fotosynthese en blijft het flogiston trouw

Doctor Jan Ingen Housz (1730, Breda - 1790, Bowood Park, Wiltshire) vestigde zich in 1757 als geneesheer in zijn geboortestad. Hij studeerde in Leuven, waar hij in 1753 promoveerde, en zette zijn studie voort in Leiden (bij Albinus), in Parijs en in Edinburgh. Zijn praktijk floreerde en liet hem geen tijd voor wetenschappelijk werk. Noord-Nederland bood hem overigens ook geen uitzicht als onderzoeker (de universiteiten daar wensten geen katholieken als stafleden).

Aangespoord door J. Pringle (1707-1782) vestigde Ingen Housz zich in 1765 in Londen. Pringle was een filosoof die zich tot de geneeskunde aangetrokken voelde en een hoog gewaardeerd boek over ziektebestrijding in de krijgsmacht schreef (1752). Tijdens zijn verblijf in de Lage Landen als veldarts bij de Engelse troepen bezocht hij Ingen Housz senior herhaaldelijk (Breda was een garnizoenstad) en ontmoette zijn zoon Jan die toen gymnasiumleerling was. Uit die contacten groeide een levenslange vriendschap en het is goed mogelijk dat Jans latere werk, over pokkeninenting, door Pringle gesuggereerd werd.

De Engelse successen bij de preventie van pokken, die in de jaren zestig in Oostenrijk herhaaldelijk epidemisch optraden, brachten keizerin Maria Theresia tot het besluit Ingen Housz naar Wenen uit te nodigen. Dat was in 1768. Hij redde daar veel levens en voorkwam nieuwe sterfgevallen in de keizerlijke familie. Ofschoon hij voor zijn diensten rijk beloond werd, wenste hij niet in Oostenrijk te blijven, maar te wonen waar de biologie zich snel ontwikkelde en waar de mogelijkheden fysiologische experimenten uit te voeren veel beter waren. Ingen Housz wilde de gaswisseling van planten bestuderen en niets anders; na tien jaar Wenen ging hij naar Engeland terug.

Eenstemmig prijzen biografen de goede manieren en het evenwichtig humeur van Ingen Housz. In Engeland nodigde de graaf van Sherborne hem uit in Bowood te komen wonen en hij kreeg een eigen kamer (*The Laboratory*; 1779). Hier bracht hij zijn leven verder door, waarnemend, experimenterend, schrijvend, zelden op reis (nu en dan Londen, eenmaal naar Parijs en Breda in 1788).

Uitgaande van Priestleys proefnemingen (VII.5) stelde Ingen Housz planten en levende bladeren op de proef en kwam tot de conclusie dat flogistonvrije lucht (dephlogisticated air) uit groene plantedelen ontsnapt indien zij belicht worden met bij voorkeur zonneschijn, maar helder daglicht is ook toereikend. Zonneschijn produceert echter veel overvloediger flogistonvrije lucht. In het donker bederven groene planten daarentegen de atmosfeer. Dieren zullen in zulke lucht sterven. Wortels, bloemen en vruchten zijn luchtbedervers.

Gedreven door zijn nooit verflauwende nieuwsgierigheid naar de relaties tussen de atmosferische lucht (that invisible fluid) en planten verrichtte hij honderden experimenten. In 1779 publiceerde hij *Experiments upon Vegetables*, waarin hij het grote vermogen van planten aantoonde om in de zonneschijn 'gewone lucht' te zuiveren en hoe zij in de schaduw en 's nachts die lucht schaden. Ingen Housz voegde nog een nieuw middel toe om de weldadigheid van lucht te meten. Dat middel was de 'eudiometer', een toestel dat Priestley bedacht en dat Abbé Fontana verbeterd had.

Ingen Housz constateerde dat zuiveren van bedorven lucht door middel van groene planten in zonlicht aanmerkelijk sneller slaagt dan Priestley meende. Licht is de oorzaak, niet zonnearmte. Groene levende bladeren zijn voldoende en de luchtverbeteraar behoeft dan ook geen groeiende plant te zijn.

De planten onttrekken hun voedingssappen grotendeels uit de bodem door de spreidende wortels en flogiston uit de atmosfeer, de buitenlucht, die zij in zijn geheel opnemen. Dit in tegenstelling tot wortels, die een keuze maken uit hetgeen hen via het bodemvocht wordt aangereikt. Planten verwerken flogiston tot plantevoeding en het restant – dat zijn vuurkracht verloren heeft – stoten zij uit als een 'excrementitious fluid' die voor henzelf schadelijk, maar voor dierenademhaling nuttig blijkt te zijn. In onze taal: de groene plant in zonlicht neemt met de buitenlucht koolzuurgas op, behoudt koolstof als voedsel en geeft zuurstof af. Uitsluitend in zonneschijn of in helder licht. De onverklaarde tegenstrijdigheid van Priestleys en Scheele's proefresultaten was hiermee uit de weg geruimd. Overigens allerminst tot genoegen van Priestley.

Uit proeven over kieming en met kiemplanten kwam vast te staan dat een zaadje dat in het luchtledige gekiemd is, daar spoedig sterft en dat de kiemplant sterft in alle gassoorten waarin dieren niet leven kunnen. Kiemplanten gebruiken bijzonder veel 'dephlogisticated air' en geven 'fixed air' af, ook al is er geen 'dephlogisticated air' beschikbaar. Het is mogelijk, dacht Ingen Housz, dat opgenomen water in een bouwstof van een plantelichaam veranderd (transmuted) wordt en dat deze weer in 'dephlogisticated air' wordt omgezet.

Afhankelijk van de lichtsterkte staan groene planten meer of minder flogiston-vrije lucht af. Een grootse wisselwerking beheerst de atmosfeer: dieren bederven en groene planten zuiveren, in zonneschijn, zodat de buitenlucht weer verademd kan worden.

Uit de mensenhuid dampst ook een beetje 'fixed air'. Terwijl Ingen Housz zijn boek liet drukken, las hij bij de Abbé F. Fontana (1730–1805) dat dieren 'dephlogisticated air' inademen, maar daarna deze lucht gemengd met fixed air weer uitademen. Abbé Fontana maakte naam met experimenten over 'moederkoren' en deed daarnaast veel werk om 'lucht' in verschillende watersoorten te bestuderen. Voor Ingen Housz en voor vele van zijn Engelse medeonderzoekers waren flogiston en 'fixed air' wel niet hetzelfde, maar toch evenmin duidelijk onderscheiden en zo werd Fontana's vondst de aanleiding tot een merkwaardige conclusie. Ingen Housz maakte bekend dat de lucht die jonge mensen uitademen niet beter is dan de ademlucht die ouderen afgeven. Een rake conclusie, grotendeels geba-

seerd op een vergissing, die gunstige gevolgen had.

Schoolmeesters plachten de vensters van 18e-eeuwse klaslokalen steeds ferm gesloten te houden omdat de jonge lucht van de leerlingen afkomstig, beter bewaard kon blijven. Zij geloofden, schreef Ingen Housz, dat 'het inademen van deze besmette en waarlijk schadelijke dampen hun eigen leven zou verlengen'. De ramen konden nu open zonder verkorting van de levensduur van onderwijzers.

Ingen Housz ontdekte de fotosynthese en geloofde aan flogiston, zoals de grote meerderheid van de natuuronderzoekers in 1779. Lavoisier bracht vier jaar later (1783) de ware staat van zaken aan het licht. Ingen Housz geloofde Lavoisier echter niet hoewel hij diens vondsten (VII.7) niet bestreed of beslist afwees. De samenstelling van koolzuurgas die door Lavoisier bekend was gemaakt, probeerde Ingen Housz in zijn *Essay on the Good of Plants and the Renovation of Soils* (1796) te verwerken.

Het schijnt haast wel dat planten koolzuurgas opnemen, de bladeren, en misschien in mindere mate ook de wortels. Uit organische mest ontsnapt veel koolzuurgas en daarom is bemesting aan te raden op het tijdstip dat de rotting (fermentation) het sterkste is, omdat dan het meeste koolzuurgas geproduceerd wordt en de groeiende plant het kan opnemen, puur, uit de lucht, of gebonden, in allerlei zouten of als bodembestanddelen.

Zijn geloof aan flogiston stond Ingen Housz in de weg en hij kon zijn betoog over plantenvoeding niet afronden. Directe proefnemingen hadden Ingen Housz de sleutel voor een verklaring van fotosynthese in handen gegeven. Hij benutte hem niet omdat de dwaalleer hem de weg versperde en hij niet kon besluiten de ontmaskering van de flogistonmythe te aanvaarden. Ook Lavoisiers wateranalyse (ontbrandbare lucht (waterstof) + bijzonder veradembare lucht (zuurstof)) was niet afdoende bewezen, dacht Ingen Housz.

Ik denk dat een zelfde oorzaak hem belette om de gasbelletjes die uit in water ondergedompelde levende bladeren en stengels ontsnappen, goed te verklaren.

Senebier, die technisch beter toegerust proeven nam en kwantitatief nauwkeurig kon werken, toonde aan dat het ontsnappende gas stamde van in water opgelost aanwezig koolzuurgas dat door water omringde plantorganen binnendringt. De vervolgens ontsnappende hoeveelheid gas is evenredig met de koolzuurgasconcentratie in het water (1788). Ingen Housz liet zich niet overtuigen: het ontsnappende gas was, hield hij vol, al in de bladeren aanwezig voordat zij ondergedompeld werden.

Dat planten met behulp van zonneschijn, water en atmosferische lucht voedselstoffen maken, heeft Ingen Housz degelijk experimenteel aangetoond en het niet begrepen.

Een onderwerp buiten de plantenfysiologie dat hij met succes bestudeerde, was allereerst wrijvingselektriciteit. Hij verbeterde de 'elektriseermachine' - een apparaat waarmee toen overal proeven werden gedaan - en werkte aan bliksemafleiders. Hij had goede relaties met Franklin. Ingen Housz bepaalde de voortplantingssnelheid van warmte in verschillende stoffen en hij bedacht het dekglasje voor microscopisch te onderzoeken preparaten, een technisch snuffje waar duizenden onderzoekers nu nog dagelijks van profiteren.

Hoe fysisch-chemisch Ingen Housz de levensprocessen ook opvatte, het weerhield hem niet te schrijven dat de 'beschouwing van *causae finales* ons doet inzien dat dit grootse universum niet uit toeval voortgekomen is . . . , maar door een Almachtig Wezen gemaakt werd die, toen hij het tot leven wakte tegelijkertijd het met de meest wonderbaarlijkste eigenschappen begiftigde en met krachten die ononderbroken werkzaam zijn, en in een verbazende harmonie een alomvattend doel nastreven, het behoud van het geheel'.

Zijn in het Engels geschreven boek van 1779 was binnen een jaar uitverkocht. Hij her-

schreef de Franse versie en voegde veel nieuwe experimentverslagen toe (twee delen, die in 1787 en 1789 verschenen). De Nederlandse editie, *Proeven op Plantgewassen* (1780), is beter dan het Engelse origineel; de Duitse editie volgde in hetzelfde jaar. H.S. Reed publiceerde in 1949 een verkorte heruitgave van *Experiments upon Vegetables*, voorzien van uitvoerige commentaren.

De schadelijke lucht die groene planten, bloemen, vruchten, afgeven waarschuwde Ingen Housz, maakt het noodzakelijk ze gedurende de nacht uit de ziekekamer te weren (Sect. XII, Exp. upon Veg.). Vroeger lieten artsen meermalen bebladerde takken bij hun patiënten zetten. Dit kan overdag gunstige gevolgen hebben. 's Nachts is het nadelig, gevaarlijk zelfs. Zouden mensen die zonder voorafgaande ziekte 's morgens dood in bed gevonden worden misschien door zo'n verborgen oorzaak overleden kunnen zijn? Ingen Housz voerde deze redenering nog wat verder en kwam tot een schoon exposé.

Bomen schaden de buitenlucht tijdens de nachtelijke uren en toch ondervinden dieren geen merkbaar nadeel. De gevaarlijke dampen die dank zij een bijzondere voorzienigheid soortelijk lichter dan de atmosferische lucht zijn, stijgen dadelijk omhoog en daarom is de grondlaag, waar wij in ademen, vrijwel onmiddellijk na het ontstaan van de schadelijke lucht bevrijd. De 'dephlogisticated air' die in daglicht overvloedig uit de planten stroomt is soortelijk zwaarder dan de atmosfeer en daarom geneigd langer rondom ons te blijven en ons alle voordeel te verschaffen waartoe de Opperste Wijsheid hem voorbestemd heeft.

Ik laat een analyse van dit betoog achterwege, maar Senebier wees de zwakheden onverbloemd aan. Dat was hij gewend te doen, maar zonder resultaat, want Ingen Housz diende zelden of nooit van repliek.

20. Zwitsers plantenfysiologisch onderzoek; Senebier en De Saussure

Jean Senebier (1742-1809) deed in Genève, waar hij geboren werd en stierf, en als stadsbibliothecaris en geestelijke werkzaam was, vrijwel terzelfdertijd vrijwel dezelfde proeven als Ingen Housz. Zijn brede belangstelling richtte zich o.m. op de geschiedenis, de theologie en de chemie en hij hanteerde een vlotte, welversneden pen. Hij werkte mee aan een nieuwe bijbelvertaling en vertaalde Spallanzani's werk uit het Italiaans. Bonnet was gewoon Senebiers standpunten te steunen.

Senebier schreef zeven delen, samen 3400 bladzijden druks: *Mémoires Physico-chymiques* (2 delen, 1782) en *Physiologie Végétal* (5 delen, 1799-1800). Hij was tenminste even ijverig als zijn mikpunt, Ingen Housz, veelzijdiger en intelligenter, maar hij kwam niet verder in plantenfysiologisch inzicht. Het flogiston vertroebelde zijn blik. Hij liet weten dat de zuivere lucht die uit planten vrijkomt met het moorddadige flogiston 'gebonden lucht' ('fixed air' is koolzuur) vormt. Deze luchtsoort lost in water op en wordt dan door de plant opgenomen. In het groene bladweefsel (dat in alcohol oplosbaar is) ontmoeten licht en 'fixed air' elkaar. Vooral door het violette deel van het licht staat 'fixed air' het flogiston weer af en dit wordt een levensbron en tonicum voor de plant. De zuivere lucht ontwijkt vervolgens weer naar de buitenlucht.

Senebier was, veel meer dan Ingen Housz, geneigd om de nieuwe scheikunde, die zijn taalgenoten in Parijs ontwikkelden, te verwelkomen en te verwerken. Hij wist daarom zijn experimenten te verbeteren en de resultaten beter te verklaren. In 1800 verwierp hij de flogiston-theorie.

De dagademhaling verschilt van de nachtademhaling legde Senebier uit. Hoogst nauwkeurig moet de lucht die fermentatie (ontbindingsverschijnselen) in ongezonde bladeren produceert onderscheiden worden van de lucht die gezonde afgeven wanneer de zon hen aanspoort die uit te ademen. Ik ben er zeker van, vervolgde Senebier, dat de veronachtzaming van het verschil tot een lastering van de Natuur en planten geleid heeft door ze de gevaarlijk eigenschap toe te schrijven om in de nacht gassen uit te ademen die in staat zijn aan de zuiverheid van de buitenlucht afbreuk te doen. Koolzuurafgifte is een ziektesymptoom; geelwitte (geëtiolerde) plantedelen, groeiend in het donker, geven dat dodelijke ontbindingsgas af.

Plantevoeding is chemische processen. Koolstof wordt uit de lucht samen met water uit de bodem door de plant opgenomen. Zuurstof ontsnapt slechts uit een plant als ook koolzuur aanwezig is. Zouten komen zoals zij zijn uit de bodem en worden niet in de plant gevormd. Wel worden de in een zaad aanwezige stoffen, zoals vet en suiker, door de levende plant in de meest uiteenlopende stoffen omgezet (1800).

Licht heeft overigens geen vormende invloed op organen, want binnen de bol van bolgewassen, zoals de tulp, zijn stengel en bloem voor het komende seizoen al aanwezig en zij komen zelfs in het donker tot volle wasdom, de kleur inbegrepen.

Senebier bevestigde Lamarcks vondst dat de kolf van *Arum italicum* (Italiaanse Aronskelk; 1777) bij het begin van de bloei in temperatuur steeg. In 1788 nam Senebier in een studie over licht en plantengroei (*Experiences sur l'Action de la Lumière...*) Priestley en Ingen Housz venijnig op de korrel.

Hij onderzocht boomtakken, kruiden, wieren en hogere waterplanten met grote zorgvuldigheid, herhalend en controlerend, geduldig metend met zo grote precisie als in zijn tijd bereikbaar was en zijn resultaten botsten meermalen met die van zijn voorgangers. Het werk van Senebier, een onvermoeibare, warm geïnteresseerde bioloog, is vrijwel in het vergeetboek geraakt. Het was te wijdlopig, te zeer gezwollen en predikend van stijl om zijn lezers vast te kunnen houden en het bevatte minder spectaculaire nieuwigheden dan de publikaties van Ingen Housz.

Een 25 jaar jongere stadgenoot van Senebier, N.T. de Saussure, was een zoon van de beroemde alpinist, geoloog en meteoroloog, de hoogleraar H.B. de Saussure (1740–1799). Nicholas Théodore de Saussure (1767, Genève – 1845, *ibid.*) beklom samen met zijn vader als eerste de Mont Blanc en schreef een klassiek boek over zijn waarnemingen over alpiene botanie (*Voyages dans les Alpes*; 4 delen, 1779–1796). Tevoren had hij de huid van bladeren en bloemen onderzocht (1762). De natuur, de planten en de scheikunde leerde de jonge De Saussure dus kennen onder de meest gunstige omstandigheden. Hij ontwikkelde zich tot een bekwame scheikundige die aanmerkelijk bijdroeg tot de experimentele plant- en dierfysiologie. Als hoogleraar in Genève doceerde hij bij voorkeur mineralogie en plantenfysiologie.

Nicholas was 16 jaar oud toen Lavoisier de chemie van water, van atmosferische gassen en van koolzuurgas had opgehelderd. Het flogiston dat Hales, Ingen Housz en Senebier telkens deed ontsporen, was verdwenen. Bevrijd van die misvatting kon de Saussure het werk van de drie voorgangers deels bevestigen, deels corrigeren en deels verder tot ont-plooiing brengen. De Saussure onderzocht, geholpen door betere instrumenten en betere chemisch-fysische gegevens, en richtte zich daarbij op kwantitatieve analyses. In 1804 verscheen *Recherches Chimiques sur la Végétation* (Groei van Planten), een beredeneerd verslag van veel experimenten, dat hij o.m. in 1822 en 1833 aanvulde.

W. Cruikshank (1745–1800), chirurg in Londen die fysiologische proeven nam, vond

dat door ademhaling evenveel zuurstof werd opgenomen als koolzuurgas afgegeven: verhoudingsquotiënt = 1. De Saussure, de eerste fysioloog die onomwonden verklaarde dat zowel planten als dieren ademen, beide op dezelfde chemische manier, wilde zo'n quotiënt vaststellen voor fotosynthese en bepaalde de assimilatie-coëfficiënt. Door levende planten, geheel of in gedeelten in tevoren nauwkeurig gemeten gashoeveelheden, hetzij in licht hetzij in donker te laten verblijven, kon hij de verhouding tussen de opgenomen en de afgegeven gassen bepalen. Een zuurstofafgifte gelijk aan de koolzuurgasopname (assimilatie-coëfficiënt 1) komt zelden en tijdelijk voor, want een deel van de uit koolzuur gevormde zuurstof wordt onmiddellijk na ontstaan verademd. De coëfficiënt is gewoonlijk kleiner dan 1.

'Planten, hoe dan ook, ontbinden water niet direct door waterstof in zich op te nemen en zuurstofgas uit te scheiden. Zij bepalen zich tot de uitademing van zuurstof door de rechtstreekse afbraak van koolzuurgas'. Allereerst is de uitspraak een voortzetting van Ingen Housz' vondst uit 1779, dat atmosferisch koolzuur gesplitst wordt in voedsel (koolstof) en in weer afgestaan gas. Vervolgens is de uitspraak gebaseerd op Lavoisiers mening, dat planten water zouden kunnen ontbinden in twee samenstellende gassen (p. 450), een mening die hij overigens ten tijde van De Saussure's stelling al herroepen had.

De Saussure's gevolgtrekking – steunend op Ingen Housz – dat zuurstof aan koolzuurgas onttrokken wordt en afgegeven, werd pas in 1941 verbeterd. In dat jaar werd door Ruben en medewerkers met behulp van radioactieve atomen bewezen dat de door planten uitgedemde zuurstofmoleculen van de watermoleculen stammen, zodat Lavoisier – bien étonné – toch goed gezien bleek te hebben.

Lucht levert de organische stoffen waar een plant in hoofdzaak uit bestaat. Slechts in de juiste concentratie werkt koolzuurgas gunstig in de atmosfeer; meer dan 8 % is te veel, stelde De Saussure vast. De gaswisseling van planten is overdag omgekeerd aan die van 's nachts. Zaden kiemen niet in zuiver koolzuurgas. Een plant kan geen stikstof uit de lucht opnemen. Bodemwater verschaft de onmisbare minerale componenten van het voedsel, met inbegrip van stikstof in allerlei verbindingen en afkomstig uit plantaardige en dierlijke resten. Toch wordt ook een kleine hoeveelheid ammoniak-verbindingen uit de lucht door planten opgenomen.

Toen hij zijn onderzoek gestadig voortzette, kwam De Saussure tot de conclusie dat wortels niet kiezen. De minerale stoffen dringen de wortels binnen in verschillende hoeveelheden afhankelijk van hun fysische eigenschappen. Ook kunnen wortels zuurstof in koolzuur omzetten en dit komt de bladeren ten goede. Planten bevatten in het algemeen veel kiezelzuur. As-analyses, watercultures, kwantitatieve gasbepalingen verschaften De Saussure de bewijsgronden voor zijn conclusies. Hij is de eerste onderzoeker die een verschil in opnamesnelheid constateerde tussen kolloïdale (visqueux) oplossingen en voedingsoplossingen van kristallijne stoffen. In watercultures nemen wortels meer stoffen op naarmate zij minder viskeus zijn.

Hij poogde het verhoogde zuurstofgebruik bij snel groeiende planten te bepalen. Meer zuurstof wordt opgenomen dan koolzuurgas afgegeven. Vetplanten (Succulenten) zijn uitzonderingen. In het bijzonder *Opuntia* (Schijfcactus) kan zuurstof afgeven indien geen koolzuur in de omringende lucht aanwezig is. Het ademende groene weefsel produceert inwendig genoeg koolzuurgas voor een zuurstofafgifte; het verteert zichzelf als het ware. Het is een merkwaardige eigenschap die met de poreuze opperhuid verband houdt (huidmondjes) en met het contact van het blad-inwendige met de binnengekomen atmosferische zuurstof.

Suiker ontstaat uit zetmeel gedurende de tarwekorrelontkieming en uit de olie van oliehoudende zaden. De Saussure volgde opnieuw de temperatuurstijging in de kolf van een bloeiende Aronskelk en hij kon bewijzen dat de stijging samengaat met een toenemend zuurstofgebruik. Kiemende, bladgroenloze zaden hebben voor hun groei zuurstof en water nodig, terwijl zij koolzuurgas produceren.

Het nieuwe, zich naar voren dringende inzicht dat fotosynthese deel uitmaakt van een complex chemisch-fysische reacties en dat daarnaast vergelijkbare ketenprocessen in het plantenlichaam plaatshebben, verleidde De Saussure tot een onvoorzichtigheid. Hij beweerde dat de groene bladkleur géén voorwaarde voor het plantaardig metabolisme is, want planten met roodbruine bladeren handhaven zich zonder nadeel. Zoals De Saussure haar bedoelde was de conclusie een vergissing, ofschoon de fysiologie van fungi en bladgroenloze (parasitaire) hogere planten wél aan de uitspraak voldoet.

Het vergde ongeveer een eeuw om het model voor de gaswisseling en voedingsfysiologie van planten te ontwerpen, samen met de kringloop van zuurstof en koolstof, het grootse samenspel tussen planten, dieren, lucht en aarde. Na Lavoisier en De Saussure werden talloze verfijningen, verbeteringen en voortzettingen toegevoegd, maar het model bleef gehandhaafd.

Plantenvoeding en -ademing trokken in de tweede helft van de 18e en de eerste decaden van de 19e eeuw het meest de aandacht. Grensgebieden werden onderzocht door een derde Zwitser, nu Duitstalig, een tijdgenoot van Senebier, de arts en bioloog J.G. Zimmermann (1728–1795). Hij beïnvloedde de theoretische biologie in Europa sterk, vooral het vitalisme, en experimenteerde over de irritabiliteitstheorie van Von Haller (*Dissertatio Physiologica de Irritatione*; 1751).

Thomas Andrew Knight (1759, Wormseley (Hereford) – 1838, Londen) bestudeerde de plantenfysiologie en zocht naar fysisch-mechanistische verklaringen. Hij was een Engelse grondbezitter en een verwoed jager, die uit zijn dodelijke liefhebberij althans een warme belangstelling voor de levende natuur overhield. Klassiek opgevoed experimenteerde en studeerde hij ver van het stadsgewoel. Zijn ongewone schranderheid, technische vaardigheid en de in die tijd gebruikelijke volhardende ijver waarmee hij plantenfysiologische vraagstukken onderzocht, verschaften hem de steun van Banks (X) en het lidmaatschap van de Royal Society (1805). Tussen 1795 en 1816 publiceerde hij 15 plantenfysiologische studies in de *Philosophical Transactions*, vrijwel alle van betekenis. Zijn nog veel talrijker artikels in tuinbouw tijdschriften blijven hier onbesproken. Hij stimuleerde en leidde de land- en tuinbouw in Engeland, en was daarnaast een uitstekende onderzoeker.

In het land van Newton behoorde de uitwerking van de zwaartekracht op planten proefondervindelijk te worden bepaald. Het probleem was bij lange na niet opgelost door de beschouwelijke vertogen in het 17e-eeuwse Frankrijk (D. Dodart (1634–1707), Ph. de la Hire (1640–1718)) en in de 18e eeuw door Jean Astruc (1684–1766), door Duhamel, en door een studie over geëtioleerde planten door P. Willemet (1735–1807). De laatste was een zeer goede onderzoeker van Zweedse herkomst, die in Nancy als directeur van de Botanische Tuin voornamelijk de flora van Lotharingen bewerkte.

Dodart had bonen en eikels laten kiemen in allerlei standen en gekeken hoe de kiemstengels en -wortels zich richtten. Hij besloot na zijn onderzoek dat hij er niets van begreep. Er moet een allerhoogste oorzaak zijn, wiens wijsheid en macht alle begrip te boven gaan, zo deelde hij de Académie Royale des Sciences in 1700 mee. Knight pakte deze kwestie eenvoudig en doeltreffend aan, toegegeven, ruim een eeuw daarna.

Een in een snelstromende beek wentelend scheprad bracht een op het droge staand verticaal wiel aan het draaien (150 maal per minuut), waar Knight kiemende bonen op de rand aan had vastgemaakt. De kiemwortels groeiden onder een hoek met de verticaal, de zwaartekracht, buitenwaarts en de kiemstengels richtten zich naar het wielcentrum, de as.

De centrifugale kracht had de invloed van de zwaartekracht op groeiende plantedelen gewijzigd. Vervolgens construeerde Knight een horizontaal wiel, dat sneller draaide dan het verticale (250 maal per minuut), zodat de zwaartekracht nu loodrecht op de centrifugale kracht gericht was. Wortel en stengel weken nu, in tegengestelde richting als bij de voorgaande proef, 10° van de verticaal (zwaartekracht) af. Een lagere omloopsnelheid gaat samen met een kleinere afwijkingshoek. De proeven bewezen, dacht Knight, dat de zwaartekracht van nature de groeirichting bepaalt. Aanvullende experimenten versterkten hem in zijn mening: een worteltop wordt door zijn gewicht, door de zwaartekracht, omlaag gericht (1806). Möbius (1968: 313) noteerde het feit dat Knights conclusie meer dan zestig jaar algemeen aanvaard bleef. Toch liet J. Pinot al in 1829 experimenteel zien dat worteltoppen van *Lathyrus odoratus* in kwik omlaag groeien, terwijl kwik soortelijk veel zwaarder is dan de worteltop. Sachs bracht Knights onhoudbare conclusies opnieuw ter sprake in 1873 en hij vond gehoor, in tegenstelling tot Pinot, die doodgezwegen werd.

De stengels die juist andersom dan de wortels groeien, gehoorzamen niettemin de zwaartekracht doordat, schreef Knight, het zwaardere voedingsap in de stengels omlaag zakt. De stengelvoet groeit volgens hem daarom het meest (Duhamel wist beter).

De studies die Knight over saptransport verrichtte oogstten veel bijval en niet zonder reden. Hij vroeg zich af of planten nu werkelijk een sapomloop zouden hebben zoals dieren een bloedsomloop. De anatomie van stengel en bladeren steunde een sapcirculatie eigenlijk niet, althans niet voldoende. Bevatten de wijde houtvaten nu lucht om te ademen of vocht voor de opstijgende sapstroom? Malpighi had het hout, in het bijzonder de houtvezels, aangewezen als de transportbaan omhoog. Omdat het vocht zich verplaatste met uiterst kleine druppeltjes, één druppeltje na het andere, kon het tot in hoge bomen doordringen, leerde Malpighi. Hales had beargumenteerd dat de transpiratie de oorzaak was van het stijgen van het sap voor zover de worteldruk te kort zou schieten. Maar hoe en waar verplaatst plantesap zich?

Nicolas Sarrabat de la Baisse (1698, Lyon – 1737, Parijs), jezuïet, leraar in de wiskunde te Versailles, had een grote reputatie als astronoom en natuurkundige. Zijn vroege dood verhinderde te verwachten bijdragen aan de biologie, nadat hij herhaaldelijk als prijswinnaar op academische vragen zijn tijdgenoten achter zich had gelaten. Omdat men anderen niet te zeer wilde ontmoedigen, werd Sarrabat dringend gevraagd geen antwoord in te zenden op een prijsvraag van de Académie te Bordeaux over de sapstroom. Hij zond toch in, onder de schuilnaam De la Baisse, viel door de mand, kreeg de prijs niet en de vraagstelling werd gewijzigd. Zijn inzending droeg de titel *Dissertation sur la Circulation de la Sève dans les Plantes* (1733) en daar blijkt al dadelijk uit dat hij een aanhanger was van de sapkringloop-theorie.

Toch is de ontmoetingsplaats van stengel en wortel niet vergelijkbaar met een hart. Het is, zo horen wij van Sarrabat, de voornaamste maag van de plant (*principal estomac*). Hier bewerken (*tourmentent*) de houtvezels het wortel- of bodemvocht en maken het vrijwel gelijk (*assez semblable*) aan het in de dieremaag bereide voedingsvocht. De pater zou wegens deze overwegingen – voortspruitend uit Van Helmontse en Duhamelse gedachten – geen plaats toekomen in mijn relaas, maar hij begon een vorm van proefondervindelijk onderzoek die tot op de huidige dag een plaats in de plantenfysiologie heeft behouden.

Aanleiding daartoe gaf P. Magnol te Montpellier (X.20), die in 1709 Tuberozen (*Polygonum tuberosum*) in het sap van karmozijnbessen (*Physalis*) zette en zag dat de witte bloemen spoedig daarna roze kleurden. Daar bleef het bij. Sarrabat echter begreep dat dit een belangrijk hulpmiddel kon zijn om de sapstroom in levende planten op zijn weg te volgen. Hij deed een breed opgezette reeks proeven met allerlei takken en stengels en kwam tot de conclusie dat de sapstroom zich opwaarts uitsluitend door het hout beweegt. In de loop van de 18e eeuw volgden bij voorbeeld Bonnet (1754) en Duhamel (1758) Sarrabats initiatief.

Knight probeerde de sapkleuringsmethode omstreeks 1800 en zette (dubbel) geringde appel- en paardekastanjetakken in door druivesap donkerrood gekleurd water. Dit door het jonge hout opstijgende vocht is tot in de bladnerven zichtbaar en hout de enige toevoyerweg, merg niet en bast ook niet, concludeerde Knight. De beweringen van Malpighi over houtvezels en van Hales over transpiratie zijn fout, zei hij (Sarrabats werk kende Knight niet).

Na voortgezette proeven besloot Knight dat bodemvocht in het stengelhout opstijgt en vervolgens in het blad de nerven volgt, daar een verandering ondergaat en ten slotte als voedend sap weer door het spinthout afdaalt. Tijdens die afdaling laat het sap reservestoffen achter die in het volgende groeiseizoen benut worden. Wat niet dadelijk verbruikt of gedeponeerd wordt, verplaatst zich van de buitenlagen naar het kernhout via de mergstralen en beweegt vervolgens weer omhoog. Hiermee had Knight een sapcirculatie in planten aangetoond en door een geheel nieuwe interpretatie de oude onderstelling sapstroom = bloedstroom als model ten dele gehandhaafd. Ten dele, want de wortels nemen niet deel aan de kringloop in Knights beschrijving. Bovendien had hij het sapstroomconcept van een biologisch juiste en experimenteel bevestigde inhoud voorzien.

Van Knights veelzijdige bezigheden noem ik nog slechts zijn onderzoek naar het effect van het verwijderen van knoppen (vormwijziging) in 1805, en van wortelgroei gericht door de nabijheid van water: hydrotropie (1811).

21. Wijnranken illustreren de ontwikkeling van het biologisch denken

Ter aanvulling van de gegevens over de belangstelling voor plantebewegingen in de 18e en 19e eeuw moet ik naar Möbius (1968) verwijzen, die samenvattingen maakte van de pogingen de causa's van de tropieën, nastieën en taxieën op te sporen. Een vergelijkend tekstonderzoek van de berichten over die verschijnselen in de loop van de eeuwen zou een leerzaam inzicht verschaffen in de evolutie van het biologisch denken (en van karaktertrekken van de auteurs). Ik noteerde uit de periode tot 1812 als mogelijke aanzet voor zo'n studie een aantal passus ter illustratie hoe men geloofde dat een plant zich doelmatig van zijn ranken bediende – zoals een dier zou doen – hoe Knight een wending in de traditionele opvattingen teweegbracht en hoe Dutrochet (VII.22) die nieuwe koers toepaste en tot fraaie resultaten kwam.

Cato (234–149 v. Chr.; p. 235) schreef Romeins moraliserend: 'De wijnstok die van nature slap is en zonder ondersteuning op de grond valt, zal om zich te verheffen alles wat hij maar te pakken kan krijgen met zijn ranken, zoals met handen, vastgrijpen' (*De Senectute* XV, 52).

Varro (116–27 v. Chr.; II.9) schreef, goed toekijkend: 'Aan de andere zijde tegenover het blad verschijnt een hechtrank. Dit is een zoals een krulhaar ineengedraaid

wijnstokstengeltje dat hechtrank (*capreolus*) genoemd wordt vanwege zijn vasthechtende functie' (*De Re Rustica* I, xxxxi 4).

Cicero (106–43 v. Chr.) schreef filosoferend: 'De wijnstokken grijpen met ranken de staken vast, als het ware met handen, en richten zich zo omhoog, alsof zij bezielde zijn (*ut animantes*, *De Natura Deorum* II, xxxvii 120).

Tertullianus, die onderwijzend predikt, citeer ik in XI.11 en merk daar op hoe Cesalpinus Cicero, zestienhonderd jaar later, slordig naschreef (p. 363; *De Plantis* VIII, xviii 264). Zestienhonderd jaar van stilstand.

Duhamel, man van de praktijk, deelde in 1758 mee wat hij zag en liet theoretische opmerkingen achterwege (bijna althans):

La Phys. Arbres I, p. 194. 'De wijnstruik . . . hecht zich aan stevige voorwerpen vast die binnen zijn bereik komen . . . Aangezien hun rankende stengel (sarment) de eigenschap mist om zich rondom stevige voorwerpen binnen hun bereik te winden, heeft de natuur deze voorzien (la nature les a pourvu) van enige uitgroeisels (productions) die door zich spiralend op te rollen rondom ondersteuning draaien'.

Hij schrijft vervolgens dat zij 'handen' genoemd worden vanwege hun functie en soms ook 'kurketrekker', want zij lijken op dat werktuig. Hij somt de verschillende manieren op van aanhechting en verschijning van de ranken en vermijdt een herhaling van de stereotiepe *psyche*-verklaringen, of een vergelijking met dierlijke eigenschappen en doet evenmin een poging tot een materialistisch-fysische interpretatie. Noch het een, noch het ander. Mededeling van het zichtbare (het bedrijf van de natuur) en wat men daar achter of in wil zoeken (wie of wat de plant van die geschikte organen voorziet) blijft onbesproken.

Een halve eeuw later onderzocht Knight experimenteel en beproefde de mechanistische verklaringswijze gepaard aan fysische veronderstellingen. Licht is de oorzaak van groeiverschijnselen van ranken, van de wijnstok en van de wingerd, besloot Knight (1812). Opvallend licht bewerkstelt dat de zwaartekracht die een stengel verticaal richt, zijn invloed verliest, zodat de rank zich, groeiend naar de (donkere) steun toekeert.

Met die conclusie was L.Ch. Treviranus' verklaring (1799), dat de wijnstok een mate van waarnemingsvermogen zou bezitten, verworpen ofschoon beide auteurs evenveel bewijsmateriaal voor hun oordeel aanvoerden: geen.

Merk op hoe door de eeuwen heen een plantaardig organisme zich door middel van zijn ranken doelmatig gedraagt, doet alsof het een plantachtig dier is en hoe Knight de wending in het biologisch denken omstreeks de inzet van de 19e eeuw demonstreert. Vroeger actief waarnemend, levend en strevend, wordt de plant nu passief in feite en niet in theorie. Nu beslissen uitwendige, meetbare, natuurlijke factoren over zijn levensuitingen. Hier sluiten werk en conclusies van Dutrochet op aan.

22. *Dutrochet elektrificeert het leven der planten; osmose*

De markies René Joachim Henri Dutrochet (Du Trochet, 1776, kasteel Néon (Poitou) – 1847, Parijs) deed, na in Parijs medicijnen gestudeerd te hebben en een dokterspraktijk van vele jaren, uitstekend en veelzijdig onderzoek over planten en dieren op fysiologisch, anatomisch en embryologisch gebied.

Tijdens de Franse Revolutie verloor zijn familie have en goed. Dutrochet werd officier en legerarts te velde en daarna hoofdgeneesheer van het hospitaal te Burgos (1809). Zodra

hij kans zag vestigde hij zich in zijn geboortestreek (Touraine, château Renault), wijdde zich daar aan de fysiologie en ging na zijn benoeming tot lid van de Académie in Parijs wonen, als ambteloos burger die zijn wetenschap diende en zich zo min mogelijk daarbuiten waagde.

De materialistisch-mechanistische biologie beoefende hij met grote overtuiging. Hij was een toegewijde Cartesiaan die niettemin Descartes kapittelde, omdat die zich door zijn fantasie zo opvallend liet misleiden als hij levende wezens bestudeerde.

Al het leven, zo laat Dutrochet ons bij herhaling en met nadruk weten, is aan dezelfde wetten gebonden als dode materie, natuurwetten die de anorganische wereld beheersen en van een 'force vitale' is geen sprake. De fysisch-chemische basis voor alle levensprocessen is voor alle levende wezens identiek en omdat planten minder gecompliceerd dan dieren zijn (plus facilement abordables), verdient het de voorkeur planten te onderzoeken indien men de diepste oorzaken van leven wil opsporen.

Dutrochet deed anatomisch onderzoek door vaardig de microscoop te hanteren, hoewel hij verklaarde dat na Van Leeuwenhoek, Grew, Malpighi en andere groten de planten-anatomie eigenlijk voltooid was (*Recherches Anatomiques...*, geschreven in 1821 en in 1823-1824 gepubliceerd). Het verhinderde niet dat hij de zich vormende celtheorie voorthielp (p. 556), fraai onderzoek over insecten en infusoriën deed en dat ten slotte zijn (slechte) microscoop hem naar de ontdekking voerde die voor de fysiologie van de grootste betekenis bleef: *osmose* (laat-Grieks: *osmè* = aandrift, neiging tot).

Omdat hij veel met waterplanten werkte had Dutrochet aquariums en hij zag hoe een visje, dat door een parasitaire schimmel was aangetast, schimmeldraden achter zich aansleepte en dat die draden in een bolletje eindigden. Met behulp van de microscoop nam Dutrochet waar hoe de bolletjes zwoollen en barstten, kennelijk door wateropname. Hij gaf aan het verschijnsel de naam 'osmose'. De aplanosporen ontsnapten uit het gescheurde sporeblaasje.

Het voorval paste bij Dutrochets uitgangspunt: leven is bewegen en het ontbreken van beweging is het kenmerk van de dood. In 1826 omschreef hij de *osmose* als de directe bewerker van de levensbeweging (*l'agent immédiat du mouvement vital*). Tien jaar later (1837) matigde hij zijn oordeel: *osmose* is een belangrijke factor bij de levensverschijnselen. Tevoren had hij de techniek en het instrument bedacht en beschreven dat tot waarneming en meting van *osmose* in staat stelt en sindsdien in alle Europese scholen bij het onderwijs in gebruik is: de endometer ('cel') van Dutrochet (1828). De endometer functioneert als volgt.

De opening van een met een suikeroplossing gevuld glazen kommetje wordt met een stuk varkensblaas afgesloten. Het kommetje wordt met de bodem omhoog in een bak water gedompeld. De bodem van het kommetje is doorboord en die doorgang is op een stijgbuis aangesloten. De suikeroplossing stijgt in de verticale buis doordat water via de varkensblaas in de oplossing doordringt. Dutrochet noemde dit 'endosmose'. Na enige tijd daalt de vloeistof in de stijgbuis geleidelijk totdat het niveauverschil tussen de vloeistofkolom in de stijgbuis en het oppervlak van het water in de bak verdwenen is. Na deze 'exosmose' zijn beide vloeistoffen gelijk geconcentreerde suikeroplossingen.

Osmose is eigen aan vliezen van plantaardige of dierlijke oorsprong. Dutrochet liet het zien met kippedarm, diereblazen, de peulwand van de Blazenstruik (*Colutea*) en uierokken. Hij verzekerde dat de wand van levende cellen dezelfde eigenschap bezit. Water passeert de wand en gaat van een lage concentratie naar een oplossing met hogere concentratie en van een neutrale of zure naar een alkalische vloeistof. De moleculen in oplossing

passeren ook, maar trager. Elektriciteit houdt die bewegingen aan de gang, besloot Dutrochet, want als de concentratie van twee oplossingen gelijk is, zal water zich naar een negatief geladen oplossing verplaatsen. Een levende cel laat zich met een Leidse Fles vergelijken (1826–1828). Dit schreef Dutrochet en doelde op de vroegste elektrische condensator, de flesvormige, met bladtin bekleede en koperlametten gevulde glazen pot, die wordt gebruikt om wrijvingselektriciteit in voorraad te houden. Het wrijven van passerende moleculen wekt die op.

Voeding is een osmotisch gebeuren en de turgescentie (*pression osmotique*) van de cellen die het gevolg van endosmose is, beslist over het leven van een plant. Een verleppende plant sterft. Het bloeden en druppelen van planten wordt door endosmose veroorzaakt die bewerkt dat water uittreedt. De bewegende *causa* is elektriciteit (1837) en de stroming van de celinhoud zoals van de tussenknoopcellen van *Chara* (Corti, p. 554) heeft met saptransport niets van doen, was Dutrochets conclusie.

Door plantecellen met verschillend geconcentreerde oplossingen in aanraking te brengen kon Dutrochet hun osmotische druk meten en zichtbaar maken. Het voedselsaptransport (in de plantevezels) kon Dutrochet naar zijn mening nu afdoende verklaren. Watertransport opwaarts tot in de boomkruinen slaagt door endosmose, van cel tot cel. Daartegen rezen bezwaren. De cellen zouden immers, naarmate zij hoger in de boom gesitueerd zijn, een steeds hogere osmotische waarde moeten bezitten om de toenemende zwaarte van de sapkolom te kunnen overwinnen. Dat bleek niet zo te zijn.

Ademen is de warmtebron voor levende organismen. Dutrochet deed zeer goed onderzoek met thermo-elektrische metingen en kon bij voorbeeld in groeiende aspergestengeltoppen een temperatuurstijging aantonen (1840). Zuurstof is voor ademen en ook voor groeien onontbeerlijk. De organismen ontwikkelen dank zij zuurstof een eigen warmte. De gedachten van de vitalisten over levenswarmte en levenskracht zijn hiermee weerlegd, althans overbodig geworden bij de verklaring van levensverschijnselen, oordeelde Dutrochet.

Huidmondjes zijn van belang bij de transpiratie maar maken planten ook het ademen, gasuitwisseling met de atmosfeer, mogelijk. Door lichtinwerking produceren groene planten zuurstof en dit gas gaat de inwendige ademhalingsorganen (*organes pneumatiques*) binnen. Voor planten is dit hoofdzaak. Het opnemen van atmosferische zuurstof zoals dieren moeten doen, is voor planten bijzaak (*mode subsidiaire*) en die dierlijke ademhalingswijze alléén kan planten niet lang in leven houden. Ademhaling en fotosynthese zijn twee wezenlijk verschillende, chemische levensprocessen. Knip een waterpeststengeltje (*Elodea*) onder water door, houd het in zonlicht en zie hoe uit de wond een reeks gasdruppeltjes ontsnapt. Dat blijkt zuurstof te zijn die, opgevangen, kwantitatief bepaald kan worden. De plant kan onder water niet ademen, maar wel zuurstof maken, zuurstof die in een plant omgeven door de atmosfeer bij het ademen grotendeels inwendig verbruikt wordt.

Bedenk hierbij dat de huidmondjes de buitenlucht in de plant toelaten en dat deze in open verbinding staan met de intercellulaire tussenruimten. De Gele plomp (*Nuphar*) heeft vrije luchtwegen van de stomata via de intercellularen en de 'canaux (of tubes) pneumatiques' (de 'luchthoudende' wijde vaten in de bladstelen) tot in de wortels, diep onder water.

Zoals velen van zijn tijdgenoten bestudeerde Dutrochet de bewegingen van planten. Sinds Ray (VIII.7) stond het Kruidje-roer-me-niet (*Mimosa pudica*) vooraan in de belangstelling. Dutrochet onderzocht de bladbewegingen na aanraking en de voortplanting

van de van buiten komende prikkels bekwaam experimenterend, denkend aan osmose en de weefselspanningen die daaruit voortkomen.

Zijn conclusies bevestigden Rays onderstelling. Na aanraking verandert de turgor, de osmotische druk, en samen met een door asymmetrische groei ontstane antagonistische spanning gaan de boven- en onderhelft van de bladgewrichtjes in stijfheid verschillen zodat het blaadje beweegt. Dit verschijnsel moet goed onderscheiden worden van autonome bewegingen die een plant kan verrichten zonder beïnvloeding van buiten, zoals de langzame bladdraaiing van *Desmodium gyrans*.

Twee eigenschappen zetelend in het inwendige van levende organismen (structure intime) brengen samen leven tot stand: nervimotilité en locomotilité, een prikkelgeleiding en een plaatselijke orgaanbeweging (vgl. Haller). Verenigd brengen zij de 'motilité vitale', de levensbeweging van dieren en van planten tot stand, zij het dat die 'motilité' bij planten veel eenvoudiger van aard is dan die van dieren. De 'nervimotilité' ontspringt aan bolvormige lichaampjes ('globules' ofwel cellen) en stroomt door buisjes, vaatbundels bij planten en zenuwen bij dieren. Nadat de 'nervimotilité' een ongelijkzijdige weefselspanning opgeroepen heeft, volgt de 'locomotilité'.

Dutrochet vond experimentele steun voor deze meningen (1837). Door verhoude *Mimosa pudica*-stengels te ringen en de ring zo diep te maken dat al het stengelweefsel buiten het xyleem (hout) verwijderd was – zo leek het – zag hij hoe de aanrakingsprikkel (nervimotilité) zich door de *Mimosa*-stengel voortzette en de ringwond passeerde. Het hout moest dus de gevolgde weg zijn en verschil in vloeistofdruk veroorzaakt het transport, verzekerde Dutrochet. Zijn beschouwingen herinneren onweerstaanbaar aan de zenuwwerking (bij dieren) zoals Descartes die beschreven had.

De opwaartse groei van stengels en de neerwaartse van wortels is het gevolg van 'motilité vitale' opgewekt door de 'nervimotilité'. Deze ontstaat door de lichtinwerking en onderging het raadselachtige secondaire effect van de zwaartekracht, een invloed die Dutrochet (nog) onvatbaar achtte voor nadere studie. Hoewel hij met Knight correspondeerde, hadden diens dertig jaar eerdere experimenten over de zwaartekracht kennelijk geen grote indruk op Dutrochet gemaakt. De laatste wees op *Borago* (Bernagie) die kaarsrecht omhoog groeit, maar de bloeiende stengeltop kromt zich steeds ver voorover, het gevolg van die onverklaarbare zwaartekrachtinvloed.

In 1837 bundelde Dutrochet zijn publikaties: *Mémoires pour Servir à l'Histoire Anatomique et Physiologique des Végétaux et des Animaux*. De heruitgave van de artikels had hij, naar hij verzekerde, benut om ze aan te vullen en op allerlei punten te wijzigen. Als motto op de titelpagina deelde hij mee dat alle vroegere teksten ingetrokken zijn, zodat hij slechts de nu gegeven teksten erkent. Deze komen in paragraaf VII.25 aan de orde.

23. Geboorte van de biologie als specialisme

In de loop van de 18e eeuw versnelde de vaart van de ontwikkelingen in de levenswetenschappen en deze verbreedden zich meer en meer. Veelzijdige geleerdheid bleef nog wel een begerenswaardig doel, maar een degelijke beoefening van meer dan één discipline werd een mogelijkheid die tot het verleden behoorde. Een grondige kennis van de eigentijdse oogst van waarnemingen, experimentele uitkomsten en de bijbehorende literatuur, de toetsing hiervan aan de gegevens uit vroeger jaren en de vereiste experimentele ervaring om werk van anderen te kunnen schatten, dwongen al tijdens de 18e eeuw met groeiende

nadruk tot kiezen. Deze toenemende versmalling van de kennis van zaken – die gewoonlijk gepaard gaat met een afnemende belangstelling voor wetenschappen buiten het vakgebied – zette zich voort tot in onze dagen. De hedendaagse bioloog houdt zich, weinigen uitgezonderd, bezig met een nauw begrensd onderwerp binnen één discipline. In de 20e eeuw wekt deze onvermijdelijke ontwikkeling geen gevoelens van spijt meer op omdat zoveel rijkdommen aan gedachten over biologie onbereikbaar werden, maar stimuleert daarentegen een wens tot zo hoog mogelijke specialisatie: steeds meer over steeds minder. Een bioloog-specialist van de tweede helft van de 20e eeuw die naast zijn specialisme nog aandacht toont voor vragen daarbuiten – een plantensystematicus die zich op vogels toelegt, een dierfysioloog die korstmossen bestudeert – zal nimmer verzuimen bekend te maken dat hij vogels of korstmossen bestudeert als vrijetijds-passering, liefhebberij, en niet zoals een heuse ornitho- of lichenoloog. Hij heeft behoefte aan een excuus als hij zijn reputatie onder zijn vakbroeders hoog wil houden. Wat in de eerste vijfentwintig eeuwen van natuurstudie als een aanbeveling en vrijheid gold werd in de 17e en 18e eeuw gaandeweg uitzondering en in de 19e en 20e eeuw, een in bescheiden mate toelaatbaar amusement buiten het eigen vakgebied.

Anatomie en fysiologie lieten zich omstreeks het begin van de 19e eeuw nog wel samen beoefenen, maar werden meer en meer afzonderlijke disciplines, specialismen. De praktijk van het wetenschappelijk werk dwingt deze ontwikkeling af. Inzichten en conclusies moeten rusten op tijdrovend, experimenteel onderzoek. Naarmate de eis van gecontroleerd experimenteel onderzoek als enige geldige basis voor wetenschappelijke biologische opvattingen veld wint, moet het arbeidsterrein van de onderzoeker inkrimpen. Naarmate de biologische literatuur aangroeit moet de bioloog zich met de kennis van een kleiner gedeelte van het geheel vergenoegen. Lezen kost tijd. De computer zift, sommeert en combineert, maar op zijn eigen houtje en krachtens gekozen gegevens.

Grenslijnen worden voelbaar en ontwikkelen zich tot scheidingslijnen. De scheiding der wegen ligt al besloten in Linnaeus' uitspraken. In zijn systeem van natuuronderzoekers behoren *biologi* tot de *anomali*, de buitenbeentjes, en de geschriften van de *biologi* rekent hij tot de *Miscellanei* (*Bibl. Bot.*, 1751). Deze worden gepubliceerd door economen, theologen en poëten, terwijl de bijdragen van de *biologi* aan dat mengelwerk zich gewoonlijk beperken tot luidruchtige lofzangen (*Panegyrica plerumque exclamarunt*). In het begin van de 19e eeuw verwerven biologen de status van natuurwetenschappelijke specialisten. De leer van het leven krijgt een naam – biologie – van K.F. Burdach, professor in Dorpat, in 1800. Van G.R. Treviranus (1801) en van J.B. Lamarck (1802), die beiden het woord in hun publikaties overnemen, ontvangt het de betekenis 'leer van de levende natuur', een nuancering die aanduidt dat artsen zich voortaan meer en meer uitsluitend met de biologie van de mens zullen bezighouden en biologen met planten en dieren.

24. Fysiologische planten-anatomie in Duitsland (eerste helft 19e eeuw)

In de 17e eeuw waren de vondsten die bijzonder begaafde waarnemers deden met behulp van bijzondere vergrootglazen curiositeiten gebleven. In Engeland hadden N. Henshaw (1661) en N. Grew (1674) stippels op houtvaten gezien. In Nederland beschreef Van Leeuwenhoek de houtvatwanden beter dan al zijn tijdgenoten, zelfs beter dan de Italianen. De natuur- en scheikundige informatie waren echter zo schaars en misleidend, de instrumenten zo gebrekkig, dat niemand de min of meer toevallig gevonden gegevens in groter

verband kon plaats. Linnaeus noemde de planten-anatomen 'botanophili', plantenliefhebbers, géén botanici.

De ontwikkeling van de fysica en de geboorte van de moderne scheikunde in de 18e eeuw (VII.6, VII.7 en VII.8) openden nieuwe wegen. Dat geldt ook voor de verbeterde microscopen, vooral in de 19e eeuw, en voor de achromatische objectieven van J. Dolland (1757) en J. von Fraunhofer (1819). Hier volgt nog een aantekening over anatomisch-fysiologisch onderzoek van planten in Duitsland in de eerste helft van de 19e eeuw.

De plantestengel vroeg met voorrang aandacht: in dat orgaan had het transport plaats. Waren de buisjes in de stengel nu met kleurloos sap gevuld of met lucht (bij dieren schijnen dergelijke buisjes of transportbanen (slagaderen) ook leeg te zijn bij tussenpozen), en zijn melksapvaten aderen, *vasa propria*, zoals Spigelius in 1606 beweerd had? Die vaten noemde Malpighi vijfenzeventig jaar later, voorzichtig *vasa peculiaria*, eigenaardige aderen (1682), maar daarna verving hij die naam door *vasa propria*. Grew (p. 299) rekende op gezag van Theofrastos de harsgangen van de den ook tot de *vasa propria* en wie herinnerde zich Listers vondst niet van de overeenstemming tussen dier- en plant-transportbuizen? Zoals in Engeland en Frankrijk hield de Duitse onderzoeker zich in de vroege 19e eeuw met deze vragen bezig, en met andere.

Vier Sprengels droegen bij tot de voortgang van de biologie. Karl (1787–1859) werkte over de voedingsfysiologie van cultuurgewassen en komt niet verder ter sprake. Anton publiceerde over palaeobotanie (XII), Christian Konrad begon de bloembioogie (VIII.13) en Kurt, zijn neef die naam maakte als biohistoricus, als onderzoeker van lagere planten en als systematicus, hield zich ook met plantenfysiologie bezig. Kurt Sprengel (1766, Boldewow – 1833, Halle) was sinds 1797 hoogleraar in Halle, in medicijnen en plantkunde. Hij had, toen hij *Anleitung zur Kenntnis der Gewächse* schreef (1802–1804, 3 delen, het derde is vooral door de behandeling van de Cryptogamen belangrijk), al omvangrijk werk over historische geneeskunde op zijn naam staan.

Sprengels *Anleitung* had beter kunnen zijn als onnodige fouten waren vermeden. Hij beweerde dat spiraalvaten geen celwand hebben (dus eigenlijk geen vaten waren) en hij zag een pulseren, een peristaltiek van de spiralende verdikking; hij moet daarbij aan Malpighi gedacht hebben. Intercellulaire passages zijn bijgevolg de weg van de sapstroom. Zetmeelkorrels zwellen in water op en mogen als celbeginsels beschouwd worden. In een plant vormt het opzwellende zetmeel een stijfselachtige of gelei-achtige massa waarin later weefselvormende cellen zich zullen afscheiden. Later evenwel bewees Sprengel de chemotropie van wortels (1834).

Vrijwel tegelijk met Sprengels *Anleitung* verscheen in 1804 een *Anleitung* door J.J. Bernhardt (1774–1869). Bernhardt werd geboren, was hoogleraar en stierf in Erfurt. Hij hanteerde de microscoop met talent en kon daarom verschillende plantenweefsels onderscheiden volgens eigenschappen van de cellen en zodoende een indeling van de vaten maken, die weliswaar te veel op de 17e-eeuwse voorgangers steunt, maar niet zonder verdienste is.

De Königliche Akademie der Wissenschaften ('Societät') van Göttingen schreef in 1804 een prijsvraag uit over de relatie plant/ dier in anatomisch en fysiologisch opzicht. Teylers Genootschap in Haarlem volgde met een soortgelijke vraagstelling in 1812. De Societät verdeelde de prijs tussen twee van de inzenders, Rudolphi en Link.

K.A. Rudolphi (1771, Stockholm – 1842, Berlin) begon zijn wetenschappelijke loopbaan met een *Anatomie der Pflanzen*, het bekroonde werkstuk dat in 1807 in druk verscheen. Veel tekortkomingen zouden zijn uitgebleven door een voldoende voorstudie van

de literatuur. Historisch van belang is Rudolphi's bewering dat planten van dieren te onderscheiden zijn door hun opbouw. Planten bestaan uit cellen, dieren niet. Er is daarentegen bij dieren een slijmige stof, die zich bij het uiteentrekken van levend diermateriaal als sliertjes of draadjes splitst. Soms lijkt het, microscopisch onderzocht, of dierweefsel ook cellig zou zijn, maar dit is het gevolg van prepareren voor onderzoek, en slechts schijn. Dood dierweefsel bestaat uit verstijfde en verstrengelde sliertjes; samen bootsten zij een prop watten na en de ruimtetjes tussen de wattendraadjes zijn allermint met cellen vergelijkbaar. Vermoedelijk is de frappante overeenkomst met Grews celmodel (VII.32) toeval, want Rudolphi heeft hoogstwaarschijnlijk Grew niet of nauwelijks gelezen.

Rudolphi begon met een planten-anatomie en overleed toen hij bezig was een fysiologie van de mens te schrijven (1842). Zijn jeugdzonde zij hem vergeven, want hij ontwikkelde zich tot een zeer goede parasitoloog en zoöloog (VII.29).

H.F. Link (1767, Hildesheim - 1851, Berlijn) liet zijn werkstuk, bekroond met de andere halve prijs, ook in 1807 verschijnen. Het kreeg de titel *Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen*. Evenals Rudolphi deed Link op een veel groter terrein onderzoek dan een halve eeuw later gebruikelijk zou worden. Hij verwierf zich een blijvende reputatie als anatoom, fysioloog en systematicus, als onderzoeker zowel van vaatplanten als van thallofyten. Thallofyten zijn plantaardig, zo ook zwammen en korstmossen, hetgeen overigens door Rudolphi werd betwijfeld. Zwamdraden (hyphen) zijn celreeksen, niet celvrije slijmdraadjes (zoals Rudolphi dacht).

Na zijn studie in de medicijnen en natuurwetenschappen te Göttingen was Link als hoogleraar werkzaam in Rostock (1792), Breslau (1811) en Berlijn (1815), waar hij tegelijkertijd het directoraat van de Botanische Tuin vervulde (1815-1851). In de 6e en 7e druk van de *Grundriss* die zijn voorganger Willdenow (X.27) in 1792 schreef, verzorgde Link overzichten van de geschiedenis van de plantkunde, en zette dit werk voort met jaarrapporten (1840-1845).

Grundlehren was voorafgegaan door een studie over korstmossen op kalkrotsen (1795) en Link reisde met Von Hoffmannsegg door Portugal en Griekenland (1797-1799). Tijdens zijn professoraat in Berlijn liet hij drie bundels planten-anatomische tekeningen (24, 32 en 36 bladen, tussen 1837-1847) verschijnen. Deze tekeningen hadden zichtbaar geprofiteerd van de betere microscopen, maar konden het te vluchtig toezicht van Link op zijn toegewijde tekenaar niet geheel verbergen.

Links *Grundlehren* verdedigde nieuwe opvattingen. Houtvaten die uit cellen zijn ontstaan, moeten naar hun functie en bouw goed van de (niet-cellige) melksap- en harsgangen onderscheiden worden. Plantenklieren zijn weefsels die een bijzondere stof afscheiden: als er geen afscheiding is, dan is er ook geen klier. De huidmondjes stonden onder veel namen bekend en Link stelde voor 'Stomata'.

Kleurloze cellen treft men soms omringd door gekleurde cellen aan en dit laat zien dat elke cel zelfstandig is, een eigen eenheid, afgesloten van belendende cellen. Dezelfde conclusie als die van Malpighi, honderdvijftig jaar eerder, maar nu de fysiologische ondersteuning daarvan. Celweefsel is de oorsprong van vezelbundels en vaten; Link deed de kleine stap niet die hem van de uitspraak scheidde dat cellen de bouwstenen van de hele plant zijn.

Door potplanten acht dagen in een waterige oplossing van ijzercyaankali te zetten, en vervolgens 24 uur van ijzersulfaat kon Link door blauwkleuring aantonen dat water in hout omhoog beweegt, namelijk door de houtvaten (1837). Het was het sluitstuk van een sedert bijna een eeuw incidenteel gedaan onderzoek in Frankrijk en Engeland, dat hout

als het transporterende weefsel had aangewezen. De vakbroeders weigerden in meerderheid echter Links bevindingen te aanvaarden. Men gaf de traditionele opvatting, dat houtvaten met lucht gevuld zijn en sap door de vezels of de intercellulaire omhoog beweegt, de voorkeur.

In 1838 kon Link met behulp van microscopisch onderzoek bewijzen dat steenkool niets anders dan turf, en dus een plantaardig produkt is.

Beiträge zur Anatomie der Pflanzen van de hand van J.J.P. Moldenhawer (Moldenhauer; 1766, Hamburg – 1827, Kiel) verscheen in 1812. Moldenhawer was een auteur met ongebruikelijke invallen. Met het verschijnsel in gedachten, dat waarneming van vooroordeel afhankelijk is, liet hij zijn microscopische preparaten tekenen door mensen die zich nooit met planten-anatomie hadden ingelaten en daarom ‘zeker niet geneigd zouden zijn iets anders te zien dan een onbevangen blik ziet’. Het experiment leverde toch niet op wat hij ervan verwachtte.

Moldenhawer werd hoogleraar in Kiel en was verder een uitmuntende microscopist. Een wijze raad opvolgend, wilde hij vraagstukken tot een zo eenvoudig mogelijke vorm reduceren. Daarom koos hij maïsstengels (Monocotylen) om plantenweefsels te bestuderen, want daarvan zijn de stengels groot en liggen de vaatbundels geïsoleerd, gebed in een ‘zelliger Substanz’. De aanpak slaagde; Moldenhawer werd de ontwerper van het begrip ‘vaatbundel’ voor de combinatie hout- + bastvaten. Voortgezette studies, een maanden durende reeks van vergelijkende waarnemingen daarna bij Dicotylen leidden tot de ontdekking van het intrafasciculaire cambium, dat hij met het interfasciculaire ringcambium in de stengel tussen bast en hout in verband bracht. De secundaire diktegroei – een oud, onopgelost probleem – heeft Moldenhawer verklaard.

Hij was de eerste die maceratie – het gecontroleerde rotten van weefsels – als methode bij planten-anatomisch onderzoek toepaste. Doordat het hem gelukte hiermee de cellen van allerlei weefsels afzonderlijk in handen te krijgen steunde hij Links conclusie (1809, VII.24), dat buurcellen door een dubbele wand (beiderzijds één) gescheiden zouden zijn (1812).

Een sapomloop zoals een bloedsomloop achtte Moldenhawer aannemelijk, maar hij wachtte zich er wel voor zover te gaan als K.H. Schultz-Schul(t)zenstein (1798–1871), hoogleraar in de medicijnen te Berlijn. Schultz wees in 1822 (Ueber den Kreislauf des Saftes) en in 1823 in zijn tweedelige boek Die Natur der Lebendige Pflanze melksap aan als een levenssap (Lebenssaft) dat een kringloop volvoerde, een Cyclose. Schultz had stengels van *Chelidonium majus* (Stinkende Gouwe), *Acer platanoides* (Esdoorn) en *Rhus typhina* (Azijnboom) onder sterke vergroting en bij op- en doorvallend zonlicht bekeken en inwendige bewegingen van Kügelchen waargenomen. Zijn wijdlompig en bloemrijk betoog trok zeer de aandacht en een zwerm publikaties verscheen van voor- en tegenstanders. In 1830 kwam Schultz zelfs naar Parijs om voor een commissie van de Académie zijn mening toe te lichten en experimenteel te ondersteunen. Men kon niet tot een beslissing komen, maar in 1833 keurde de Académie hem een onderscheiding waardig. Intussen waren de tegenwerpingen steeds krachtiger geworden en ofschoon Schultz zich behendig verdedigde hield zijn cyclopische vergissing geen stand. Samen met anderen maakte Treviranus in 1838 (VII.25) een eind aan de beweringen van Schultz. Sapkringloop bestaat zeker wel, maar deze heeft plaats binnen de cellen of is tot eencelligen beperkt, zo concludeerde hij.

25. *Plantenfysiologie en -anatomie omstreeks 1840*

Tussen 1830 en 1843 verschenen vijf samenvattingen van de plantkunde. Zij gaven een beeld van de plantenfysiologie en -anatomie halverwege de 19e eeuw in Europa.

In het Avant-Propos van zijn herziene en verzamelde *Mémoires* (1837) legde Dutrochet (VII.22) zijn geloofsbelijdenis af met een kritisch overzicht van de biologie van zijn tijd: een bijzonder goede onderzoeker beschreef zijn wetenschap. Ik verkort hier (met spijt) zijn heldere betoog dat gangbare lectuur voor biologen met historische belangstelling verdient te zijn.

‘De geleerde beseft de onmetelijke grootheid van de natuur, ook in de kleinste dingen. Een grashalm getuigt van even grote raadsels als het hemelgewelf. Hij die zou slagen de wetten in hun volle reikwijdte en algemene geldigheid te ontsluiten die het leven van zo’n bescheiden onder de voet gelopen plant beheersen, zou Newton niet evenaren maar hem verre overtreffen’.

We zijn echter goed op weg, verzekert Dutrochet. Met de telescoop dringen wij door in de hemeldiepten, met de microscoop in de geheimen van het oneindig kleine en daar wacht ons biologen een onuitputtelijk terrein van onderzoek. De levensuitingen moeten van alle groepen levende wezens onderzocht worden, plante- zowel als dierfysiologische, en dit in nauwe samenhang met de vergelijkende anatomie.

Vorm en structuur van de organen van de levende wezens beschouwd in hun natuurlijke volgorde (*série naturelle*) vereenvoudigen zich geleidelijk. Dit geldt ook voor de levensuitingen die daarmee gepaard gaan en zij beperken zich bij de meest eenvoudige organismen tot de meest fundamentele eigenschappen.

Een levend wezen zou, volgens anderen, een klein wereldje zijn, waar andere wetten dan die van de anorganische wereld heersen. Een duidelijke grens scheidt die twee werelden, beweert men. Met deze argumenten:

Mineralen groeien door aanhechting van materie, aan de buitenzijde, door ‘juxtappositie’. Levende wezens groeien door invoeging van materie, inwendig, door ‘intussusceptie’. Zij ontwikkelen zich door nieuwe materie tussen de al aanwezige deeltjes te voegen. Buffon had dit al honderd jaar voor Dutrochet uitgelegd (VIII.22). Aldus:

Mineralen in vaste toestand zijn kristallijn: veelhoekig, door platte vlakken en rechte lijnen begrensd. Levende wezens hebben gekromde, nooit geheel vlakke of rechthoekige oppervlakken.

Een kristal verandert uit zichzelf nooit van vorm, maar een levend wezen wijzigt zichzelf voortdurend. Een levend wezen is een laboratorium waarin de materie bijzondere bewerkingen ondergaat, geheel andere dan de natuurkrachten in de anorganische wereld teweegbrengen. Na de dood ontbinden mineraliserende factoren het organisme waarop zij eerst geen vat hadden. Na de dood van het organisme, als die bijzondere bewerkingen beëindigd zijn, laten de moleculen die door de aan levende wezens eigen kracht (*force particulière*) aaneengeschaald werden, elkaar los. Daarna verbinden zij zich opnieuw en anders, zodat zij minerale stoffen vormen.

Dutrochet verwierp deze argumenten echter. Juxtappositie en intussusceptie lijken verschillend maar zijn dat niet. De wijze waarop materie wordt toegevoegd is afhankelijk van de aanwezigheid van poriën en de rangschikking van de moleculen. Het ontbreken van platte vlakken en rechte lijnen komt bij levende wezens voort uit hun manier van ontwikkelen en van groeien. Ruimtelijk is er wel degelijk een overeenstemming met minerale vormen.

Het laatste argument – de ordenende en bindende uitwerking van een levenskracht – liet hij ongemoeid; het bleef bij een ontkenning. Daarna ging Dutrochet tot de tegenaanval over: de organische en anorganische voorwerpen zijn niet verschillend, maar zichtbaar van dezelfde natuur.

Levende wezens zijn hetzij circulair hetzij tweezijdig symmetrisch van bouw. Circulaire dieren zijn de zoöfyten en tweezijdig symmetrisch alle overige dieren. Bloemen, vruchten en de stengels van Dicotylen zijn in de regel circulair gebouwd, maar de bladeren en veel bloemen zijn tweezijdig symmetrisch (*symétrique binaire*). De twee grondplannen laten zich niet volstrekt scheiden. Het geleidelijke transformisme dat Lamarck in 1809 had verdedigd, nam Dutrochet over, voor de ontogenie en, horizontaal, voor de bouw van de levende wezens.

‘Deze twee hoofdbouwplannen waartoe de vorm van alle organismen herleid kan worden, zijn noch onafhankelijk van elkaar, noch onderling geheel en al van elkaar te scheiden. Wij zien hoe zij samen optreden en hoe zij zeer geleidelijk (*insensiblement*) in elkaar overgaan. De cirkelvorm verandert door onmerkbaar kleine wijzigingen in de tweezijdige symmetrie die, omdat één van de stralen van de cirkel de overige gaat overtreffen, vrijwel steeds tot stand komt. Die straal wordt de lengteas van de tweezijdige symmetrie. Terwijl de tweezijdigheid uit de cirkelvorm voortkomt, ontstaat de cirkel zelf uit de bolvorm’.

De ontwikkeling van de plante-embryonen steunt deze stelling, verzekerde Dutrochet. Een plantekiem begint als een concentrische bol te groeien, wordt daarna elliptisch en de ellipsoïde cilindrisch. De dwarsdoorsnede door de cilinder (de wortel zowel als de stengel) laat de radiale cirkelbouw zien.

Welnu, deze hoofdbouwplannen treffen wij in de anorganische wereld ook aan. Een sneeuwvlok is in hoofdzaak circulair gebouwd (Descartes had hierop al de aandacht gevestigd): zes stralen uitgaande van een middelpunt. Elke straal draagt echter zijtakken die tweezijdig symmetrisch zijn, zoals een vogelveer. Water, een van de voornaamste bestanddelen van alle levende materie, laat ons met zijn verschillende vormen al dadelijk de matrijswijzigingen zien die eigen zijn aan de structuur van alle levende wezens. Ofschoon Dutrochet niet beweren wilde dat deze overeenstemming volledig is en bewijzend, mag men toch onderstellen dat dezelfde fysische wetten deze gelijkheid veroorzaken.

Tenslotte wil hij op een laatste argument wijzen waardoor levende organismen van minerale materie te onderscheiden zouden zijn: levende wezens veranderen zichzelf inwendig en voortdurend; minerale stoffen niet. Dat verschil, zegt Dutrochet, is schijn. Alleraardigst is het te lezen hoe deze vijand van alle metafysica bij biologische interpretaties een half metafysisch, half fysisch pleidooi levert, dat voert naar een slotsom, waarbij hij aantekent dat deze conclusie niet meer dan schijn is.

Warmte en chemische aantrekkingskrachten (*affinités chimiques*) wijzigen dode materie. Verdamping, uitzetting, inkrimping en dergelijke andere verschijnselen zijn ‘gewoon’ (*phénomènes normaux*). Tevens zijn er buitengewone verschijnselen (*phénomènes exceptionnels*) die van nature niet optreden, maar in het laboratorium mogelijk zijn. Dit ingrijpen leidt tot het ontstaan van produkten die uitzonderlijk en in de regel vergankelijk zijn. De natuur breekt de produkten die we maakten weer af en verandert ze in ‘gewone’ stoffen. De kunstmatige stoffen bestaan zolang de maatregelen om ze in stand te houden gehandhaafd blijven.

Dit is het nu wat levende wezens in zekere zin vijandig (*ennemi*) maakt van dode materie; zij zijn fabrieken die werkzaam blijven door aanvoer van te verwerken produkten en

uitstoting van afvalstoffen. Het levensproces (*mouvement vital*) is een buitengewoon en tijdelijk fysisch voorval, het gevolg van een ongebruikelijk bestuur van de beweging van de moleculen door de algemeen geldige fysische wetten.

Daar ging het nu juist om, dat 'ongebruikelijke'. Na ons meegedeeld te hebben dat levende organismen iets bijzonders en tijdelijks zijn, blijft Dutrochet niets anders over dan een emotioneel vonnis:

'De zeer dikwijls gehoorde mening dat het levensproces geweten moet worden aan de activiteit van een agens (agent) dat minerale materie geheel zou ontberen, scheen mij steeds een deugdelijk wetenschappelijk inzicht onwaardig.'

Dutrochet zou niet de uitmuntende bioloog geweest zijn die hij was, als hij het daarbij gelaten had. Om de kracht die doet leven te kennen, vervolgde hij, moet de fysische wet die dit uitzonderlijke verschijnsel, dit antagonisme, dit verzet dat levende stof tijdelijk van dode onderscheidt, opgespoord worden. Misschien zal eens een grondige kennis van de wetten die moleculaire bewegingen regelen, een kennis die ons nu (nog) ontbreekt, het antwoord verschaffen. Al blijven de oorzaken onbekend, toch laten de gevolgen zich onderzoeken. De levensscheikunde zou, vermoedde Dutrochet, met behulp van meer kennis van de elektriciteit verklaard kunnen worden. De fysiologie zou dan verenigd zijn met zowel de fysica als de chemie.

Indertijd heeft Dutrochet de endosmose weliswaar als het fundament van de levensverschijnselen aangewezen, de directe *causa* (agent *immédiat*), maar, zegt hij, ik ging te ver. Endosmose is bij nader inzien een belangrijke factor, maar niet allesomvattend. Dutrochet constateerde toch dat met de ontdekking van endosmose hij fysiologie en fysica verbonden had. Het was een bijdrage om het 'mysticisme' van de vitalisten uit te bannen (1837: 10). Eens zal, zo hoopt hij, een 'fysiologie générale' uit zijn pogingen geboren worden.

Zintuigen zijn prikkelgevoelig (*excitables*) en zij zijn van bewustzijn verstoken (*pas sensibles*). Flourens heeft bewezen, verklaarde Dutrochet, dat gewaarworden in de hersenen plaatsvindt, daar waar ook het 'ik' zetelt (*le siège du moi*). Dat is dan ook de plaats van bewustwording, van 'sensibilité' (*De l'Excitabilité Végétale*; 1837).

Eigen ervaring moet ons de aanwezigheid van 'sensibilité' aantonen. Een levend wezen (*l'être*) dat voelt (*sent*) bezit daardoor een 'ik' (*moi*) en omdat deze ik zich door sommige uitwendige invloeden laat wijzigen, moet het 'sensibilité' heten, een mystieke eigenschap (*mystique*) die voor onderzoek volkomen onvatbaar is. De studie van 'sensibilité' is geen fysiologie maar psychologie. De menselijke geest (*esprit humain*) is begrensd. De aard van de relaties die natuurlijke voorwerpen ons opleggen bepaalt die grenzen en zij zijn dan ook onoverkomelijk. Men moet die grenzen weten te vinden, daar halt houden en geen poging doen ze te overschrijden.

Planten bezitten 'excitabilité', zij zijn prikkelgevoelig, maar zij ontberen 'sensibilité', want zij missen het 'ik'; zij beseffen niet dat zij bestaan. Prikkel (*excitants*) kunnen planten doen bewegen: het zijn invloeden van buiten. Hoe prikkels prikkelgevoeligheid ertoe brengen een plant te doen reageren, een verandering teweeg te brengen, is nog een raadsel, maar geen mystieke en ongrijpbare eigenschap zoals 'sensibilité'.

Deze samenvatting laat de vragen, meningen en verwachtingen zien van een mechanistisch-materialistisch denkende bioloog omstreeks 1840. Het is voor die stroming in de biologie de tussenfase van een ontwikkeling die in de 16e eeuw begint en het huidige biomaterialisme. Kenmerkend zijn, zowel in de 16e als in de 20e eeuw:

1. de simpele pro- en contra-argumentatie over vitalisme (de dogmatische reductie tot materiegedrag),

2. het afwijzen van metafysica bij de interpretatie van levensverschijnselen (een pragmatisch genomen metafysisch besluit),
3. het vanzelfsprekende ontbreken van enigerlei religieuze overweging en
4. het geloofsartikel dat voortgezet experimenteel onderzoek elke nog openstaande vraag zal beantwoorden (een redelijke verwachting indien te beantwoorden vragen uitsluitend en voorafgaand slechts in beschouwing genomen worden als zij per definitie binnen bereik van natuuronderzoek liggen).

Dutrochet en zijn geestverwanten wilden het alles beheersende bedrijf van de moleculen binnen de natuurwetenschappen aan het licht brengen en daarmee eens de biologie als natuurwetenschap voltooien. Dat zou inhouden: laten opgaan in natuur- en scheikunde.

Dutrochet ziet het zo: 'De waarheid rust op feiten die [causaal opgeroepen] onweersprekelijke informatie verschaffen terwijl elke hypothese streng geweerd moet worden. Indien men soms een waarschijnlijkheid in een redenering toelaat dan dient dit slechts om onderzoek richting te geven. Dank zij deze strenge opvattingen schrijden de natuurwetenschappen met vaste tred naar hun onbegrensde volmaaktheid.'

In Parijs studeerde en doceerde (Collège de France) Augustin Pyrame de Candolle, zoon van protestantse ouders, uit Genève, waar zijn familie uit de Provence zich in de 16e eeuw gevestigd had. Augustin (1778, Genève - 1841, *ibid.*) verbleef van 1796 tot 1807 in Parijs, bereisde de Noordzeekust van Duinkerken tot Texel in 1803 (La Fertilisation des Dunes) en trok door Frankrijk in 1806 om de landbouw in de praktijk te onderzoeken. Hij promoveerde in 1804 in de medicijnen op een dissertatie, getiteld *Sur les Propriétés Médicinales des Plantes*.

Na de colleges van Pierre Vaucher voldeden hem medicijnen en geschiedenis als levensbestemming niet meer en plantkunde werd zijn keuze. Aan zijn vorming als bioloog droegen onder meer Cuvier en Lamarck veel bij. Na de val van Napoléon (de Honderd Dagen) hernam Genève zijn onafhankelijkheid en keerde De Candolle naar zijn geboortestad terug (1816). Hij was in Montpellier hoogleraar geweest en hij had in 1805 aan Lamarcks *Flore Françoyse* meegewerkt. De grondig herziene 3e druk verscheen daarom in Genève. Hij stichtte en ontwikkelde in Genève de vermaarde Botanische Tuin, terwijl zijn huis een wereldcentrum voor (systematische) botanie werd.

Van De Candolle's talrijke werken krijgt hier *Physiologie Végétale* (in 1832 verschenen) enige aandacht. Het is een driedelig boek van meer dan 1500 bladzijden tekst, en wel (1) een Uiteenzetting van de Levenskrachten en -functies van de Planten, (2) een vervolgcursus aansluitend op *Organographie Végétale* (De Grondslag van heel de Plantkunde; 1827), en ten slotte (3) een Inleiding op de Plantengeografie en de Studie van de Nuttige Planten.

Een syllabus van zijn colleges in 1804 werd door De Candolle in 1805 uitgegeven als *Principes de Botanique* (inleiding van de 2e editie van *Flore Françoyse*) en hij schreef over plantengeografie in *Théorie Élémentaire de la Botanique* (1813). *Théorie Élémentaire* vond dadelijk erkenning en bleef een klassiek handboek.

Physiologie Végétale is een goed gestileerd, helder betoog, een degelijk overzicht naar maatstaven van inhoud en rangschikking. De Candolle koos een motto van Montaigne en bracht het in praktijk: 'Het is niet genoeg onze bevindingen op te tellen. Zij moeten afgewogen en geordend worden en zij moeten verteerd en overgehaald worden (*alambiqué*) om de betekenissen en de gevolgtrekkingen die zij meedragen te kunnen oogsten.'

De dierlijke voedingsfysiologie, schreef De Candolle, stemt in grote trekken met die van planten overeen en de verschillen zijn te wijten aan de onbeweeglijkheid van planten. Hij handhaafde die formulering uit 1813 in 1832. De volledige titel van *Physiologie Végé-*

tale wijst op het vitalistische standpunt van De Candolle.

De wortels nemen uitsluitend met de topjes voedsel op; het werd in *Organographie* (I: 261) al genoteerd. Zo'n topje (*extrémité* ou *spongiole*) bestaat uit een fijn celweefsel, kleine cellen dicht opeen, sponsachtig. Als de *spongiole* jong is – en worteltopjes groeien voortdurend – heeft het zo'n hoge graad van wateraantrekkend vermogen als planteweefsel maar hebben kan. Door de *spongioles* – wij zouden deze tegenwoordig benaderend wortelmutsjes noemen – komt het bodemvocht naar binnen en niet door de wortelharen zoals Carradori dacht (*Degli organi assorbenti delle radici delle piante*). De Candolle oordeelde die theorie onvoldoende gesteund. De dagelijkse, voor het planteleven onmisbare bodemvochtabsorptie is een functie van de *spongioles*, een levensuiting (*action vitale*), een gevolg van de krimpelingen van levende cellen (*contractilité vitale*). Weliswaar gaan hier een capillaire werking en een wateropnemende kracht (*force hygroscopique*, tegenwoordig *imbibitie* genoemd) die plantaardig weefsel steeds bezit mee samen.

Het model – centraal de levenskracht, en onmisbaar, fysisch-chemische factoren mechanistisch verklaard daarmee samenwerkend – kenmerkt De Candolle's fysiologische inzichten. De Candolle verwierp een geheel mechanistische verklaring van de levensverschijnselen. Hij constateerde dat degenen die sinds Descartes niets dan fysica en chemie bestudeerd hebben, geneigd zijn mechanistische *causa's* als afdoende te beschouwen en weinig over leven-vragen (*questions vitales*) nadenken.

Welke stoffen de *spongioles* opgelost in het bodemvocht opnemen bepaalt de aard van de oplossing, zoals viscositeit of grootte van de opgeloste deeltjes. Het lijkt of de *spongioles* kiezen, maar de concentraties van de opgenomen oplossingen houden geen verband met de behoeften van de plant. De Saussure 'heeft het keurig aangetoond'. Het geabsorbeerde vocht is een wijziging van het rondom aanwezige bodemvocht ten gevolge van een mechanisme, weefselstructuur in relatie met poriën (Descartes' zeeftheorie) en geen levensproces.

De toegelaten oplossing voegt zich bij het reeds aanwezige vocht. De Candolle wil dit 'lymphe' of 'sève ascendante' of kortweg 'sève' (*plantesap*) noemen.

De *spongioles* stuwen het sap achterwaarts de stam binnen, de bladeren zuigen het aan en laten het overtollige water verdampen. De cellenmantel (*enveloppe cellulaire*) rondom het houtlichaam roept (*appelle*) het opstijgend vocht, dat zich nu door de dwarse mergstralen naar de periferie beweegt, naar het cambium dat vooral in de lente overvol vocht is dank zij de werkzaamheid van levende cellen die door de voorjaarswarmte worden geactiveerd.

De route die het sap volgt ligt, erkent De Candolle, niet geheel vast. In de regel stroomt het door de intercellulaire ruimten (*méats intercellulaires*). In 1711 had Parent geschreven dat het sap door het merg op zou stijgen, want het stengelmerg zet zich in de takken voort. Réneaulme de la Garance, bloembiooloog, beweerde nog in hetzelfde jaar dat integendeel het voedende sap door de schors omhoog beweegt. Let maar eens op oude knotwilgen die als 'stam' niet meer dan schors overhielden en toch groen en fleurig zijn. De Candolle merkte echter op dat die oude wilgestammen toch wel steeds van een houtlaag voorzien zijn. De verklaringen van andere voorgangers over de opstijgende sapstroom achtte hij evenmin toereikend, zoals die van Borelli en van Hales die het verschijnsel toeschreven aan druk uitgeoefend door cellen gevuld met vocht. Het vocht zou door warmte uitzetten; temperatuurverschillen veroorzaken dus de stroom. In warme kassen, schreef De Candolle, is nauwelijks enige schommeling in temperatuur en de sapstroom heeft volop plaats. Capillaire werkingen zijn een betere verklaring maar toch niet geloofwaardig en elektrici-

teit kan de *causa* ook niet zijn. Kortom: de opwaartse sapstroom is een gevolg van levenskracht (la force vitale).

‘Vergelijk hoe langzaam, zwak en geleidelijk water een dode boomstomp infiltrert met de snelheid waarmee het naar de top van een [levende] boom voortbeweegt, en u heeft een maat voor het verschil tussen het effect van mechanistische oorzaken en van de resultaten die levenswerkzaamheid veroorzaakt.’

Warmte kan de stroomsnelheid vergroten, maar licht is een krachtiger agens. Om in de grootst mogelijke staat van prikkelgevoeligheid (excitabilité) te zijn, moeten cellen jong en fris zijn, en dunne, elastische celwandjes hebben. Licht allereerst bepaalt de activiteit van celweefsel dat koolzuurgas ontbindt en de waterige uitwaseming (exhalaison aqueuse) van alle groene plantedelen. De lichtenwerking is meervoudig, zowel op de celwand als op de celinhoud. Warmte is een tweede belangrijke factor. In het voorjaar versnelt en vergroot de sapstroom zich onder invloed van die twee prikkels. Er is een opwaartse en een dalende sapstroom, geen circulatie. Alle planteorganen richten en regelen samen goed gerendend de sabbewegingen.

Phys. Vég. I, p. 447–448: ‘De jaarloten van de bomen nemen pas na de lengtegroei in dikte toe en nadat de bladeren begonnen zijn een zekere hoeveelheid voedend sap te maken. Dit sap daalt weer in het spinhout (aubier) en de bast (liber) af en voorziet daar de vormende cellen (cellules naissantes) aan de buitenzijde van het spint en de binnenzijde van de bast van voedsel. Deze jeugdige cellen bezitten de prikkelgevoeligheid die jonge weefsels eigen is en zij nemen het [bodem]water op dat om ze heen door de intercellulaire gangetjes vloeit, voornamelijk door de mergstralen. Zij zuigen zich met het water vol, en ook met de viskeuze vloeistof (gomme) die de bladeren leveren. Op die manier maken zij de half vloeibare, half gestructureerde materie die cambium genoemd wordt. Geleidelijk winnen de cellen aan stevigheid (se solidifient). Tijdens het verdere verloop van het jaar ontvangen zij zeker nog wel een beetje water en een beetje voedingssap, maar die bouwstoffen zijn minder goed waarneembaar en worden op den duur houtstof (lignine) hetgeen ze nog wat verstevigt. Die zelfde bouwstoffen die door het spint vloeien, veranderen dit in volgroeid hout.’

Lengtegroei van planten heeft plaats op verschillende manieren: continu (worteltoppen), discontinu (stengel en bladvoet) en onregelmatig. Het onderzoek in 1833 dat De Candolle uitvoerde over groeihoeveelheid en -snelheid, met behulp van een eenvoudig groeimertje, is een van de schaarse voorbeelden dat hij een experimentele aanpak zelf ondernam. Gedetailleerde planten解剖ologie was evenmin een van zijn sterkste zijden; dit bleek al uit de hiervoor geciteerde passage die aantoont dat zijn begrip van ‘cambium’ nauwelijks Grews meningen te boven gaat.

De celinhoud kreeg spaarzaam aandacht. Een aardig voorbeeld is zijn beschouwing over de vraag hoe koolstof in groen planteweefsel door ontbinding van koolzuur vrijgekomen en aan de witachtige celwanden toegevoegd, deze toch niet zwart kleurt. Eerst laat hij de meningen van voorgangers de revue passeren. Mustel, landbouwkundige en aardappelspecialist, had in zijn *Traité Théorique . . .* (1781–1784) bedacht dat planteweefsel geel is en groen wordt doordat door de werking van zonlicht flogiston in het weefsel achterblijft en flogiston in wat hogere concentratie blauw is (denk aan de blauw brandende steenkoolgasvlam). Vandaar. Senebier kon na 1783 geen flogiston te hulp roepen en beweerde dat koolstof niet echt zwart is maar diep donker blauw. Zo komt weer groen te voorschijn. Ik laat andere vondsten weg en vermeld dat De Candolle opmerkte dat in che-

mische verbindingen de eigenschappen van de componenten dikwijls veranderen, zodat groene kleuren heel goed kunnen ontstaan door een koolstofverbinding.

De groene kleur van vaatplanten – een groep die door De Candolle als eerste werd onderscheiden – bevindt zich in de cellen. De naam chlorofyl werd door De Candolle niet gebruikt, dat wil zeggen hij paste het woord wel toe voor groenbladerigheid. Bij voorbeeld: ‘parasites feuillées ou chlorophylles’: de groenbladige parasieten (Loranthaceae). De celinhoud kan groen zijn, door een groene kleurstof: ‘la chromule verte’. Van blad-groenkorrels is in *Physiologie Végétale* geen sprake.

Ludolph Christian Treviranus (1779, Bremen – 1864, Bonn) studeerde zoals voor biologen gebruikelijk medicijnen, werd arts, beoefende de plantkunde en volgde Link (VII.24) als hoogleraar in Rostock op (1812). In 1816 kwam hij naar Breslau en in 1830 als opvolger van Nees naar Bonn, waar hij tot zijn dood verbleef.

In 1799 schreef Treviranus een kleine verhandeling over groei, die hij bij de wijnstok had onderzocht. Toen zijn antwoord op de prijsvraag van de Göttinger Akademie (1804) in druk verscheen, getiteld *Vom Inwendigen Bau der Gewächse...* (1806), was Treviranus’ reputatie gevestigd, ofschoon hij geen prijs kreeg. Hij beschreef de intercellulair in parenchym en deelde mee dat de celruimten met vocht – door de cellen ‘uitgezweet’ – gevuld zijn. Het vocht stroomt, ‘want anders zou het nergens toe dienen’. Deze vergissing vond veel gehoor en hield hardnekkig stand. Allerlei verschillende bladeren die in gekleurd vocht werden gezet (zoals het waterige sap van *Hematoxylon*) maakten een opwaartse sapstroom zichtbaar. Dat was overigens al honderd keer sinds Magnol (1709) vertoond. Een nieuwigheid van betekenis van Treviranus’ vondst was, dat de vaten in plantestengels ontstaan uit celreeksen waarvan de tussenwandjes verdwijnen. Bovendien worden de verschillende vaten (spiraal-, stippel-, ladder-, en netvaten) elk afzonderlijk aangelegd en komen daarna tot ontwikkeling; zij vertegenwoordigen geen opeenvolgende fasen van vaatwandvorming.

Cel- en weefselonderzoek hadden Treviranus’ voorkeur. De stroming van de celinhoud (*circolazione del fluido*, Corti, 1774) constateerde hij in 1807 opnieuw, een ontdekking want niemand herinnerde zich Corti. Samenwerkend met zijn broer G.R. Treviranus publiceerde hij over plasmastroming in cellen van *Nitella* en van het waternetje (*Hydrodiction*).

Celvorming was niet opgehelderd en vereiste aandacht. Kurt Sprengels (VII.24) oordeel, dat zetmeelkorrels celbeginsels zijn die in levende planten versmelten en bijdragen tot weefselvorming (1802), werd door Treviranus aanvaard en hij verklaarde in 1806 dat hij korrels in het celvocht had waargenomen, die zich tot blaasjes vergroten en die zich – mocht men geloven – tot nieuwe cellen ontwikkelen. Eencellige algen (‘gewisse Conferven’) en verschijnselen tijdens weefselvormingen bij *Jungermannia* zijn voorbeelden.

Een samenvatting van de plantenfysiologie, theoretische beschouwingen, anatomische en cytologische gegevens verscheen in twee delen (1835 en 1838), dertienhonderd bladzijden druks met de titel *Physiologie der Gewächse*.

Zorgvuldig onderzocht Treviranus de sapkringloop-theorie van Schultz en kwam tot de conclusie dat deze fout was, op optisch bedrog en onvoldoende waarnemingen rustte. De opstijgende sapstroom volgt de houtvaten en overigens is door cel- en vezelcontacten en tussenruimten sabbeweging zijdelings en omlaag een normaal levensverschijnsel. Een sapkringloop vergelijkbaar met die van dieren komt bij planten niet voor.

Treviranus twijfelde aan koolzuurontbinding door groene planten. De koolstof die

door planten wordt vastgehouden en verzameld, is afkomstig uit het bodemvocht, uit humus of humuszuren die de wortels opzuigen. Het was de hypothese die J.H. Hassenfratz (1755–1827) tegen het einde van de 18e eeuw geopperd had (1792). Ingen Housz had Hassenfratz' ongelijk aangetoond, maar Treviranus niet daarvan kunnen overtuigen.

Biologen in Treviranus' dagen zochten, aangevuurd door nieuwe vondsten, naar inzicht van wat nu eigenlijk 'leven' is. Kenmerkend voor leven, had Kant gezegd, is het bijzondere immanente vermogen (inneres Prinzip) om op de ongelijksoortige invloeden van het milieu met een eigen, harmonisch, lichamenlijk tegenspel te antwoorden. Treviranus stemde daarmee in, maar voegde een belangrijk amendement toe: die antwoorden van het levend organisme gehoorzamen niet aan de wetten van de dode natuur. Hij legde uit dat een scheikundige verklaring om levenskracht te begrijpen als nieuwe eigenschappen van materie ten gevolge van nieuwe verbindingen, te kort schiet. De vergissing komt voort uit de theorie dat materie zelf dood en inert zou zijn. Materie kan echter leven herbergen. Ik noteer dat Treviranus met die slotsom tot Aristoteles was teruggekeerd, en zodoende het motief aanbood voor Sachs' welbekende veroordeling van de Physiologie, die 'verouderd was toen hij verscheen.'

De meest oorspronkelijke en zuiverste levende materie is de gelei (Gallerte) die in dieren- en plantenweefsels aanwezig is: een kleurloze, smaakloze, reukloze, structuurloze min of meer vloeibare gelei, die als voedsel onverbeterlijk is. Alle levensuitingen ontluiken aan de Gallerte, die uit bodemvocht plantenvoeding maakt.

Zelfs het kleinste stipje (Punct) daarvan leeft. De levende materie is geneigd bolletjes (Kügelchen) te vormen als reactie op allerlei uitwendige invloeden en ook uit eigen beweging. Zij kunnen in ontelbare hoeveelheden verschijnen in allerlei afgietsels, dierlijk en plantaardig, en dan zelf weer levende organismen vormen (de publikatie dateert uit 1811). Het zijn de Biosphären, Elementarhiere, die ook Stichoiozöen mogen heten. Planten zijn eigenlijk talloze microwezentjes, elk met een omhulsel, samengepakt en gearrangeerd. Treviranus erkende die opvatting over de opbouw van (plantaardige) organismen als aannemelijk te beschouwen.

Voor de Biosphären-theorie verwees hij naar Mayer. Hij kan Johann Mayer (van Praag; 1754–1807) bedoeld hebben, die in 1775 een rede hield over het ontstaan van planten en dieren (in 1793 opnieuw door Usteri uitgegeven in de reeks *Delectus opusculorum*). De term Biosphäre gebruikte A.F.T. Mayer in 1837 voor het eerst. In de 20e eeuw kreeg Biosphäre een geheel andere (ecologische) betekenis.

De Biosphären-theorie is verwant aan de *panspermie*-vermoedens van de Naturphilosophen die Treviranus beïnvloed hebben, en dit gegeven steunt de conclusie – die ik tegen andere meningen verdedig – dat hij niet als volgeling van Lamarck en ook niet als voorloper van Darwin mag gelden. Afstammingsgedachten waren hem vreemd, maar Haeckel benutte Treviranus' Gallerte-bespiegeling voor zijn diepzeefantasia (XII.45).

Treviranus' heeft nog enkele conclusies getrokken die het vermelden waard zijn. Bladgroen komt zowel in korrels als in de Gallerte (als groene kleurstof) voor. Wortelknolletjes komen bij Vlinderbloemigen algemeen voor en *Nepenthes*-bekers vullen zich door klierafscheidingen vóór zij opengaan. Hij droeg waardevolle gegevens bij tot de bestuivings- en bevruchtingsbiologie en plantenembryologie. Treviranus was een veelzijdig onderzoeker en zijn Physiologie bleef ondanks tekorten een boeiend leerboek, terwijl zijn cytologische werk een belangrijke rol speelde in de vroege fasen van de weefsel- en de celleer. In 1855 gaf zijn *Die Anwendung des Holzschnittes zu Bildlichen Darstellung von Pflanzen* een bibliografisch en historisch-botanisch overzicht van geïllustreerde publikaties sinds de

ontwikkeling van de boekdrukkunst, dat een nog altijd geraadpleegde bron van goede informatie bleef.

F.J.F. Meyen (1804, Tilsit (O. Pruisen) – 1840, Berlijn) studeerde farmacie en medicijnen; in 1826 promoveerde hij in Berlijn, maar zijn voorkeur ging uit naar de botanie. Al in 1830 publiceerde hij een plantenanatomie, de Phytotomie. Op aanbeveling van Humboldt werd hij als scheepsarts toegevoegd aan de Pruisische Prinzess Louise-expeditie. Tussen 1830 en 1832 zeilde hij de wereld rond en verzamelde meer dan 2000 planten in onder meer Peru, Bolivia en de Filippijnen. Bewerkt door verschillende onderzoekers leverden zij het materiaal voor *Observationes Botanicae*, verschenen na Meyens dood (1843). Meyens *Reise um die Erde* (2 delen, 1834–1835) werd nog gevolgd door een studie over plantengeografie (*Grundrisz der Pflanzengeographie*, 1836). Na een korte praktijk als arts kreeg Meyen een leerstoel in Berlijn, waar hij reeds in 1840 overleed. Zijn *Neues System der Pflanzen-Physiologie* was maar juist verschenen.

Zo nu en dan schijnt Meyens werk wat gehaast. Hij heeft zich de tijd niet gegund om de verbazend grote hoeveelheid tekst die hij schreef grondig te overwegen; het is nauwelijks te begrijpen hoe hij, zo jong gestorven, zulke omvangrijke werken kon voltooien. Een jaar na zijn dood verscheen nog *Pflanzenpathologie*, waarin hij als eerste parasieten aanwees als veroorzakers van graanziekten. In waardcellen dringen Entophyten binnen en veroorzaken 'brand'. De valse meeldauw van de eik heeft een dergelijke oorzaak. Ook al zijn deze Entophyten nog zo klein, toch moeten ze systematisch geïdentificeerd worden. Graanroest daarentegen is een ontaarding en vervorming van cellen; aldus Meyen.

Phytotomie is een met eigen tekeningen fraai geïllustreerde plantenanatomie. De microscopen die Meyen gebruikte lieten een vergroting toe tussen 200 en 500 maal en zij overtuigden hem dat planten geheel uit cellen bestaan.

Een dekglas op preparaten achtte Meyen ongewenst. Hij sneed met de hand zo dun mogelijke schijfjes en bestudeerde die in water ondergedompeld, zonlicht als lichtbron. Zijn *Neues System* (3 delen, 1837–1839) is een voortzetting en verbeterde uitwerking van Phytotomie, opgedragen aan zijn leermeester Link (VII.24).

Cellen zijn 'wesentliche Elementorganismen', van Lagere planten in weinig gedifferentieerde groepen en van Hogere planten, karakteristiek, gerangschikt in goed onderscheiden weefsels.

Onregelmatige weefsels komen voor bij korstmossen, algen en zwammen. Regelmatige bij de overige planten, in vier verschillende groepen:

- Merenchym (sferische of ellipsoïde cellen, ten dele onderling in contact; 4 varianten),
- Parenchym (horizontaal of verticaal gesitueerde celgroepen, onderling breed in contact; 5 + 3 varianten),
- Prosenchym (lange reeksen gerekte cellen) en
- Pleurenchym (vezelvormige cellen, verdikte celwanden).

Een vijfde bijzondere groep zijn de spiraalvaten, cellen met een verdikte spiralende lijst in de wand. De intercellulaire zijn met lucht gevuld en niet met vocht.

De celinhoud had Meyens voortdurende aandacht. Hij onderzocht bij talrijke planten de stroming en circulatie van de celinhoud, de aanwezigheid van kristallen en allerlei concreties, zoals *Amylum-Kügelchen* (zetmeelkorrels) en bladgroen.

Bladgroen was gekleurd kleverig vocht (*glutinosum viride*), zo wilden het de traditie en de Zweed G. Wahlenberg (1780–1851), hoogleraar te Uppsala. Mohl (VIII.32) dacht dat bladgroen zetmeelkorrels met een groen beslag kon zijn (1837) en bewees door een

onderzoek van een reeks algen (o.a. *Ulothrix*, *Spirogyra*, *Mougeotia*) dat bladgroen niet alleen korrelig is maar ook in allerlei andere vormen voorkomt. Bladgroenkorrels zijn uit drie stoffen samengesteld, zei Mohl, en één daarvan is zetmeel.

In dat zelfde jaar 1837 sprak Meyen van groene Zellsaft-Kügelchen. Aanvankelijk had hij gedacht dat het blaasjes waren (Bläschen) met een groen beslagen binnenwand, maar nu weet hij beter. Het zijn korrels, groen in planten die in de zon staan en kleurloos in 'bleichsüchtigen' planten die in donker groeien. De waarneming was een aanzet voor de plastiden-studie in plantecellen. Meyens mededeling verhinderde intussen niet dat Naegeli nog in 1846 chlorofylkorrels als blaasjes met een kleurloze buitenlaag en een groene inhoud beschouwde (zoals Mirbel beschreven had, de spherioles).

Van de functie van de celkern had Meyen natuurlijk nog geen begrip. Hij bekeek de kern van veel cellen van veel verschillende planten met zijn microscoop, probeerde hem te kleuren, constateerde zijn veranderlijke posities, maar wist geen bevredigende verklaring voor de aanwezigheid van dat wat een klontje verdikt celslijm schijnt te zijn. Misschien, zo dacht Meyen, is het een vorm van reservevoedsel. In de voedzame knol van kiemende orchideeën heeft elke cel een grote kern. Hoe dan ook, met bladgroenkorrels heeft de kern niets te maken.

Door hofstippels staan cellen dikwijls met elkaar in verbinding en Malpighi had ze gezien maar niet begrepen. Meyen in 1830 evenmin: hij beschouwde ze als wratten (Malpighi noemde ze *subrotundi tumores*). In 1838 had Meyen na herhaalde en zorgvuldige waarnemingen een veel verbeterde kennis van hun bouw. Zij hebben een toegang of doorgang, een porie. Van Leeuwenhoek had al in 1692 een 'licht vlekje' op elke stipfel gezien.

Van de vezels die Grew (p. 299) als universeel bouw materiaal van plantenlichamen had beschreven en afgebeeld, kon Meyen niets terugvinden. Niettemin constateerde hij wel dat de celwanden uit uiterst fijne spiraalvezeltjes zijn samengesteld, vezeltjes die gewoonlijk gedeeltelijk en soms geheel versmolten en onherkenbaar geworden zijn.

Op dit stuk had de aloude plant/dier-overeenstemmingtheorie nog vat op Meyens waarnemingsvermogen en die leer bracht hem nog veel verder op een dwaalspoor toen hij de theorie van Schultz-Schultzenstein over melksapcirculatie in planten onderschreef. Melksap, zei Meyen, is Lebenssaft en dit beweegt zoals het bloed in dieren (in Analogie).

Huidmondjes zijn klieren. Grew had dit bekend gemaakt en Link twijfelde. Link bedacht daarom de naam 'stomata' voor die eigenaardige dekweefselcelgroepjes, mondjes, meer niet. Hij volhardde echter niet bij zijn besluit en naderhand sprak hij toch weer van Hautdrüsen. Meyen stemde volmondig daarmee in, terwijl hij zijn bewering dat de cellen géén opening zouden omsluiten (1830) in 1837 verbeterde. Er is wel degelijk een porie en de Hautdrüsen geven waterdamp af (misschien ook wel hars) en de porie opent en sluit zich in overeenstemming met de luchtvochtigheid.

De koolstofvoeding van een plant wordt hoofdzakelijk aan het bodemvocht onttrokken (humus-theorie); Ingen Housz' bevindingen hadden geen grote indruk op Meyen gemaakt. In 1827 schreef hij het verschijnen van de groene algen in door de zon belicht water (Priestleysche Materie) toe aan *generatio spontanea*, maar dat had hij ook beter kunnen weten. Zijn eerste foute beschrijving van chlorofylkorrels (1830) kwam voort, bevooroorloofd, door zijn getob met Priestleys algengroeivertellingen.

De plantengeografie dankt aan Meyen een degelijk en goed geschreven boek (1836), waarin een beeld van het plantenkleed der aarde naar de trant van Humboldt wordt geschetst en de invloed van klimaat en de bodem op de fysiognomie van de vegetatie wordt toegelicht.

In sommige historische overzichten van de biologie (Jessen, Möbius, Mägdefrau) kreeg Meyen de plaats die hem toekomt, in andere komt zijn naam nauwelijks voor (Jahn c.s., Radl), en dikwijls in het geheel niet (Guyénot, Rostand, Nordenskiöld). Ik weet niet waarom de waardering voor deze goede auteur, een verdienstelijke onderzoeker die de anatomisch-fysiologische plantkunde op verscheidende punten vooruitbracht, zo sterk verschilt.

Zijn onderwerpen besprak Meyen aan de hand van een historische inleiding waarmee hij de vraagstelling onderbouwde om daarna met hulp van eigen bevindingen, na bijval en bezwaar, tot een overdachte slotsom te komen. Hij voerde uit wat hij beloofde: 'Mijn beschouwingen steunen op eigen waarnemingen en controles, want steeds probeerde ik, als het maar enigszins doenlijk was, mij van de juistheid der opvattingen van mijn voorgangers te vergewissen.'

In onze tijd bleef Schleidens naam vooral aan de celtheorie verbonden (VII.34), maar omstreeks het midden van de 19e eeuw was Schleiden een van de leiders voor de hele plantkunde. Hij was een Hamburgse dokterszoon die in Heidelberg rechten ging studeren, in 1826 zijn doctorstitel behaalde en in Hamburg een advocatenpraktijk begon. Hij was een onevenwichtige, onbeheerste flapuit en moest dus als raadsman mislukken. Sturm und Drang brachten hem tot een zelfmoordpoging. In Göttingen wijdde Schleiden zich aan de geneeskunde en werd botanicus; hij zette bij zijn oom die hoogleraar was in Berlijn (J. Horkel) zijn studie voort. Hier werd hij aangemoedigd door A. von Humboldt en Robert Brown, die hij in Berlijn ontmoette. In 1838 vestigde Schleiden zich in Jena waar hij hoogleraar voor plantkunde werd en de plantenfysiologie daar invoerde, hetgeen tot de stichting van een Physiologisches Institut leidde (1845). Schleiden wijdde zich vanaf 1848 meer en meer aan de politiek, maar dit belette niet dat hij in 1848 zijn colleges in boekvorm uitgaf. Die Pflanze und ihr Leben behoeft zes herdrukken. Hij schreef in 1850 een inleiding voor een lokale flora, een van de vroegste verhandelingen over plantencologie die een der beste bleef. Nadat hij zijn ambt in 1862 had neergelegd, werd hij als antropoloog hoogleraar in Dorpat en bracht na zijn vertrek – hij bleef nog geen jaar – acht jaar in Dresden door. Daar schreef hij achtereenvolgens *Das Meer*, *Die Rose* en *Das Salz*. Na nog in Darmstadt en Wiesbaden gewoond te hebben, stierf hij (in Frankfort, in 1881).

Voor de loop van de biologie was Schleidens *Grundzüge der Wissenschaftliche Botanik* (1842–1843) van groot belang. Hij viel aan op twee fronten: op de zogenaamde speculatieve Naturphilosophie die niets dan zweefmolenpraat van Schelling is, en op de kinderachtige empirie die de plantkunde beheerst. Botanici, vernamen Schleidens talrijke toehoorders en lezers, zijn geen bloemenplukkers die niets beters weten te doen dan planten drogen en dat hooi op naam brengen. Het is tijd de kleuterkunstjes van de *scientia amabilis* achter zich te laten ter wille van de 'mannelijke ernst van de inductieve wetenschap'.

Fundamenteel is de ontwikkeling van de planten die elke plantkundige theorie moet toetsen en schragen. Alle hypothesen en gevolgtrekkingen die niet bedoeld zijn als bijdrage tot een verklaring van alle plantaardige levensuitingen als resultaat van de activiteit van cellen zijn verwerpelijk.

Zijn leidraad paste Schleiden onder meer toe door fraai onderzoek over plantenembryologie en zaadvorming. Zo onderscheidde hij in 1838 aan de hand van het zaad van vlinderbloemigen (*Lupinus*), perisperm en endosperm, samen albumen genoemd. Hij toonde aan dat de zaadhuid het buitenste integument van de zaadknop vertegenwoordigt.

Bezwaren tegen Scheidens werk werden rijkelijk geopperd: hij liet te veel vragen zonder

antwoord, te veel beweringen bleken onhoudbaar, maar het kon niet voorkomen dat zijn werk een krachtige impuls werd om de extravagancies van de Naturphilosophie terug te dringen.

26. Zoölogische anatomie in Engeland en Schotland (18e eeuw)

De planten-anatomie begon met waarnemingen van cellen en weefsels, richtte zich door fysiologische belangstelling gedreven, op organen en ten slotte kreeg de samenhang der organen, de plant als een geheel, voorrang. Voor vorderingen was de planten-anatomie afhankelijk van technische vooruitgang. De oud-Griekse en Middeleeuwse globale waarnemingen van het inwendige van planten werden een verouderde vorm van anatomie.

De dieranatomie echter had al eeuwen voor de planten-anatomie begon (in de 17e eeuw) veel belangrijke resultaten behaald zonder dat verfijnde hulpmiddelen (microscoop) beschikbaar waren. Zoölogisch anatomisch onderzoek begon met het hele organisme en volgde de tegengestelde weg van de planten-anatomie. Omstreeks het midden van de 19e eeuw ontmoetten de twee disciplines elkaar in de celtheorie (VII.35).

Specialismen die van oudsher binnen dieranatomie herkenbaar zijn tekenen zich in de 18e eeuw duidelijker af. De vormbeschrijvende anatomie werd in de 16e eeuw al nader ontwikkeld door toevoeging van maten en gewichten. De vergelijkende anatomie legde zich daarna meer en meer toe op het onderzoek van verschillende diergroepen. Systeem-anatomie hield zich met een orgaanstelsel bezig, zoals ademhalingsorganen, hersenen enz.

Anatomie en morfologie zijn nauw verbonden. Ook wordt vergelijkende anatomie horizontaal (gericht op thans, dus gelijktijdig, levende dieren) en sinds de tweede helft van de 19e eeuw verticaal (uitgestorven dieren, fylogenetisch) beoefend.

De zoölogische anatomie (zoötomie), die altijd een hoofdrol gespeeld had in de ontwikkeling van de biologie, moest in de 18e eeuw het leiderschap delen. Anatomie en fysiologie begonnen een symbiose. Nieuwe biologische disciplines ontplooiden zich. Meer en meer voegde de anatomie zich als een deelgenoot te midden van andere velden van onderzoek en overweging in een meervoudige biologie, als een van de pijlers waarop biologische theorieën of conclusies zich konden beroepen.

Aan de gegevens vermeld in V.25 voor de 17e eeuw, voeg ik ter completering nog toe dat Samuel Collins (1618, Rotherfield – 1710, Londen) in 1685 een *Systeme of Anatomy* publiceerde, twee boekdelen, nuttig omdat zij een compilatie zijn van de beschikbare anatomische kennis toentertijd. William Cowper (1666, Alresford (Hampshire) – 1710, Londen) schreef *Myotomia Reformatior* (1694) en legde nadruk op zijn voorkeur voor de anatomie van de mens. Als bewijs daarvan vertaalde hij Bidloo's anatomie-atlas in het Engels en gaf hem uit onder zijn eigen naam (p. 310). Al ontbrak het hem aan schroom bij de omgang met de werkresultaten van anderen, aan talent ontbrak het Cowper niet. Hij ontdekte in het ♂ geslachtsapparaat de Cowperse klieren, die met Bartholinse klieren van het ♀ gelijkgesteld mogen worden.

Het skelet, steeds een geliefd onderwerp want het is stevig en duurzaam van nature, goed hanteerbaar, behield zijn aantrekkingskracht. Dokter Patrick Blair (1666–1728), die ook als botanicus werkzaam was en als actief onderzoeker de ov(ul)isten steunde, ontleedde in 1710 een wijfjesolifant uit de dierentuin van Dundee. In 1713 verscheen zijn *Osteographia Elephantina*, een beschrijving van het geraamte begeleid door uitvoerige literatuuropgaven.

De skeletten van een groot aantal verschillende dieren kregen aandacht van William Cheselden (1688, Somerby (Leicestershire) – 1752, Bath) in zijn *Osteographia* van 1723. Cheselden was een uitzonderlijk bekwame chirurg, die in het Westen voor het eerst door een oogoperatie een blind geborene zien mogelijk maakte. Talrijke studenten volgden zijn inspirerende onderwijs, waaronder R. Whytt, die in Engeland de neurologie op het hoge niveau van Thomas Willis (V.25) voortzette. Zijn discussie met Haller wordt aangestipt in VII.4.

Een bewonderaar van Newton, W. Stukeley (1687–1765), een in Londen praktizerende arts, ontleedde op zijn beurt een olifant en zijn verslag bevat de lyrische ontboezeming, die Cole citeerde: 'Vergelijkende anatomie is de beeldspraak der Natuur, een verheven prediking waarmee Zij Haar bedoelingen kenbaar maakt door bekoorlijke variaties en met een overvloed van schone invallen, zodat ons een mateloze verrukking bevangt'. Ik geef het citaat hier een plaats omdat het aantoonst hoe de fysicotheologen in die zelfde periode (XI.29) weerklank vonden bij biologen die hun inspiratie aan fysisch leven ontleenden en daarom de Natuur zelf als doelwit voor lofprijzing kozen.

Op aanbeveling van Cheselden werd Alexander Monro (1697, Londen – 1767, Edinburgh) na een studiereis in Frankrijk (1718) en Nederland (1719, Leiden, bij A. Pitcairn) hoogleraar in Edinburgh. Hij vervulde zijn professoraat gedurende 21 jaar en drukte zijn stempel op de Britse anatomie door de verschijning van *The Anatomy of the Humane Bones* (1726). Het boek is niet geïllustreerd, want bij Cheselden waren skeletafbeeldingen in voorbereiding. Beter toegerust waren Monro's verhandelingen over zenuwen, hart en het chylus-stelsel, waarna 19 herdrukken zijn grote naam als anatoom bevestigden. In 1725 werd voor hem in Edinburgh een *theatrum anatomicum* gebouwd, zodat hij daarbinnen veilig tegen roofovervallen zou kunnen onderzoeken en doceren. Monro verdiepte zich onder meer in de geschiedenis van de anatomie. Als voorbeeld van zijn talrijke publicaties noem ik nog *Essay on Comparative Anatomy* (1744).

William Hunter (1718, Long Calderwood (Glasgow) – 1783, Londen) was de zevende in de reeks van tien kinderen die een doodarm Schots boeregezin rijk was. Hij studeerde een jaar bij Alexander Monro (1739) en ging daarna naar Londen. Hunter commercialiseerde daar met groot succes zijn medische kennis. In zijn wervingsadvertentie van 1746 verzekerde hij zijn toekomstige betalende cursisten dat hij anatomie zal onderwijzen 'op dezelfde wijze als te Parijs geschiedt' en mogelijk was het deze aanbeveling die ervoor zorgde dat een groot en gretig gehoor zijn lessen volgde. Tot 1760 zette hij zijn lessen (in Covent Garden) voort. Ze werden hoog gewaardeerd en verschafte hem een ruim inkomen. Na Covent Garden bleef hij in Londen lessen geven tot zijn dood.

De opvallend goede preparaten, o.a. door de injectie-methode, die hij ter demonstratie maakte, leverden het bewijs dat hij een bekwaam bioloog was. Hij reisde in 1748 naar Albinus in Leiden om verbeteringen in de prepareertechniek te bespreken en hij heeft daar zeker Albinus' kolossale werk (VII.29) gezien en bewonderd. Ik wil geloven dat Hunter de publiciteitswaarde van Albinus' boek begreep, zodat het aanleiding werd voor William Hunters plaatwerk *Gravid Uterus*. Dit zijn 34 gravures die Jan van Rymsdyck – tekenaar voor vele anatomische publicaties – vervaardigde (1751) en die in 1774 van de pers kwamen, een even gigantisch boek als dat van Albinus. Overigens was William Hunter sinds 1762 auteur en uitgever van *Medical Commentaries*, die meer profitabel voor de producent waren dan voor de biologie.

Intussen was de zoon van Alexander Monro, Alexander de Tweede (1733, Edinburgh – 1817, Edinburgh) arts geworden. Nadat hij zijn vader in Edinburgh jarenlang geas-

sisteerd had, nam hij zijn professoraat over. Hij werkte korte tijd bij William Hunter, daarna in Parijs, en raakte al spoedig in conflict met de Hunters over de bouw en de functie van het lymfestelsel (*De Venis Lymphaticis Valvulosi*; 1757). Zoals gebruikelijk bestreden de kemphanen elkaar met uitvoerige verhandelingen waarmee beide partijen zich verwoed inspanden om ten eigen behoeve prioriteit van vondsten en meningen inzake lymf functie en transport te bewijzen. Weliswaar voer de biologie er wel bij, want men zocht, overdacht en bekritiseerde vol animo, maar in dit geval hadden rechtzoekenden er beter aan gedaan de literatuur te bestuderen, omdat zij dan ontdekt zouden hebben dat Ruysch en Friedrich Hoffmann al heel lang tevoren gevonden hadden wat zij zo graag voor zichzelf wilden reserveren.

In 1758 maakte Monro nogmaals een korte studiereis naar het vasteland om in Leiden Albinus en in Amsterdam Camper te bezoeken. Na zijn terugkeer kon hij verzekeren dat de Van Leeuwenhoekse *animalcula* voor de voortplanting niet meer betekenis hadden dan de azijnaaltjes voor de aanwezigheid van zuur in azijn.

Dit alles neemt niet weg dat Alexander de Tweede een begaafde, leiding gevende anatoom was die zorgvuldig onderzoek deed, vergelijkend anatomisch, over vissen en de mens (1785). Aan zijn onderzoek over hersenbouw herinnert het *Foramen Monroi*, de verbindende passages tussen de middenholte in de voorste hersenen en de zijventrikels (1783).

De jongste uit het gezin Hunter, John (1728, Long Calderwood – 1793, Londen), was tevens de meest inventieve. Hij heeft als bioloog meer van blijvende betekenis bijgedragen dan zijn oudere broer William, met wie hij in Londen 11 jaar samenwerkte (na 1748). John had een vleugje onderwijs in Schotland ondergaan – hij slaagde nooit in het vermijden van taalfouten – en hij studeerde op verzoek van zijn broer (die meermalen biologisch onderzoek financieel steunde) later nog enige tijd bij Cheselden. In Covent Garden bestudeerden de Hunters vooral het lymfestelsel en het skelet. John begon als assistent tijdens de ontleedcursussen van William en nam deze na enige tijd geheel voor zijn rekening. Hij had meer talent als onderzoeker dan William. Goed anatomisch onderzoek van het gehoororgaan van vissen vulde hij aan met de ontleding van een ‘grampus’ (een tandwalvis) die in de monding van de Thames gevangen werd (1759).

In 1761 zeilde John uit op de Britse oorlogsvloot om als chirurgijn behulpzaam te zijn bij de gevolgen van de Zevenjarige Oorlog tussen Engeland en Frankrijk. Zijn anatomische kennis groeide en hij verzuimde de kans niet om tijdens een tijdelijk verblijf op Belle Isle (voor de Franse kust) en daarna in Portugal planten en dieren te verzamelen.

Hij onderzocht de anatomie van de hergroei van hagedissestaarten en ontleedde, toen hij terug in Londen was, *Siren lacertina*, de Noord Amerikaanse Kieuwsalamander. Talrijke anatomische en medische publikaties staan op zijn naam. Zijn studies over tandgroei en -ziekten maakten hem tot een pionier in de tandheelkunde.

Hij hield op zijn erf in Earl's Court (Londen) een kleine dierentuin, waar hij zoogdieren, vogels en vissen observeerde en vond nog tijd voor een artspraktijk met grote reputatie. Meer dan 20 jaar was hij aan het St. George's Hospital verbonden.

John Hunter, die als docent faalde, streefde naar een aanschouwelijke voorstelling van de anatomie verbonden met de ‘fysiologie’ van het hele dierenrijk. De reeks van levende wezens, geleidelijk opklimmend van weinig naar hoog gedifferentieerd (X.15), moest in het museum te zien zijn. Bij zijn rangschikking werd zelfs de embryologie betrokken en Hunter gaf daarbij blijk van inzichten die min of meer als voorlopers van Von Baers recapitulatie-theorie zouden kunnen gelden. Gedachten over afstamming met veranderingen, zoals die in de 19e eeuw tot uiting zouden komen, waren Hunter echter vreemd. Zijn

ideaal was van elke diersoort het organisme als geheel en verder elk orgaan afzonderlijk te onderzoeken, gecorreleerd met leeftijd en sekse: de complete anatomie.

De museumopstelling die hij in 1763 ontwierp was een vernieuwing. Hunter gaf te kennen dat een museum bedoeld om de bezoeker te verbazen, te kort schiet, en ook het bijebrengen en conserveren van materiaal is onvoldoende reden om een museum te hebben. Een museum moet onderwijzen, moet voor de biologie de koppeling van anatomie en fysiologie aan iedereen duidelijk maken. Hij opende in 1783 zijn beroemde museum in Leicester Square, dat in 1799 door de Staat werd opgekocht (ca. 14 000 exemplaren) en dat gedeeltelijk tot heden behouden bleef.

Sommige van Hunters denkbeelden zijn in onze tijd gemeengoed geworden. Desondanks was Hunter geen ziener die zijn tijd vooruit was. Nog in 1780 schreef hij, traditiegetrouw, dat 'de mens een voorbeeld en standaard voor alle anatomie is', en de bouw van dieren niets anders dan variaties van de bouw van de mens.

'Als ik de mens (tweevoeter) met een viervoeter vergeleek . . . ontkwam ik nooit aan de indruk twee verschillende machines van dezelfde aard voor ogen te hebben, de ene door een kunstenaar vervaardigd en de andere niet meer dan een nabootsing, door een beginneling gemaakt'.

Een jaar na zijn dood verscheen *Treatise on the Blood* (1794), een verhandeling die al tijdens zijn leven tot een breuk met zijn broer had geleid vanwege meningsverschil over de ware betekenis van de bloedtoevoer naar de placenta. John was vitalist en William had onoverkomelijke bezwaren tegen zo'n opvatting.

Veel geschriften van John Hunter bleven ongepubliceerd en enige gingen verloren, verbrand, na Johns dood, door zijn zwager, Sir Everard Home. Deze kon daarna de verdenking niet meer ontzenuwen, dat hij ze ten eigen behoeve had leeggeroofd en daarna verbrand om bewijs van plagiaat onmogelijk te maken (Home, *Essays and Observations in Natural History*; 1861). Een gedenkplaat in Westminster Abbey omschrijft John Hunter als een Begaafde Vertolker van de Goddelijke Macht en Wijsheid die in de natuurwetten werkzaam zijn.

27. Zoölogische anatomie in Frankrijk (17e en 18e eeuw)

Zeventiende-eeuws onderzoek dat gedrukt verdiende te worden, verscheen in Frankrijk niet zelden met tientallen jaren van vertraging. In de *Mémoires* van de Académie publiceerde Père Tachard anatomisch werk dat door jezuitenpaters omstreeks 1688 in Siam was verricht. Tachard zelf ontdeed hagedissen van de grote hersenen en constateerde dat de dieren daarna nog een tijd lang voortleefden, liepen en zelfs paarden. Hersenen waren kennelijk niet het levenscentrum en ook niet het prikkelgevoelige orgaan waarvoor zij werden gehouden.

Père Gouye, die in Siam de krokodillen in natura in het oog hield, liet ze nog altijd, Aristoteles getrouw, de bovenkaak omhoog bewegen. Duverneys correctie van de fout verscheen veertig jaar later, in 1734, samen met zijn beschrijving van de gepaarde muskusklief in de krokodilleonderkaak, die overigens buiten zijn weten al in 1625 ontdekt was. In 1680 en 1686 konden Duverney en Perrault aantonen dat Blasius terecht betoogd had dat de vogelstem tot stand komt in de lagere larynx (syrinx) en niet in de voorste of echte larynx zoals bij andere gewervelde dieren. Onderzoek in 1674 en 1681 had dit aan het licht gebracht. Zij onderzochten levende eenden en hanen. Perrault kan, door de kop en de

voorstel larynx op de goede plek af te snijden en daarna op de buik te drukken, de vogels laten kwaken en kraaien alsof zij nog in het bezit van de voorste larynx waren. Geluid komt uit de syrinx. De vondst wordt pas in 1733 gepubliceerd.

Uit Noord-Amerika stuurde M. Sarrasin anatomische bijdragen aan de Académie in Parijs, waar de anatomie zo druk beoefend werd als nergens anders. De Mémoires van 1732-1734 bevatten anatomische studies over 25 zoogdieren, 17 vogels, 5 reptielen en 1 vis. Een overzicht werd noodzakelijk en M.B. Valentini compileerde de literatuur in 1720 en in 1742 (*Amphitheatrum Zootomicum*).

Onze vergelijkende anatomie, zo verklaarde Daubenton in 1753 (in Buffon, Hist. nat. IV), is niet vergelijkend. Gebruikelijk zijn systematische en monografische studies gedaan bij één dier of althans binnen één diergroep, overeenkomstige organen vergeleken van soortgelijke dieren. Beter is het, verzekerde Daubenton, als men naar wetmatigheden of algemene principes zou zoeken door overeenkomstige organen bij verschillende diergroepen te bestuderen, want dat leidt tot ordening en correlatie in wijder verband.

Vergelijkend onderzoek zoals Daubenton bepleitte was overigens al door Aristoteles ondernomen en, nog niet zo lang geleden, in de 16e eeuw uitstekend verricht (Belon V.14; Coiter, p. 265). Daubenton had zich echter tot taak gesteld Buffons zoogdierartikels in diens Histoire Naturelle van anatomische gegevens te voorzien en zijn verzuchting is dan ook allereerst een werkplan, zij het dat in de recente (Franse) literatuur inderdaad uitvoerige anatomische studies over één dier veelvuldig verschenen en die mededelingen geïsoleerd bleven. Het vergelijkend onderzoek dat Daubenton voor ogen stond verschaftte de Histoire Naturelle, waar hij volgens het titelblad mederedacteur van zou zijn, ongeveer 200 zeer goede bijdragen (1749-1767, deel 1-15), geslaagd omdat zij doel en methode van de auteur belichaamden.

Nieuw was Daubentons werk, omdat het afweek van het in de 18e eeuw algemeen gevolgde beleid en nieuw ook door de vorm. Zijn anatomische beschrijvingen zijn streng uniform geleed: skelet, voornaamste organen, hersenen, genitalia en ten slotte embryo. De maten van de organen en samenstellende delen worden vermeld en dezelfde termen voor overeenkomstige eigenschappen zorgvuldig gehandhaafd. De beschrijvingen kunnen onderling gemakkelijk vergeleken (en beoordeeld) worden. Cuvier, die van Daubentons artikels ruim profijt had, prees hem omdat hij de eerste zou zijn die anatomie en natuurlijke historie tot één geheel had weten samen te voegen. Die loftuiting was historisch wel niet gewettigd, maar billijker dan Buffons houding die voor Daubenton niet meer beschikbaar had dan de aanduiding 'mon digne collègue'.

Beiden waren in Montbard (Doubs) geboren en Buffon, tien jaar ouder, nodigde Daubenton uit naar Parijs te komen (1742), nadat hij in 1741 in Reims zijn medische studies had voltooid.

L.M.J. Daubenton (1716-1799, Parijs) studeerde theologie aan de Sorbonne en besteedde intussen zijn tijd grotendeels aan de biologie. In 1743 bood hij de Académie een verhandeling aan om inktvissen te klassificeren, hetgeen hem het volgende jaar een lidmaatschap opleverde en tegelijkertijd een benoeming als adjunct-plantkundige aan de Jardin du Roi. Hij begon de biologische collecties die in de koninklijke plantentuin bewaard werden, een chaos, te ordenen. In 1745 deed hij als 'garde et démonstrateur' goed werk van blijvend nut, door zijn zorg voor Tourneforts nagelaten herbarium (VII.27). In 1760 maakte de Académie hem 'pensionnaire anatomiste'.

Hij was bescheiden, voorzichtig, graag gezien onder collega's en hij vermeed zorgvul-

dig de politiek. Naast zijn werk voor de Histoire Naturelle (en artikels over botanie en zoölogie in de Encyclopédie) hield Daubenton zich met voorliefde bezig met de schape-teelt. Schapekweekproeven (o.a. in Montbard, 1767) en een ontdekkingsreis in Spanje leidden tot verbeterde rassen (klimaatbestendig, merino-wol). Deze praktische resultaten droegen bij tot zijn veiligheid. In 1793, toen de guillotine steeds vlijtiger gebezigd werd, kreeg Daubenton zijn certificaat van goed burgerschap. Zijn beroep werd vermeld als 'schaapherder', hetgeen zijn professoraat (sinds 1778) aan het Collège Royal deed vergeten. De schaapherder werd in hetzelfde jaar de eerste directeur van het zojuist gestichte Muséum d'Histoire Naturelle en bovendien benoemd als hoogleraar in de mineralogie (Daubenton had goed mineralogisch werk gepubliceerd.) Zijn maatschappelijke carrière eindigde in 1795, toen hij membre résident voor anatomie en zoölogie van het Institut National werd.

Het werk van Daubenton ontving vooral in Europa warme bijval en kwam nauwelijks in omloop. Buffon beheerste de biologie in Frankrijk en overheerste zijn medewerkers. Daubenton werkte met hem samen. Als de microscoop gehanteerd moest worden en Buffon dat instrument niet ontlopen kon was Daubenton aanwezig en behulpzaam. Welbekend is de samenkomst om de Van Leeuwenhoekse *animalcules*, die eenstemmig tot dode kluitjes werden verklaard, vol vooringenomenheid te bezien.

Over 'systèmes', een onderwerp dat in de 18e eeuw onder biologen dikwijls aan de orde kwam, dacht Daubenton niet anders dan zijn chef. Natuuronderzoekers moeten de planten en de dieren tot in alle bijzonderheden beschrijven, betoogde Daubenton, in- en uitwendig, en niet allerlei kenmerken hanteren om een min of meer kunstmatige rangschikking te ontwerpen. Zulke systemen remmen de voortschrijdende kennis van de levende natuur, en dat nog wel nu meer geleerden en leken dan ooit zich met deze studie bezighouden. Men kan, verklaarde Daubenton die groeiende belangstelling afleiden uit het snel toenemende aantal collecties (kabinetten) van geconserveerde dieren. De beste manier om andere landen en volken te leren kennen is daarheen te gaan en midden tussen de mensen te leven. Het is niet anders met de levende natuur. De natuur zelf is de plaats om de natuur te leren kennen. Omdat systemen en omschrijvingen niets anders zijn dan conventies, gewoonten, zal een natuuronderzoeker zich buiten die onzekere bebakening begeven zodra hij voldoende inzicht verworven heeft om zelf zijn weg te zoeken.

Dit uittreksel uit Daubentons natuurbeschouwing maakt duidelijk dat Linnaeus zijn bijval niet mocht verwachten en dat hij Buffons standpunt deelde. Over andere kwesties (afstamming, wetenschappelijke methode) vermeed Daubenton steeds elke kritische uitspraak. Met één beroemde uitzondering: hij protesteerde tegen Buffons verklaring dat merries geen melkklieren zouden bezitten. Hij protesteerde niet toen Buffon besloot om in alle edities van de Histoire Naturelle na 1766 de bijdragen van Daubenton te schrappen.

In 1764 verscheen zijn vergelijkende studie van de stand van het achterhoofdsgat (*foramen occipitale*) bij de mens en een reeks zoogdieren. Hij kon, na zorgvuldige metingen, een geleidelijk verminderende hoekgrootte aantonen: de hoek is bij de (rechttop gaande) mens de kleinste. De vergelijking van paarde- en mensenskelet slaagde bijzonder goed. Daubenton bracht bedenkingen naar voren tegen de *scala naturae* die, naar hij bevonden had, de van oudsher onderstelde rechtlijnigheid bleek te missen. Het bestaan van de groep *zoophyta*, de dier/planten, achtte hij onaannemelijk.

Daubenton verrichtte botanisch onderzoek over de diktegroei van monocotyle stammen – een populair onderwerp in zijn dagen – en hij gaf colleges in de botanie. Hij was Lamarck behulpzaam bij de redactie van het klassieke Discours Préliminaire, waarmee

de Flore Françoise (1777) begint. De bijdragen van meer algemene strekking in de *Histoire Naturelle* (de eerste drie delen) verschenen gebundeld in 1782. Een van zijn leerlingen – die zijn nicht trouwde – ontwikkelde zich tot een leidende anatoom: Vicq d'Azyr.

28. *Vicq d'Azyr zoekt een synthese*

Félix Vicq d'Azyr (1748, Valognes – 1794, Parijs), een dokterszoon, studeerde medicijnen. Hij miste de eigenschappen die hem in de Parijse geleerde wereld aan een voorspoedige carrière geholpen zouden hebben, hetgeen niet wil zeggen dat hem talent als natuuronderzoeker ontbrak. Na goed werk in het veld bij epidemiebestrijding – mensen zowel als dieren waren patiënten – begon hij privé-cursussen in de anatomie, die een succes werden (vgl. John Hunter, VII.26). De veerartsenschool te Alfort, ten zuidoosten van Parijs, die sinds 1766 in bedrijf was en snel in aanzien steeg, ontving hem als hoogleraar in de vergelijkende anatomie (1774) en terwijl zijn enthousiaste onderricht zijn hoorders inspireerde, bezorgden zijn onderzoekingen hem een hoge reputatie.

Als secretaris van de Société Royale de Médecine in Parijs, die hij hielp oprichten, schreef hij biografieën van gestorven leden. Deze vestigden door hun inhoud en kwaliteit de aandacht op hem. Hij droeg bij aan de Encyclopédie, volgde Buffon op als lid van de Académie des Sciences (1788) en werd lijfarts van Marie-Antoinette. Voor de verdedigers van de Revolutie was hij daarom verdacht en hij begreep er goed aan te doen het Feest van de Rede te gaan bijwonen. Lichamelijk zwak vatte hij kou en stierf enige dagen later. Zijn verzamelde werken verschenen in 1805 (6 delen).

De filosoof van de Franse Verlichting, De Condillac, leidde zijn denken. Lavoisier leerde hem, dat een nauwkeurig omschreven inhoud van de termen en namen die in natuurwetenschappelijke teksten gebruikt worden, onontbeerlijk is. Vicq d'Azyr's studies over anatomie en fysiologie brengen dat streven in praktijk.

Ambtsplichten en zijn korte leven hebben Vicq d'Azyr niet belet een belangrijk biologisch handboek te publiceren (*Traité d'Anatomie et de Physiologie*; 1786).

Anatomie en fysiologie beschouwde hij in samenhang volgens Hallers doelstellingen, en voor het anatomisch onderzoek volgde hij Daubentons voorbeeld. Oudergewoonte zette hij de mens centraal in zijn redeneringen. Vicq d'Azyr erkende echter wel dat het beter zou zijn bij vergelijkend anatomisch werk met het eenvoudige te beginnen en van daaruit meer ingewikkelde organismen te onderzoeken.

De grote gewervelde dieren kregen voorrang, zoogdieren op de eerste plaats. Zijn ordening van de natuur en zijn beoordeling van de bouw en functie van de organen, geplaatst in het geheel van een levend wezen, sluiten bij Aristoteles aan. Vicq d'Azyr wees op de samenhang van alle organen van een dier. Uitwendige dienen bij voorbeeld voor de voortbeweging en inwendige verzorgen voeding en voortplanting. Ofschoon zij een verschillende taak hebben zijn ze toch delen van één organisme en daarom onderling op elkaar afgestemd. Organen die naar bouw en functie vergelijkbaar zijn, komen bij verschillende diergroepen voor. Een al naar de diergroep gewijzigde bouw gaat samen met vergelijkbare wijzigingen van andere samenwerkende organen. Er is een logische variërende samenhang, een met wijzigingen gehandhaafde correlatie tussen de bouwplannen (*Discours sur l'Anatomie*). Indien men de thans gebruikelijke fylogenetische aspecten buiten beschouwing laat, volgen Vicq d'Azyr's studies over homologie en analogie hetzelfde model als het huidige.

Hij verklaarde dat anatomie slechts belangrijk is omdat zonder anatomische kennis de functies van de organen niet begrepen kunnen worden. Zijn standpunt wijst de plaats tussen de zusterwetenschappen aan die de anatomie in de 19e eeuw ging bezetten en daarna behield.

Zijn technische vaardigheid blijkt uit de ontdekking van de aanleg van het tussenkaaksbeen bij de mens en van het voorkomen van een sleutelbeen bij de haas.

Leven en dus levensuitingen maken een orgaanbestel tot een organisme, een aspect van biologische theorie dat Rudolphi in Duitsland later zou uitwerken (VII.24). Negen verschillende groepen van levensfuncties vereisen de aandacht: spijsvertering, opname van voedingsstoffen, kringloop (van het bloed), ademhaling, afzondering van afvalstoffen, beenvorming, voortplanting, prikkelgevoeligheid en waarnemingsvermogen. Bij verschillende diergroepen moeten de organen en de orgaanstelsels die de negen functies uitvoeren bestudeerd worden. Daarbij moet men zich zoveel mogelijk aan geijkte meningen onttrekken en Vicq d'Azyr wil conclusies die op onbewezen traditionele veronderstellingen berusten, niet accepteren. Onweerlegbare feiten en niets anders zijn bruikbaar voor een onderzoeker. Vicq d'Azyrs beleid in de biologie was de parallel van Lavoisiers methode in de chemie en fysica. Lavoisier was zijn tijdgenoot en zij stierven in hetzelfde jaar. Hier volgen in brede trekken enige van Vicq d'Azyrs resultaten.

Vergelijkend onderzoek van gebit en tanden leidde tot gezaghebbende publikaties. Gewervelde dieren hebben hetzij tanden die in tandholten in de kaak staan, verbonden met bloedvaten en zenuwen, hetzij tanden die uitwendig aan het kaakbeen gehecht zijn. De levensverrichtingen van de dieren zijn in overeenstemming met hun gebit en ook verschilt de bouw van zoogdieren in overeenstemming met de samenstelling van het gebit. Aristoteles had biologen al op die samenhang opmerkelijk gemaakt en Vicq d'Azyr werkte de regel verder uit. Bepaalde tandvormen gaan vergezeld van een passende bouw van de ledematen en het spijsverteringsstelsel: tanden zijn berichten over de levenswijze van een dier. Vicq d'Azyr legde uit dat die bijzondere orgaanbouw elk dier de eigen rol toebedeelt in de strijd om het bestaan, die onder dieren in de natuur onophoudelijk voortgaat.

Eén maag of meer magen die duidelijk van slokdarm en darmkanaal verschillen, komen voor bij de mens, veel viervoeters, walvissen, vogels en schaaldieren. Eierleggende viervoeters, slangen, haaien en beenvissen bezitten een maag die ten hoogste een darmverwijding is. Insekten, wormen en *zoophyta* hebben niet meer dan een darmbuis; planten hebben in het geheel geen darmkanaal.

Spijeren bekleden bij gewervelde dieren het skelet, maar bij insekten en schaaldieren omsluit het skelet de dieren. Prikkelgevoeligheid betreft het hele lichaam en dat geldt voor inktlarven, wormen en polypen of is, bij de gewervelde dieren, beperkt tot de spieren. Planten zijn levende wezens zonder prikkelgevoeligheid.

De vergelijkende studie van de lichaamsbouw van de mens en mensapen, waarbij voornamelijk de structuur van de ledematen en de spieren in beschouwing werd genomen, bracht Vicq d'Azyr tot dezelfde slotsom als Camper (VII.29).

Terwijl Vicq d'Azyr het beenderstelsel (ossification) van verschillende diergroepen vergeleek – na algemeen geldende mededelingen over botstructuur, gewrichten en botverbindingen – deed hij proefnemingen over groei en herstel van beenweefsels en over hun chemische samenstelling. Het prikkelgevoelige spierstelsel onderzocht hij tot in de details van de opbouw (zoals bloedvoorziening en zenuwen) en hij bestudeerde spiercontracties met bewegingen van ledematen als gevolg. Zijn conclusies sluiten aan bij die van Borelli en van Perrault. Vicq d'Azyrs geïllustreerde werk over de hersenbouw en het zenuwstelsel

kreeg minder bijval dan zijn studies over andere orgaanstelsels. Het zenuwstelsel, meende Vicq d'Azyr, moet geheel gerekend worden tot de waarnemende organen. Het zoeken naar verbanden tussen gewervelden en ongewervelden slaagde niet. Verder afdalend langs de ladder der natuur, verlokten de plant/dieren, de *zoophyta*, hem tot een gelijkstelling van de symmetrische bouw van sommige dieren met geveerde bladeren (VII.25).

Misschien gedachtig aan De Réaumur, kruiste Vicq d'Azyr witte en rode tulpen en verkreeg rode, witte en rose nakomelingen. Bij die waarneming moest hij het laten.

Het staat vast dat de lichaamsdelen van een embryo onmogelijk afkomstig kunnen zijn van de overeenkomstige organen van de ouders, zoals Hippokrates dacht. Als dit anders was dan zou nageslacht van twee ouderdieren die beide hetzelfde orgaan missen, ook dat tekort moeten hebben en dat is niet zo. Vicq d'Azyr bracht het nogmaals onder de aandacht. Nordenskiöld wees er terecht op dat Darwin dit klinkklare feit bij het opstellen van zijn voortplantingstheorie over het hoofd zag.

Stahls animisme, en vitalisme in het algemeen, wees Vicq d'Azyr zonder voorbehoud af. Zoek naar een chemische en fysische verklaring van de levensverschijnselen, dan is het te hulp roepen van zielsactiviteiten om inzicht in levensuitingen te verwerven een weliswaar bestaande, maar afkeurenswaardige gewoonte. Anderzijds, is het maar de vraag of *spiritus nerveus*, het zo dikwijls onderstelde zenuwvloeistofgas dat de prikkelgeleiding zou verklaren, een bestaande materie is. Zenuwen zouden wel eens een bijzonder vermogen kunnen hebben prikkels te transporteren.

Aangekomen bij het begin van de ladder der natuur – drie domeinen zijn samen de natuur, twee levend (planten en dieren) en één dood (mineralen) – doet zich de vraag voor hoe dood en levend verbonden zijn. Geen verband, besloot Vicq d'Azyr, maar een hiaat. De vergelijking, die in zijn tijd dikwijls gemaakt werd, van levende materie met een kristal gaat niet op. Een kristal 'groeit', maar die aanwas is volkomen anders van aard dan de groei van levende organismen. Kristallen zijn gekenmerkt door onveranderlijke rechthoekige vormen en hun inhoud is homogeen, gelijkmatig, terwijl een organisme uiterlijk gebogen vloeiende contouren heeft en inwendig een ingewikkeld samenstel is. Bovendien mist een kristal alle levensfuncties.

29. Een bloemlezing uit de 18e- en vroeg 19e-eeuwse dieranatomie

Omstreeks het begin van de 18e eeuw waren de ovisten ('ovulisten') in de meerderheid, zeker in Engeland waar Harvey het ovisme geïntroduceerd had. In de Republiek der Verenigde Provinciën was de ruzie over de ontdekking van het menselijke ovum of ei (de Graafse follikel) nog altijd niet bedaard. Swammerdam had met gloed betoogd (*Miraculum Naturae*; 1672) dat Van Horne het zoeken naar het ovum gefinancierd had en dat hem daarom de eer van de ontdekking toekwam. Mocht men dit niet willen erkennen, dan zou hij (Swammerdam) op grond van zijn waarnemingen, als de ontdekker moeten gelden. De vijandige houding waarmee De Graaf door de niet-katholieke tijdgenoten in zijn omgeving bejegend werd kwam al even ter sprake (p. 307). De Leidse hoogleraar in de anatomie, Bernhard Albinus (1653–1721) spaarde kool en geit door zijn bekendmaking dat zowel De Graaf als Swammerdam aandeel hadden in de ontdekking en hij schaarde zich vervolgens aan de zijde van de ovisten (1711).

De Duitse artsenfamilie Weiss bezet onder de naam Albinus een plaats in de geschiedenis van de levenswetenschappen. Albinus is van weiss = wit = albus afgeleid en herinnert

aan een Romeinse patriciër die over historische onderwerpen schreef. Bernhard Albinus had een zoon, Bernhard Siegfried (1697, Frankfurt a.d. Oder – 1770, Leiden), die na studie bij Boerhaave en bij zijn vader laatstgenoemde in Leiden opvolgde, terwijl zijn broer Christian Bernhard Albinus een professoraat in de medicijnen te Utrecht aanvaardde.

Bernhard Siegfried bestudeerde zoals toentertijd zovelen, met voorrang het skelet (*De Ossibus Corporis Humani*; 1726) en publiceerde in 1747 een monumentaal boek: *Tabulae Sceleti et Musculorum Corporis Humani*, een bundel zeer fraaie tekeningen die J. Wandelaar in koper gegraveerd had en die Albinus van toelichtingen voorzag. Het is het grootste formaat boek dat ik ooit onder ogen kreeg en wat Albinus toch bewogen kan hebben een zo onhandelbaar prachtwerk te laten maken, kan ik niet raden. Enig succes had zoiets toch wel, want William Hunter aapte het na (VII.26).

Albinus stond als anatoom in hoog aanzien. Hij schreef veel, allerlei anatomische studies. De historie kwam bij Albinus senior aan zijn trekken (*Oratio*, 1711) en Bernhard Siegfried schreef verhandelingen over Eustachius en over Harvey. Hij deed degelijk embryologisch onderzoek (vooral over skeletvorming) en op voorbeeld van zijn leermeester Boerhaave, die Swammerdams Bijbel verzorgd en gepubliceerd had, zorgde Albinus voor een heruitgave van Vesalius' *Fabrica*.

Petrus Camper (1722, Leiden – 1789, Den Haag) studeerde in zijn geboortestad en maakte enige studiereizen (1748, Londen; 1749, Parijs), waarop hij in Franeker hoogleraar werd in de filosofie, anatomie en chirurgie (1750). In Franeker verbeidden vier studenten zijn komst, maar weldra doceerde hij voor een talrijk gehoor. Rijk getrouwd en zelf vermogend, intelligent en begaafd, verwisselde hij in 1755 het dorre Franeker professoraat gaarne voor een leerstoel in Amsterdam, aan het *Athenaeum Illustre*.

Hij was een ijverige onderzoeker, estheet en erudiet, die voor de gezonde en de zieke mens belangstelling had en die tevens dieren bestudeerde (veepest-onderzoek). De vogel-anatomie trok hem aan, al tijdens zijn Leidse studiejaren toen hij ook de vissencollectie van J.F. Gronovius onderzocht.

In 1761 nam hij zijn ontslag in Amsterdam en trok zich terug op zijn landgoed, niet ver van Franeker. Hij had goed anatomisch onderzoek verricht (*Demonstratorium* . . . ; 1760–1762). Twee jaar later accepteerde hij een professoraat in Groningen, opende daar een chirurgische polikliniek, doceerde in de Ontleedkonstige Schouwburg en bleef daar werkzaam tot 1773 als arts en als bioloog. Dikwijls vertoefde hij in Den Haag (waar hij zich in 1787 vestigde) terwille van de politiek, maar vooral terwille van de fraaie levende en dode zoogdiercollecties van stadhouder Willem V. Zelf bracht Camper een verduurzaamde collectie van bijna 400 soorten (dode) gewervelde dieren bijeen.

J.F. Meckel maakte in 1757 bekend dat hij bij negers zwarte hersenen en zwart bloed had aangetroffen: zwarten zouden wel een andere menssoort dan blanken zijn.

In het volgende jaar (1758) kreeg Camper toevallig het lijk van een Westafrikaanse neger ter beschikking en benutte de gelegenheid voor een openbare ontleding bedoeld om de studenten de gelijke lichaamsbouw van blanken en zwarten te demonstreren. Zij verschillen slechts in huidskleur en Camper maakte dit onderscheid tot het onderwerp voor zijn openingscollege in Groningen (in 1764).

Achttiende-eeuwse anatomen waren niet zelden geneigd negers te beschouwen als een ras dat lichamelijk en geestelijk halverwege tussen blanken en mensapen stond. Camper bestreed die theorie. God heeft één mens geschapen, de stamvader van alle mensen, ongeacht uiterlijk of huidskleur. Eén mensensoort, zoals Maupertuis en Buffon goed begre-

pen hebben. Omdat de bijbel niets meedeelt over de schepping van negers, stond Camper ook niets in de weg om, zoals Buffon, het erfelijk verkrijgen van een zwarte huid toe te schrijven aan de langdurige invloed van zonnige klimaten. Adam zou, dacht Camper, blank, bruin of zwart geweest kunnen zijn.

Buffon, verdediger van de unieke mensensoort, oordeelde echter dat het intellect van blanken verre superieur zou zijn en dat de niet-blanke mensenrassen mentaal maar weinig boven de dieren staan. Camper deed geen uitspraak hierover.

Adriaen van den Spieghel (V.20) had in 1645 gepoogd de volken van Europa te onderscheiden op grond van de verhouding tussen hoogte en breedte van de schedel. Dat schedelmetingen door kunstenaars verricht werden, was Camper ongetwijfeld bekend. Hij ontwikkelde een methode om mensen van 'onderscheiden landaard' te typeren en legde die in een lezing voor de Amsterdamse Tekenschool uit. Aan de hand van schedels moet men de gelaatshoek meten. Een *linea facialis* trekke men van de voorrand van het voorhoofd naar de voortanden in de bovenkaak; verder lijnen van de punt van de neus naar de kinpunt en vandaar naar het achterhoofds gat en naar de gehooropening. Camper berekende gelaatshoeken van een staartaap (42°), orang-outang (58°), neger (70°), Kalmuk (70°), Europeaan (80°) en een Grieks beeld (bijna 100°). Voor hem was dit het bewijs dat de gelaatshoek van menselijke wezens tenminste 70° is. Latere auteurs verbonden een intelligentiegraad aan de grootte van de gelaatshoek; Camper liet zich daarover, zoals gezegd, niet uit en wees erop dat de hoek een variabele is.

Velen lieten zich noch door Campers bevindingen noch door zijn conclusies overtuigen. Onder hen de Deen J.Ch. Fabricius (1747–1808), leerling en volgeling van Linnaeus en beroemd entomoloog, die een verwantschap tussen negers en apen verdedigde. Negers zijn, zo verzekerde Fabricius zijn lezers, het resultaat van kruisingen van blanken en apen, en mensapen zijn een tussenvorm van mensen en dieren. Camper protesteerde tegen deze opvattingen, zonder veel succes.

Empirie en analyse, zoals Newton geleerd had, kenmerken Campers biologie. Zijn belangstelling was te breed om de onderwerpen die hij aanpakte diepgaand te bestuderen. Descartes' leer verwierp hij; zintuigen verschaffen betrouwbare gegevens, want God gaf ons niet de zintuigen om ons te bedriegen. Wetenschappelijke waarheid bereikt een onderzoeker door nauwkeurig waarnemen, zelf gedaan of door anderen, door experimenteren en door logisch overdenken. Campers verdienste als bioloog steunt op zijn zorgvuldig scheiden van de eigen, volstrekt betrouwbare waarnemingen van de minder zekere gegevens uit andere bronnen (*testimonia*) en van het aandeel dat hypothese heeft in zijn gevolgtrekkingen. Door vergelijking van overeenkomstige eigenschappen (*analogia*) kan men gewoonlijk de ware staat van zaken ophelderen. De oorsprong van leven en van levende wezens zijn kosmische raadsels, die voor menselijk weten ontoegankelijk zijn.

Tijdens de Verlichting was de verhouding tussen mens en aap een brandend vraagstuk. Op grond van de anatomie constateerde Camper dat de mens en de mensapen twee duidelijk verschillende soorten zijn. Hij ontleedde vijf orang-outangs uit Oost-Indië (1770–1777). Van oudsher was de chimpansee 'orang oetan' genoemd, als gevolg van een fout van N. Tulp, die Tyson handhaafde (p. 304–305). Camper stelde vast dat de orang-outang en de Westafrikaanse chimpansee twee verschillende soorten zijn. Schedels van jonge orang-outangs (pongo's) verschillen zoveel van volgroeiende, dat Camper ze toeschreef aan twee verschillende soorten pongo's. Pas in 1826 uitte K.A. Rudolphi het vermoeden dat de grote en de kleine pongo één soort zijn, en R. Owen bewees de identiteit (1836).

De mens en de orang-outang zijn twee verschillende soorten. Apen kunnen niet zoals een mens rechtop lopen; hun lichaamsbouw verhindert dat. Dit als terechtwijzing van La Mettrie, die rechtop gaan als een gelijkheid van mens en enige aapsoorten had beschreven.

Om veel meer redenen verschillen apen van mensen, vanwege bijvoorbeeld afmetingen, lichaamsbouw en manier van voortbewegen. Ook kan de aap niet spreken en zijn strottehoofd belet al op voorhand gearticuleerd spreken. Zitten en op de rug liggen zoals een mens, kunnen apen ook niet, verklaarde Camper, misschien wat overmoedig. Een voorwerp beetpakken laat zijn hand niet toe, niet zoals een mens beetpakt, want een apeduim is veel te kort. De orang-outang 'van Borneo' is een dier, een viervoeter, een apesoort, geen mens.

Over de anatomie van de olifant werkte Camper in 1774 (in 1802 gepubliceerd). Hij verschaftte Blumenbach (VII.39) de argumenten om te kunnen besluiten dat de Afrikaanse en de Indische olifant twee soorten zijn. De één- en tweehoornige neushoorn zijn twee soorten (Buffon meende één soort). Camper schreef studies over het rendier en over de giraffe (1782). Hij vergeleek de bouw van de gehoororganen van walvissen, reptielen en vissen en bracht de anatomisch-morfologische verschillen in verband met de geluidvoortplanting in water en in lucht (1762-1776). Zijn werk werd aangevuld door A. Monro jr. en J. Hunter (VII.26). Een van Campers bijdragen aan Buffons *Histoire des Animaux* was een verhandeling over de natuurlijke historie van de walvissen, die hij schreef in samenwerking met Buffon.

Een zeer fraaie ontdekking van Camper was het voorkomen van luchtholten in vogelbeenderen die in verbinding staan met de longen, een eigenschap die vliegen zou kunnen vergemakkelijken. J. Hunter publiceerde dezelfde feiten tegelijkertijd (1774), waardoor zoals gewoonlijk kijf over de prioriteit ontstond.

Het schoeisel van de late 18e eeuw beschadigde de voet: Camper bewees het en ontwierp betere modellen.

Fossielen kunnen geen resten zijn van uitgestorven diersoorten, betoogde Camper, want soorten kunnen niet uitsterven. Dat is strijdig met de volmaakte schepping en met de Voorzienigheid. Voor zover gevonden versteningen niet met de organen van bekende diersoorten overeenstemmen, zijn zij van nog niet ontdekte levende soorten afkomstig. Olifanten, neushoorns en andere tropische diersoorten waarvan nu restanten ver buiten de tropen worden aangetroffen, hebben daar niet geleefd. Zulke fossielen zijn door aardverschuivingen en vulcanisme daar terecht gekomen.

Twee jaar later heeft Camper dit standpunt verlaten en hij redeneert precies andersom. Soorten sterven wel degelijk uit, en wel zodra zij hun bestemming hebben vervuld, het doel hebben gediend waartoe God ze in den beginne schiep (*Dissertatio... Rhinocerotis...*; 1780).

In 1785 reisde Adriaan Gilles, Campers' zoon (p. 206), in opdracht van zijn vader naar Buffon met een bundel aantekeningen en afbeeldingen. Buffon zei het zeer te waarderen, koos 16 tekeningen uit en publiceerde er een half dozijn van, terwijl hij Campers teksten vrijwel niet benutte. Anatomie was Buffons belangstelling niet. Adriaan Gilles verzorgde de wetenschappelijke nalatenschap van zijn vader uitstekend en vulde zelfs lacunes aan met eigen bijdragen. Gebundeld verschenen Petrus' publikaties in 1801 en 1803. De dagboeken van drie studiereizen naar Engeland (1748, 1752 en 1785) werden met enig commentaar in 1939 gepubliceerd, terwijl in 1985 een overzicht van zijn leven en werken volgde.

J.N. Lieberkühn (1711, Berlijn – 1756, *ibid.*) was de zoon van een goudsmid en hij ontwikkelde zich tot een exceptioneel begaafde instrumentmaker, en tot een vooraanstaand anatoom. Zijn vader zond hem naar Rostock om voor predikant te leren, maar zijn roeping was de biologie. Hij werd arts.

In 1733 stierf zijn vader en Frederik Willem I, de soldatenkoning van Pruisen, droeg de jonge Lieberkühn op medicijnen te gaan studeren. Na studie jaren in Jena ging hij naar Leiden om zich bij Boerhaave in de anatomie en chemie te bekwamen en vervolgens werkte hij daar bij Albinus en Gaub. Hij promoveerde in 1739. Linnaeus, die van Lieberkühns bijzonder goede, zelf gemaakte microscopen gehoord moet hebben, onderzocht samen met hem de *animalcula* (Leiden, 1737) en beiden besloten dat zij niets anders dan dode, inerte partikeltjes hadden gezien. Wahlbom rapporteerde Linnaeus' conclusie in 1746 (*Sponsalia plantarum*).

Injecties, die Ruysch voor anatomisch onderzoek tot een belangrijk hulpmiddel gemaakt had, paste Lieberkühn technisch verbeterd voor microscopische preparaten toe. Hij gebruikte een mengsel van was, terpentijn en een donkere hars. Het stelde hem in staat de bouw en de fysiologie van de darmvlokken bij de mens en bij enige zoogdieren aan het licht te brengen. In 1745 publiceerde Lieberkühn zijn baanbrekende verhandeling (*De Fabrica et Actione Villorum...*) over de darmvlokken (*villi*). Met behulp van een uit koper vervaardigd model kon hij de chylus-stroom (kleurloos water) van de slagadertakjes naar de darmvlokken, en de lymfe-stroom (gekleurd water) van de darmvlokken naar de aderen aanschouwelijk verduidelijken. De Royal Society in Londen, waar hij de darmvlokken-activiteit kon demonstreren in een geopend dier, benoemde hem tot lid.

Een technisch kunststukje was om met een 'Lieberkühn', een gebogen spiegeltje, zonlicht op voorwerpjes onder de microscoop te concentreren zonder dat verbranding het gevolg was. Door het levende dier op de vereiste manier vast te maken, zodat licht door het gespannen weefsel viel, kon hij de kringloop in het kikkerweefsel met de microscoop volgen en bestuderen.

Reeds op 45-jarige leeftijd stierf Lieberkühn. Hij was net teruggekeerd in Berlijn en moest zijn tijd besteden aan een drukke artspraktijk. De klieren (crypten) van Lieberkühn is de naam voor tubuleuze darmvlokken aan de dunne darm van de zoogdieren en die naam houdt een bijzonder verdienstelijke anatoom in ere.

Peter Simon Pallas (1741, Berlijn – 1811, *ibid.*) nam op veel manieren deel aan de ontwikkeling van de biologie: als anatoom en als specialist in gewervelde dieren (*Spicilegia Zoologica*, 2 delen. 1767–1780), wervelloze (zee)dieren (*zoophyta*), parasieten (ingewandswormen), als verzamelaar en kenner van planten (*Species Astragalarum* 1800–1804), en als geoloog en mineraloog. Pallas zette de natuurlijke historie beoosten en bezuiden Moskou op deugdelijke grondslagen, waartoe hij Rusland naar alle windstreken jarenlang bereisde.

Om medicus zoals zijn vader te worden, studeerde Pallas in Göttingen en daarna in Leiden. Na zijn promotie (over ingewandswormen) bleef hij nog jaren in Holland (en Engeland) en ontleedde talrijke dieren van tropische herkomst. Wervellozen hadden overigens de voorkeur.

De levenscyclus van ingewandswormen was van oudsher een probleem. Drogen zij van buiten af de gastheer binnen of ontstonden zij door verbindingen van bedorven lichaamsvochten, gevolgen van een ontregelde lichaamsfysiologie? Tegen die laatste opvatting verzetten Pallas zich, maar kon de onjuistheid niet bewijzen.

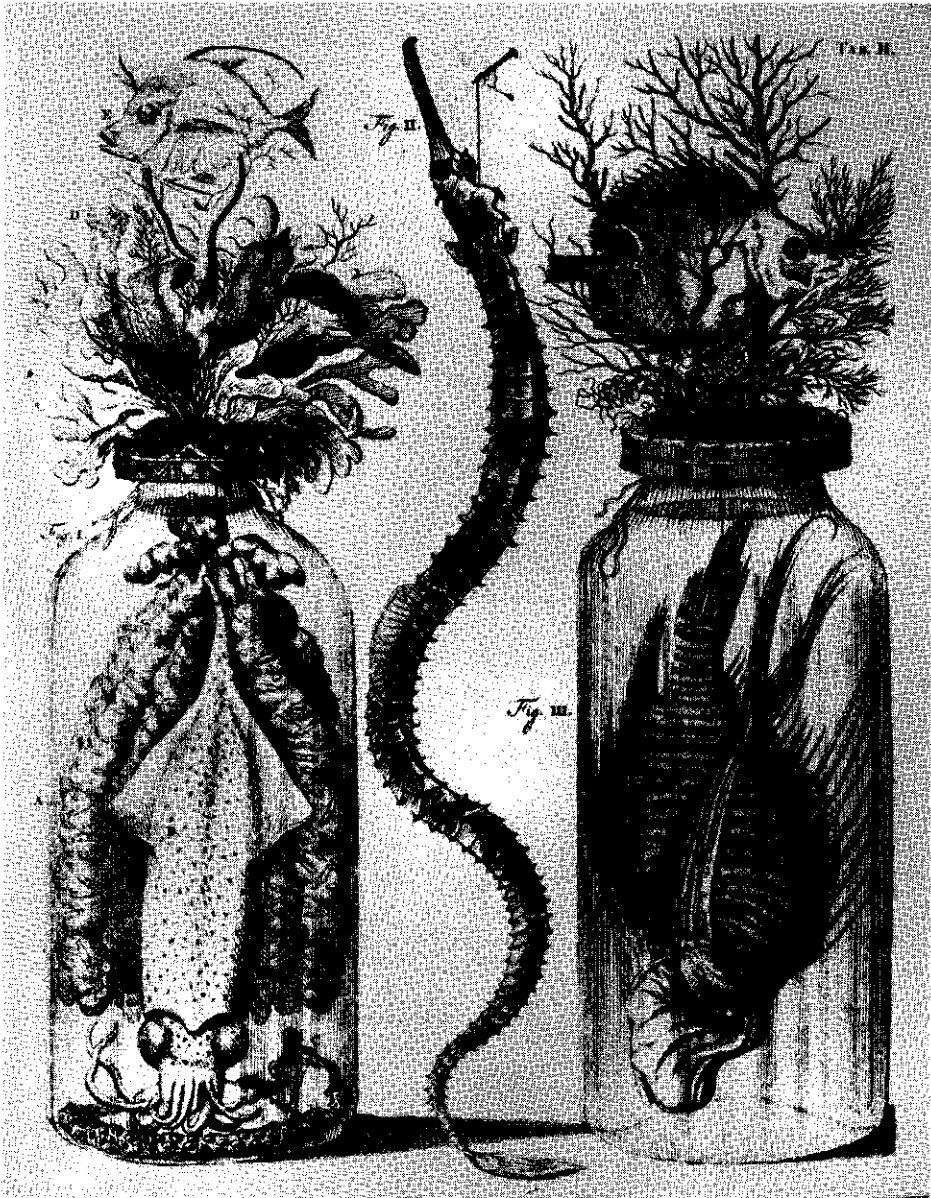


Fig. 49. Tabula II uit Ruysch, *Thesaurus animalium* (1710). Volgens enige auteurs ging de eerste collectie van Ruysch op reis naar Rusland verloren (althans de alcoholpreparaten, p. 308). N. Botnariuc en I. Jahn verzekeren dat, integendeel, de verzameling 'bis zur Gegenwart im Originalzustand in Leningrad erhalten' is (1982: 211). Bovenstaande afbeelding vergezelt hun goede nieuws.

Ofschoon hij geloofde in de *scala naturae* en bij zijn pogingen om een systematische rangschikking van wervelloze zeedieren (*zoophyta*) te ontwerpen geen gedachten aan afstamming-met-wijzigingen suggereerde, besloot hij dat de *scala* in de streek van de dierplanten niet éénsporig is, maar boomvormig vertakt (*Elenchus Zoophytorum*, 1766). Overtuigd van de oeroude biotheoretische stelling dat de natuur zich geleidelijk wijzigt (*Natura non facit saltus*) moest hij een reden geven voor de hiaten in de *scala*, splitsingen die het beeld van een boomvormige systematische ordening oproepen. De zondvloed-katastrofe veroorzaakte het verdwijnen, uitsterven, van een aantal (schakel)soorten, dacht Pallas en ontwierp zodoende het uitgangspunt voor het latere model volgens Cuvier.

De ongewervelden-systematiek die Lamarck tot bloei zou brengen dankt veel belangrijke gegevens aan Pallas. Overigens blijven 'naar Pallas' inzicht' de *zoophyta* zowel plant als dier (*plantae quasi animatae, animalia vere vegetantia*), de organismen van de overgangszone in de *scala naturae*.

Linnaeus' 'wormen' (*vermes*) zijn een samenraapsel oordeelde Pallas en maakte een begin van ordening. Pallas' waarnemingen over de bouw, het milieu en de levensloop van allerlei dieren zijn dikwijls nieuw en vormen onder meer ruime bijdragen aan de ontwikkeling van de mariene biologie.

Een goed voorbeeld is zijn verslag over *Branchiostoma (Amphioxus) lanceolatum*, het zogenaamde lancetvisje. Pallas hield het dier voor een naakte slak. In latere jaren (1834) ontstond grote belangstelling, want het platte, koploze, in de zeezandbodem levende, witte diertje bleek visachtig te zijn na minutieus onderzoek van zijn bouw. In de late 19e eeuw gaf het aanleiding – als 'missing link' tussen ongewervelde en gewervelde dieren – tot allerlei evolutionaire vermoedens. Catharina II van Rusland zond een expeditie naar het Verre Oosten en Pallas kreeg de uitnodiging als natuuronderzoeker mee te gaan (1774). Hij bracht na zes jaren reizen en trekken in Siberië kolossale hoeveelheden dieren en planten mee naar St. Petersburg, waar hij zijn vondsten bewerkte. In Moskou – hij werd staatsraad – werkte hij aan de rijke Botanische Tuin van Procopius Demidow en schreef de Catalogus van de in 1756 ingerichte tuin, in 1786. De tuin ging tijdens de brand van 1812, die Napoléon veroorzaakte, verloren.

Een reis naar de Krim (in 1793) had onder meer ten gevolge dat Catharina hem daar een landgoed schonk waar hij zijn studies over Zuid-Rusland en de Kaukasus ongestoord kon voortzetten. Het isolement belemmerde zijn contacten met de wetenschappelijke wereld in het Westen, zodat hij naar Berlijn terugkeerde. Meerdere werken over zijn reiservaringen zijn standaardinformatie gebleven, sociologisch, geografisch, rijke bronnen van ethnische gegevens en ze werden klassieke natuurhistorische literatuur. Nog in het jaar van zijn dood publiceerde hij een *Zoographia Russia-Asiaticae*. Zijn monografieën over gewervelde dieren, dikwijls gedetailleerde anatomische en morfologische beschrijvingen van tevoren onbekende diersoorten, in het bijzonder Oostaziatische knaagdieren, werden hoog gewaardeerd. Veel meer dan de gewoonte was voegde hij aan uitvoerige fysische gegevens bijzonderheden toe over hun gedragingen in hun milieu. Voor de diergeografie was Pallas een gezaghebbende auteur; hij noteerde de eerste zorgvuldig verzamelde gegevens over mammoeten en neushoorns, bevroren in het ijs van Siberië. Zijn boek over Oostpruisische knaagdieren is standaardinformatie voor de latere Rodentia-studies.

Pallas trof in Berlijn Rudolphi aan (VII.24), volijverig onderwijzend als hoogleraar, veelzijdig geïnteresseerd, een inspirerende onderzoeker; Johannes Müller studeerde bij hem. Rudolphi stichtte het Zoölogisch Museum in Berlijn, dat een wereldvermaard centrum voor de dierkunde werd mede dank zij Pallas.

De Naturphilosophen hebben ongetwijfeld enige invloed op Rudolphi's inzichten gehad, maar hij behoorde niet tot die groep (zoals beweerd is). Aan de neiging voor mystieke interpretaties, die zo dikwijls Zweeds biologisch werk begeleidde, ontsnapte Rudolphi die van Duitse herkomst was maar in Stockholm geboren en opgevoed werd, en in Greifswald, aan de Zweeds-Duitse universiteit doceerde voordat hij naar Berlijn kwam.

Rudolphi zette Pallas' dierparasitologische onderzoek met kracht en kunde voort. In 1819 verscheen *Entozoorum Synopsis* (Handboek over de Inwendige Dieren), een formidabel stuk werk dat circa 1000 soorten parasieten in beschouwing nam, driemaal zoveel als tevoren bekend waren.

Ziekteprocessen veroorzaken de aanwezigheid van die dieren, betoogde Rudolphi, die de bol- of blaasvormige parasieten en cysticerce fasen in de levenscyclus van de lintwormen samen als een taxon, de *Cystica*, wilde opvatten. *Cystica* zijn het begin van inwendig levende parasieten en parasieten komen dus niet van buiten af het lichaam binnen zoals Pallas gemeend had, verklaarde Rudolphi. Enige decennia daarna bleven de *Cystica* een voorbeeld en steun voor degenen die aan *generatio spontanea* geloofden.

Als beschrijver had Rudolphi talent: duidelijk en goed geformuleerde teksten kenmerken zijn werk. Veel inzicht in dynamische processen had hij daarentegen niet en zijn beschrijvingen van de volwassen (einstadia) van de parasieten overtreffen die van de tussenvormen aanmerkelijk. Hij weigerde met nadruk vivisectie te verrichten, omdat hij de weezinwekkende martelingen niet kon verdragen.

Veel aandacht kreeg Rudolphi's werk over de hersenanatomie van de mens. De hersenen als geheel zijn het orgaan voor ervaringen en verstandelijke overdenking, een gedeelte van de hersenen is nimmer alléén in staat tot die levensfuncties. Hij bestreed Sömmerings mening, dat de vloeistof in de hersenhollen in open verbinding zou staan met de in de holte wand uitmondende hersenzenuwen, met nadruk. Die vloeistof zou een denkfunctie hebben en dit achtte Rudolphi volstrekt onmogelijk. Het verdient aantekening dat vaste stoffen in de historie van de biologie niet zelden kunnen denken, in tegenstelling tot vloeistoffen. Deze laatste zijn boodschappers, dragers en verzorgers, in het algemeen dienaren, geen leiders. Dit eigenaardige functieverhaal komt voort uit de vroege biofilosofie.

Een biotheoretische studie over de mogelijke relaties van de naar klassieke opvattingen mannelijke eigenschappen van vaste stoffen en de vrouwelijke van vloeistoffen zou ongetwijfeld lonend zijn.

Sensorische en motorische zenuwen zijn niet verschillend, en zenuwcontacten met de grijze hersenmassa (die Gall ontdekt zou hebben) bestaan niet. Levensfuncties komen voort uit chemische constellaties, ontmoetingen en uitwisselingen van bijzondere stoffelijke verbindingen, 'animale' of organische, die van anorganische verschillen zoals Berzelius zo overtuigend had aangetoond. Organische chemie veroorzaakt leven en elke andere verklaring is onjuist. Rudolphi wees de opvattingen van Stahl, Oken en Schelling onvoorwaardelijk af: géén animisme en géén mystieke biologie.

Als systematicus had Rudolphi geen succes. Dat *Cystica* een groep nauwelijks verwante dieren zijn bleek al spoedig. Een indeling van het dierenrijk door Rudolphi volgens de onderstelde aard van de zenuwen vond geen steun. De mens is een diergenus dat verschilt van alle mensapen. Er zijn menssoorten, geen mensrassen, en daarom kan de mensheid niet één stampaar als voorouders hebben, verzekerde Rudolphi.

De Grundriss der Physiologie die hij niet kon voltooiën, bevat een uitstekende menselijke anatomie, behandelt ademhaling, spijsvertering en spierstelsel nauwkeurig en is veel minder goed geslaagd bij de analyse van de bouw en functie van het zenuwstelsel. Een

vergelijkend anatomisch-microscopisch onderzoek van de darmvilli (darmvlokken) bij verschillende zoogdiergroepen werd een toepassing en uitbreiding van Bichats weefselleer.

Fysiologie, leerde Rudolphi, is de leer van het levende organisme. Dood is een dier niet meer dan een overblijfsel, een stoffelijke rest. Leven is onverbrekkelijk verbonden met de vorm en bouw van levende materie, zoals Aristoteles en later Reil (VII.40) verduidelijkt hadden. Een 'levensgeest' of 'ziel' kan niettemin een bioloog niets over levensverschijnselen verklaren.

30. *Vezels*

Wie vlees, gekookt of gedroogd, uitpluist ziet dat het uit vezels bestaat. De Griekse biofilosofen voor en na het begin van onze jaartelling schreven dat een dierlijk lichaam uit vezels samengesteld is. Verschillend gebundelde en gerangschikte vezels vormen spieren, pezen, zenuwen en organen in het algemeen. De Alexandrijnse artsen (II.2) beschouwden vezels als het bouw materiaal van alle vaste bestanddelen van het lichaam en volgden daarmee waarschijnlijk een heel oude traditie. Diokles en Erasistratos (p. 344) geven in de restantjes van hun werk (4e eeuw v. Chr.) te verstaan dat vezels van oorsprong bloedvaten zijn en zenuwen zijn van dezelfde herkomst. Hun tijdgenoot Praxagoras kon zelfs meedelen dat slagaderen steeds verder en fijner vertakken, zodat de dunste uitloperjes geen buisjes meer blijven maar draadjes (*neura*) worden, die weliswaar geen vloeistof of lucht meer kunnen doorlaten, maar niettemin levendragend *pneuma* naar de spieren en andere lichaamsgedeelten leiden. Terloops noteer ik hier – denkend aan het in de vorige paragraaf opgemerkte – dat de vroegste auteurs bloed als de oorsprong van de vezels aanwezen. Vloeistof, bloed, is de moeder van de vaste stof, vezels, en vezels zijn het universele bouw element van de organismen.

Over de gedachte dat organismen een samenstel van vezels zouden zijn vond ik bij Aristoteles geen uitspraak, maar Theofrastos verklaarde dat planten uit vezels, aderen (melksap-, harsgangen) en 'vlees' opgebouwd zijn. Vezels zijn dus een van de componenten van een plantelichaam. Bladnerven zijn vezels (nerven = *neura* = zenuwen = nervus: de taal verwoordt nog steeds de oude opvatting). Voor het overige is een blad 'vlees'. De vezelleer in de biologie van de Oudheid laat zich met de celleer van de moderne biologie vergelijken.

Vezelverzorgende vochten, zoals bloed (met inbegrip van *pneuma*) en water helpen de vezels in leven houden, mede door transport van voedingsstoffen. Nieuwe vezels ontstaan, die zich bij de al aanwezige voegen; stollend bloed laat het goed zien. Zo bleef het door de eeuwen heen. Het is mij slechts mogelijk iets uit de eindfase van de vezeltheorie te vermelden, 17e-eeuwse meningen, die zich ontwikkelden tot een versperring op de weg naar de celtheorie. In de biologie herinnert de belemmering die de vezelleer opwierp aan de rol van de flogiston-hypothese in de scheikunde.

In zijn beschrijving van het menselijk lichaam (L'Homme; 1664) constateerde Descartes dat vezels (*petits filets*) die uit slagadertakjes voortkomen de wefels en de organen vormen. Deze vezels zijn in verschillende mate uitgerekt, gekromd en verweven, en op allerlei manieren gebundeld. Doordat na elke polsslag de bloedstoot de slagaderporiën openduwet, schieten bloeddeeltjes door de vaatwand naar buiten en treffen de puntjes van de rondom liggende vezels. De poriën sluiten zich weer, maar de bloeddeeltjes blijven aan de vezels gehecht achter, worden zelf vezel en daarmee lichaamsbestanddeel. Niet alle da-

delijk ter plaatse, want veel vezels gaan met de voorbijstromende lichaamsvloeistoffen, echte vloeistoffen en *spiritus*, mee. Zelfs kunnen zij samen met aderlijk bloed nog wel eens het hart binnengaan. De toe- en afvoer van vezels houdt elk orgaan in stand en in conditie. Kortom, bij de vezelfysiologie van Erasistratos en Praxagoras, die hem door tussenkomst van Galenus bereikte, bedacht Descartes de details.

Nehemiah Grew noemde planteweefsel in 1672 een massa blaasjes (V.24) en hij vergeleek het in 1682 met 'fine Bone-lace'. Planten, het pluimpje van het kiemplantje zowel als het kiemworteltje, het 'Parenchyma' van het 'Seed', bestaan uit 'Threds or Fibres', gedraaid en verstrengeld zoals Brusselse kant. De rechtopstaande spelden die tijdens het kantklossen de draadjes op hun plaats houden, zijn met de houtvaten te vergelijken. De Threds en Fibres omsluiten dus holtetjes, gaatjes zoals blaasjes, en Grew tekende die na. Hij kon zelfs de vezelstructuur van de blaasjeswanden tekenen. Aan Baker (1949: 159) ontleen ik Grews conclusie: 'Dit is het ware weefsel van een plant, de samenstelling van het geheel, niet slechts van een tak, maar van alle andere plantedelen, van zaad tot zaad.'

Hoe Grew, die een van de drie grootste plantenanatomen van de 17e eeuw was en die de fraaiste tekeningen maakte van de cellige plantebouw niet zag wat hij voor ogen kreeg en tekende, is een der meest leerzame gebeurtenissen in de ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie. De oorzaak is misschien meervoudig. De onderstelling vooraf van de gelijkheid van planten en dieren kan invloed uitgeoefend hebben. In dierlijk weefsel zijn cellen gewoonlijk niet zichtbaar. Grew ontleedde zeer bekwaam en herhaaldelijk dieren. Eenheid van bouw materiaal voor planten en dieren mocht verwacht worden en sinds de Oudheid waren vezels unaniem de grondstof voor organismen.

Grews land- en tijdgenoot Glisson (p. 393-394) ontdekte omstreeks 1672 prikkelgevoelige spiervezels. Van Leeuwenhoek berichtte over spiervezels en hun dwarsstreping, over netvormige vezelstructuren in de hartwand, over vezels in de ooglenzen en in het netvlies.

Georgio Baglivi (1699, Ragusa - 1707, Rome) verklaarde vezels tot alomtegenwoordige en alvermogende lichaamsmaterie. Hij was arts, bestudeerde het menselijk lichaam, anatomisch en fysiologisch, in vergelijking met gewervelde dieren. Cellen (of celwanden) waren overbodig in zijn beschouwingen en dus een concept dat hij niet overwoog, evenmin als zijn Engelse collega's.

Baglivi begon zijn wetenschappelijke loopbaan als iatromechanicus. In 1696 verscheen zijn *De Praxi Medica* waarin hij een zo mechanistische beschrijving gaf van de lichaamsbouw dat Boerhaave die niet kon overtreffen (Duchesneau, 1982: 116-140, 508).

Eigen voortgezet anatomisch onderzoek (in het *Theatrum Anatomicum* te Rome) bracht Baglivi omstreeks 1700 tot gewijzigde inzichten. Hij had bij Malpighi gestudeerd en hechtte veel waarde aan diens bevindingen, evenals aan die van Borelli. Hij nam Borelli's fysiologische hydraulica en vezeltheorie gedeeltelijk over, maar besloot toch, op grond van eigen ervaring en vergelijkend onderzoek, dat Hippokrates en Sydenham (VII.2) de juiste weg hadden gegaan. Weliswaar mogen het organisme en de organen als een samenstel van talloze machientjes begrepen worden (*machinulae*), zoals Malpighi had voorgesteld, toch heeft dit model veel herziening en detaillering nodig.

Ik vermoed dat Newtons leer over de *uniformitas* van dierlijke organismen (p. 283) samen met zijn corpusculair-theorie Baglivi's mening beïnvloed heeft. Newton veronderstelde dat fysiologische processen herleid mogen worden tot bewegingen van talloze *corpuscula* of partikeltjes. Baglivi besloot dat vezels, onzichtbaar klein en onnoemelijk veel, elk afzonderlijk als een *machinula* begrepen, als bundeltjes levende materie, in samenwerking alle levensuitingen bewerkstelligen. Hij legde het uit in 1700, in briefvorm,

de heersende mode (*Tractatus De Fibra Motrice...*). Hij ontwikkelde deze gedachte in *Specimen Quatuor Librorum De Fibra Motrice...*; 1703). Baglivi verklaarde dat zorgvuldig microscoperen en prepareren van normale en zieke weefsels, zowel van mensen als van dieren, aangevuld met waarnemingen door het ongewapende oog, hem overtuigd hadden van de vezelstructuur van alle lichaamsbestanddelen. Toegegeven dat de kleinste vezelige deeltjes onzichtbaar bleven, maar door verstandelijke overwegingen en door vergelijking waarbij vooral de ontwikkeling van embryonale organen van groot belang was, mag men toch tot die universele lichaamsstructuur besluiten. Indien Baglivi in zijn theorie een actief werkzame vezelholte opgenomen zou hebben, een veronderstelling die Borelli en Willis verdedigd hadden, zou hij het model van de 19e-eeuwse celtheorie, in vezels uitgevoerd, omschreven hebben.

De opvolgende fasen van de embryonale ontwikkeling bewezen Baglivi dat twee vezel-systemen gewervelde dieren opbouwen: membraanvezels *fibrae membranaceae* en motorvezels (*fibrae musculares* of *f. motrices*). De eerste ontstaan in de hersenen en de bijbehorende vliezen (*dura* en *pia mater*), en deze moedermembranen maken vezeltjes. Membraanfibrillen schijnen Baglivi fijner te zijn dan de tweede soort, de motorische of spiervezels die in het hart ontstaan. Zij kunnen botten vormen zo hard als marmer. Botvezels brengen peesvezels voort en peesvezels zachte spiervezels. Membraanvezels vormen het spijsverteringsapparaat, klieren, zenuwen enzovoorts. Membranen zijn bloedloos, want de vezels zijn zo stijf opeengepakt dat geen bloeddeeltjes daartussen kunnen dringen. Alle vezels zijn in aanleg onderling gelijk. Omdat vezelbundels verschillen en zich verschillend rangschikken en richten, ontstaan verschillend gebouwde organen.

Tussen motorische vezels zijn bloeddeeltjes aanwezig en als zij in aantal toenemen oefenen zij druk uit, waardoor een spier opzwellt en korter wordt. Willis, de kampioen van de vezeltheorie (p. 301) die argumenteerde met behulp van alchemistische beweringen, werd door Baglivi gecorrigeerd. Spiercontractie was volgens Willis het gevolg van ontplofende bloeddeeltjes. Zij exploderen in serie, vezel na vezel, zodra het voortstromende zenuwsap (*succus nervus*) met de in de spiervezelholtes verblijvende *spiritus animalis* in aanraking komt. Het is met buskruit in vuurwapens te vergelijken, schreef Willis (1670).

Een schromelijke vergissing, zei Baglivi, want het vermogen te bewegen is een inherente eigenschap van de fibrillen. Het hart uit een kikker, slang of dergelijk dier gesneden, blijft immers nog enige tijd kloppen. Die bewegingen kunnen niet door een aangevoerde vloeistof veroorzaakt worden. Spiervezels zelf hebben, zolang zij leven, de eigenschap te kunnen samenkrimpen.

Wat activeert die vezels? Het harde hersenvlies, de *dura mater*. Dit vlies zet zich voort door het hele lichaam, als dunne zenuwdraden en de zenuwen – hoe dun en onaanzienlijk ze ook schijnen – spreiden zich als uiterst fijne membranen uit, die alle weefsels en alle organen omspinnen en doorweven.

De *dura mater* is gelaagd, zoals de hartspier. De *dura mater* pulseert zoals de hartspier pulseert, en Baglivi wilde de *dura mater* dan ook *cor cerebri* noemen, hersenhart. Het kloppende bewegen van het hersenhart laat zich heel goed waarnemen in de fontanel van een pasgeborene.

De bewegingen van de *dura mater* laten zich vergelijken met die van een uurwerk: eenmaal op gang gebracht blijft de machinerie zelf werkzaam. Het samenkrimpen van de *dura mater* is de *motus systalticus* (of *motus successivus*) en deze wisselt af met de *motus contra-systalticus* (of *m. reflexivus*). Het zenuwsap, *succus nervus*, wordt weggeperst en teruggezogen; afkomstig van de *dura mater* stroomt en sijpelt dit vocht overal in het

lichaam langs de trillende vezels, trillend want zij zijn elastisch. Kliervezels kloppen en trillen zelf, want zij kregen van de *dura mater* de *motus systalticus* mee en als minihartjes (*minima coracula*) bevorderen zij de vlotte omloop van de lichaamsvloeistoffen.

De vezelfysiologie leidt tot de lichaamsfysiologie, die zich kenmerkt door een voor levende organismen karakteristiek verschijnsel: een balancerend evenwicht, een zich voortdurend wijzigende harmonie van levensprocessen die onveranderlijk na een verandering terugkeert naar de vroegere toestand. Vloeistoffen en vaste lichaamsmaterie staan ononderbroken in contact, werken samen of tegengesteld, maar steeds binnen begrenzingsen en steeds met handhaving van een organisch evenwicht. Om de fysiologische processen en alle levensverschijnselen te beoordelen moeten wij de wetten van de meetkunde hantieren, want alle materiegedrag is aan wiskunde onderworpen. De hydraulische mechanica verklaart alle gebeurtenissen in het levende lichaam veel beter dan alle biochemische of metafysische redeneringen. Door de *succus nerveus*-druk als gevolg van de pulserende *dura mater* stuwten talloze vezels als kleine, in serie geplaatste hefboompjes de vloeistoffen voort. vezels rekken en krimpen door een *vis elastica* die hen eigen is en zij zullen, als vloeistofdruk overblijft, zich samentrekken door een *nisus ad contractionum* (krimpdrang). Zo houden actie en reactie van talloze veerkrachtige hefboompjes en vloeistoffen een harmonisch, holistisch bestel van levensfuncties gaande.

Leidende gedachten in Boerhaave's opvattingen over vezels en hun betekenis voor anatomie en fysiologie laten zich ook herleiden tot Alexandrië en Hellas, tot Galenus en tot Newton. Het dierlijk lichaam, verzekert Boerhaave, bestaat uit uiterst kleine vezeltjes, *corpuscula*, die elkaar eidelings of zijdelings aanraken. In het laatste geval ontstaan uitermate dunne membranen (vliezen). Plat of gekromd en dan dikwijls zo sterk gekromd dat buisjes (cilindertjes) ontstaan. De lichaamsbestanddelen, weefsels of organen, zijn gebundelde buisjes. Verschillen in onderlinge ligging, in druk, hebben verschillende organen als gevolg. Slagaderen vertakken in voortdurend fijnere buisjes. De allerfijnste laten geen bloed meer passeren, sluiten zich niet maar blijven minigeultjes, die de onvoorstelbaar fijne partikeltjes van de *spiritus naturalis* naar hun bestemming voeren. *Spiritus animalis* bereikt elk plekje in het lichaam door de holle zenuwvezeltjes, die verenigd de zenuwen vormen. Deze wortelen in de schors van het centrale zenuwstelsel. Bloed, bloedwei, lymfe en zenuwvocht (*succus nerveus*): alle bewegen zij in een kringloop door het lichaam. Bloed verplaatst zich door de bloedvaten en de andere vloeistoffen vrijwel uitsluitend door de lymfegangen, alle bewegend binnen het verfijnde bouwwerk van talloze vezels.

De vezelleer zoals Baglivi en Boerhaave onderwezen hadden, liet in Jan Swammerdams werk weinig sporen na. Ter gelegenheid van zijn Onleeding van de Menscheluis schreef hij:

Bibl. Nat. p. 70: 'Effen onder het vel, siet mende MUSCULEUSE VEZELTJES, die de ringwijse verdeelingen vanden buyk beweegen. Drie distincte soorten van deese muskelkens heb ik aldaar gesien, als eenige die breetaghtig waaren a; andere smalder b; en sommige die biventres waren c. Men siet ook dat deese muskelkens, van de eene soort veel korter, als de andere is . . . Deese muskelkens soo als sij verschuyt het lichaam genoomen sijn, die vertoonen haar, als uyt een enkele fibra te bestaan, maar op een fijn en dun glas gedrooght synde, en tevoren in brandewijn afgespoelt synde, alsoo haar dat bequaemst van de onreynheid haarer vel deelkens suyvert; so ontdekt men haare onderscheide fibren, als ook hoe sy uyt bolletjes bestaan.'

De koele notering door Swammerdam van de feiten die hij zag, maakt duidelijk dat hij vezels als bouwelementen van spieren bekeek en niet anders. De 'bolletjes' zijn de vertekening die de gebrekkige lens benut voor zijn beschrijving veroorzaakte.

In 1742 verscheen *Institutiones Historico-Physicae Regni Vegetabilis*, een boek waarin – naar voorbeeld van Boerhaave en Baglivi voor dieren – voor planten één bouwelement verondersteld werd. De auteur, Chr. G. Ludwig (1709–1773) hoogleraar in Leipzig, aanvaardde dat de bouwvezels ook met de beste microscopen nog onzichtbaar blijven. Vezels stellen in allerlei vorm, vaten en weefselbestanddelen samen. Ludwigs theorie is een combinatie van Leibniz' monadenleer en Grews plantevezels (die grover en dus wél zichtbaar zijn) en is géén voorloper van de celtheorie. Het boek verdween naar de archieven waardoor Ludwigs waardevolle kritiek op Malpighi's bewering, dat vaatbundels lucht zouden bevatten, verloren ging. Halverwege de 18e eeuw waren, naar de mening van de meeste, zo niet alle biologen, planten en dieren uit één naar aard en aanleg identiek element opgebouwd: zeer kleine vezels.

31. *Begin en einde van de levende natuur: vezels, levend en dood*

De 18e-eeuwse medische faculteit van Montpellier was in Frankrijk het centrum waar een hernieuwd vitalisme (VII.36) met warme belangstelling bestudeerd en bovendien verdeeld werd. Standpunten zoals van Galenus, Stahl en Haller vonden er weerklank, ofschoon het mechano-materialisme zoals van Baglivi en Boerhaave aanhangers behield, terwijl de correcties die de medische praxis de theoretiserende biomedici voorhield, alle aandacht kregen.

Vezels zijn het fundament voor de biologische beschouwingen van Theophile de Bordeu (1722–1776) (VII.36). Hij stamde uit een Zuidfranse doktersfamilie, studeerde medicijnen in Montpellier, begon een praktijk, maar vestigde zich na enige jaren in Parijs (1750). Bordeu schreef een reeks studies; voor ons zijn vier publikaties de belangrijkste: (1) een onderzoek over de anatomie en fysiologie van klieren (1751–1752; *Recherches Anatomiques... des Glandes...*), (2) over het cellige slijmweefsel (1767; *Recherches sur le Tissu Muqueux... l'Organe Cellulaire*), (3) over de geschiedenis van de geneeskunst (1768) en (4) in 1775 over chronische ziekten waarin hij, een jaar voor zijn dood, zijn conclusies over algemeen biologische vraagstukken preciseerde.

Bordeus werk werd geprezen en bars bekritiseerd. Een tekort aan consequent handhaven van ingenomen stellingen, een te vage, zo men wil te vrijblijvende formulering van zijn inzichten kunnen hem verweten worden, maar uitvoerig anatomisch onderzoek, ijver, en een toegewijde volhardende inzet bij het zoeken naar antwoorden op de in zijn tijd voornaamste vragen tellen in zijn voordeel.

Zijn werk- en denkwijze leidden tot een theorie over de fysiologie van organen die als 'organicisme' zijn tijdgenoten bezighield en die tot het oplevende vitalisme veel bijdroeg. Stahl kreeg van Bordeu geen steun, Haller volgde hij met voorbehoud en zijn vezeltheorie sloot nog het meest aan bij die van Glisson en van Baglivi. In hoofdzaak laat Bordeus biologie zich als volgt omschrijven.

Zorgvuldige topografische controles bewezen hem dat klieruitscheiding niet het gevolg van druk is die omliggende weefsels uitoefenen, zoals de biomechanici (bij voorbeeld Boerhaave) beweren. Van een tiental verschillende klieren onderzocht Bordeu de bouw en de anatomie van hun omgeving en concludeerde dat druk onmogelijk is. Hij besloot

dat de zenuwen die een klier bereiken de bloedtoevoer vergroten. De 'sensation' van een klier, zijn prikkelgevoeligheid, is specifiek en regelt het onttrekken aan het passerende bloed van de stoffen die de klier afscheidt. Elke klier, elk orgaan, beschikt over een eigen 'tact', een vermogen kenmerkend te functioneren (Bordeu moet aan Galenus gedacht hebben). Onder beheer van de hersenen en door tussenkomst van de zenuwen verricht ieder orgaan de eigen taak. De zenuwwerking heeft met *spiritus animalis* – die fabel – niets van doen en van *succus nervus* – wie heeft dat ooit gezien – is evenmin sprake. Zenuwen zijn vibrerende vezelbundels (filets nerveux vibratiles) die door hun trillingen – heftige, zwakke, bijzondere, al naar het past – klieren aan het werk zetten. De ziel oefent invloed uit, ongetwijfeld, echter niet door *spiritus* maar door trillingen en daar zijn alle levensverschijnselen dan ook aan toe te schrijven. Swammerdam, zo verzekert Bordeu zijn lezers, heeft zelfs een topje van een zenuwvezel zien trillen.

Kliersecretie is de werkzaamheid van de klier zelf. Het mengsel van uit het bloed afgezonderde vochten verzamelt zich in de klierholte. In de wand daarvan monden talloze adertjes uit en natuurlijk ook de klierafvoergang. De zeer kleine adermondingetjes zijn omringd door een kringspiertje en enige zenuwvezels, en kunnen zich openen en sluiten in relatie met de prikkeling (l'irritation) van de zenuwen. Een te sterke siddering (secousse) sluit de monding van de afvoergang en een te zwakke trilling is niet in staat hem weer te openen. Aanraking met bepaalde vochtbestanddelen in het passerende bloed brengt de zenuwvezels ertoe de kringspiertjes van de aderopeningetjes zo wijd uiteen te doen wijken, dat juist het vocht dat de klierafscheiding typeert, de klierholte binnengaat. Kliersecretie is een prikkelperceptie (sensibilité) gecombineerd met 'tact'. Slechts die stoffen die de kliereigen sensibiliteit activeren krijgen toegang tot de klierholte en voor alle andere blijft de deur gesloten. Bordeu – die graag bloemrijk uitlegde – zou het zó willen formuleren: 'elke klier heeft zijn eigen smaak'.

Zenuwen bestaan uit kleine massieve draadjes (petits filaments solides) en zij ontspringen in de *pia* en *dura mater* van de hersenen die pulseren (zoals Baglivi betoogde, maar Bordeu verbond daar niet diens mechano-hydraulische consequenties aan). Wel is er een peristaltische beweging van de zenuwen. De hersenen zijn in regionen (départements) verdeeld en elke hersenregio verzorgt het bijbehorende orgaan, zodat per departement de voor ieder orgaan vereiste peristaltiek geregeld wordt. De levensfuncties zijn toevertrouwd aan de *fibra animales* en de *fibra sensibiles*. Terwijl de hersenen het voornaamste activeeringscentrum zijn, bevinden zich ondergeschikte centra op allerlei plaatsen in het lichaam. Die van de maagstreek en het middenrif zijn de belangrijkste.

De levende lichaamsvezels (oervezels, *fibra primordiales*) zijn de grondstof van elk lichaam en onderling alle gelijk. Zij bezitten bij alle dieren dezelfde krachten: 'de lichaamsvezel (fibre première) van een luis is misschien even krachtig als die van een leeuw', zegt Bordeu die van de consequentie van zijn uitspraak toch even schrikt en 'misschien' invoegt. Verschillen tussen dieren ontstaan door een verschillend aantal vezels en door de functies die de vezels moeten verrichten.

De vezels zijn met slijmmantels omgeven. Het voedingsvocht vloeit tussen de slijmlagen en door de vezelbewegingen stroomt het en spreidt zich, laag na laag, uit. Allengs ontstaat een sponsachtig web van slijmdraden en vliezen, soms taai, soms slap, soms dik en soms waterachtig, waartussen tal van gangen (méats) en poriën openblijven; het is een slijmweb of slijmweefsel (tissu muqueux). Dit laat zich goed waarnemen bij littekenvorming (dieren) of callusvorming (planten). Doordat de weefsels van een wonde plek kapot zijn vloeit de tissu muqueux uit en maakt nieuw vormloos weefsel, want de leiding van de levende

vezels bij de vorming ontbreekt. Door spiervezels voorzichtig uiteen te spreiden wordt het web met zijn gaatjes en blaasjes goed zichtbaar.

Wat coördineert die duizenden bewegingen in al die lichaamsbestanddelen zo nauwkeurig en evenwichtig? Is die onafgebroken werkzame, levenbehoedende kracht een eigenschap van de materie of een toegevoegde, buitenmateriële kwaliteit van een levend organisme? Bordeu zoekt door vergelijking en naar analogie, een antwoord.

Poliepen hebben armen die zich samentrekken en weer ontspannen, organen die het dier van voedsel voorzien. Insekten bezitten soms dergelijke organen. Als we denken aan de klierkringspierbouw en de anatomie van de organen in het algemeen van de hoogst ontwikkelde dieren, blijkt dat zij functioneel met die van de lagere dieren overeenstemmen. Planten met hun voedselopnemende wortelsysteem staan onderaan de reeks. Anatomisch-fysiologisch is een hoog ontwikkeld dier uit organen samengesteld die elk apart in de lagere echelons van de levende natuur ook te vinden zijn.

De bijenzwerm waar D'Alembert en freule De l'Espinasse in 1769 over zouden gaan praten (p. 470), diende in 1752 Bordeu als model om uit te leggen hoe een organisme begrepen moet worden. Zo'n zwerm hangt aan een boomtak en is een samenhang, een geheel, dank zij het doelmatig handelen van vele bijen, en alle gezamenlijk verwezenlijken zij de eenheid van een bijenvolk. Alle klemmen zij zich aan elkaar vast, elk op eigen initiatief en elk op eigen manier. Als er één loslaat of al te fors vasthoudt en hier of daar het zwermevenwicht verstoort zullen de bijen elders in de zwerm gezamenlijk weer zo handelen dat het vroegere evenwicht hersteld wordt.

De parallellen met de *machinulae* en vezels volgens Baglivi liggen voor de hand. Bordeu besloot dat 'leven' in de vezels zelf schuilt. Elke vezel bezit een 'animalité', kan doen wat een dier vermag. De *tela cellulosa* die de vezels omhult, onderhoudt door rillinkjes (*frémissements*) de contacten tussen de organen. Leven laat zich omschrijven als beweging gepaard aan perceptie (*sensibilité*). Een verdrogen of verschralen van het celslijmweb gaat met de leeftijd samen. (Dat herinnert aan de *humor primigenius* en Bordeu kende zeker zijn Fernel.) Streng wijst hij de biomechanici terecht, die 'zich niet ontzien om animalité door wetten te verklaren geldend voor dode en ziellose machines' (1775).

Wij vinden het model van levende bouweenheden die in een homogeen kiemslijm door differentiatie en concretisering ontstaan terug in de theorieën van bij voorbeeld Wolff, Treviranus en Mirbel.

Terwijl ik van oordeel ben dat de vezeltheorie een obstakel werd dat de ontwikkeling van de celtheorie vertraagde is Canguilhem (1952: 213) een andere mening toegedaan. Hij noemde twee voorbeelden van 18e-eeuwse voorvechters van de vezelleer, die juist met hun beschouwingen duidelijk het celconcept zouden benaderen.

Eerst de Zwitser Jean Bernoulli (1667-1748), wiskundige, arts en verdienstelijk onderzoeker van de dierfysiologie. Bernoulli werd bevoegd medicus dank zij een proefschrift getiteld *De Motu Musculorum* (Over het Bewegen van Spieren, Bazel, 1694; Canguilhem noemt een uitgave van 1734). Na zijn promotie kwam Bernoulli als hoogleraar naar Groningen, waar hij tot 1705 werkzaam bleef en toen naar Bazel terugkeerde.

Spieren zijn, naar Bernoulli's overtuiging een vlechtwerk van onder rechte hoeken kruisende lengte- en dwarsvezelbundels. Dwarsvezels snoeren een lengtevezel in als deze, zich verkortend, opzwellt en de lengtevezelholte (*cavum*), gesegmenteerd dicht geknepen, in enige cellen (*cellulae*) of blaasjes (*vesiculae*) verdeeld wordt. Ik vond in Bernoulli's verslag geen gegevens die aanleiding geven tot de latere celtheorie; het is een orthodoxe vezeltheorie, fysisch-mechanistisch uitgewerkt.

C.N. le Cat is het tweede voorbeeld genoemd door Canguilhem. Le Cat (1700-1768) was een fameus chirurg die met zijn onderzoekingen zoveel prijzen veroverde, dat hij niet meer aan Académie-prijsvragen mocht deelnemen. Hij doceerde in Rouen, waar in 1736 een *theatrum anatomicum* voor hem werd ingericht. Van zijn talrijke publikaties is hier *Traité... Existence du Fluide des Nerfs... Mouvement Musculaire* van 1765 van betekenis, een verhandeling over het zenuwsap dat spieren doet bewegen.

Le Cat bestudeerde spiervezels van de rat met de microscoop en Canguilhem koos uit zijn tekst gegevens die hier gedeeltelijk volgen. 'De vezel scheen mij te gelijken op een thermometerbuisje waarin de vloeistof omgeschud en verdeeld is, om en om, in belletjes en kleine cilinders, lucht en vloeistof. De elkaar afwisselende luchtbelletjes en vloeistofdrupjes geven de vezel het uiterlijk van een snoer rozekranskralen of, beter gezegd, van een door knopen gesegmenteerde rietstengel'.

Na een half uur scheen de vezelholte zoals een rietstengel gelijkmatig met zoiets als een netvormig, of cellig, of mergachtig weefwerk gevuld te zijn (*espèce de tissu réticulaire ou cellulaire ou médullaire*). Op mij maakte het de indruk, schreef Le Cat, te bestaan uit een 'aantal cellen of zakjes, ruggelings tegen elkaar gedrukt en als ketentjes verstrengheld'.

Ik kan mij niet van de gedachte losmaken dat Le Cat zich voorstelde de fibrillen te zien, de kleinste vezeltjes die samen een spiervezel weven, en dat de fibril-inhoud uit vochtdrupjes en lucht bestond. Zijn slotsom versterkt mijn vermoeden: 'De spiervezel is een kanaal met een wand die uit oneindig vele, met elkaar verbonden draadjes bestaat, een kanaal dat in talrijke min of meer ruitvormige celletjes verdeeld is'.

Met celletjes bedoelde Le Cat hetzelfde als Von Haller met zijn term *tela cellulosa*: hiaten in een vloeistof of misschien gaatjes in een vezelkantwerk, volgens het model van Grew.

Ongetwijfeld ontwikkelde zich, zoals Canguilhem opmerkte, in de 18e eeuw een terminologie die in de 19e eeuw gebruikt zou worden bij de celtheorie. Dat wil echter niets anders zeggen dan dat de vezeltheorie geschikte taalmiddelen inzette om zijn varianten te omschrijven en zodoende de bouw van het levende organisme steeds steviger vastknoopte aan de onderstelde alomtegenwoordige vezels.

Deze staan centraal bij Baglivi, Boerhaave, Bordeu, Von Haller, Bernoulli, Le Cat en dozijnen anderen die toentertijd de anatomie en fysiologie bestudeerden. Geen van allen wees ooit op enigerlei overeenkomst tussen de sinds Malpighi en Grew welbekende lacunaire bouw van de plantestengel en dierlijke orgaanstructuur, klier- of spierweefsel, terwijl toch de overeenstemming tussen dier en plant een algemeen aanvaard uitgangspunt voor onderzoek en overweging was. Vezels waren de grondstof voor levende materie, zowel dierlijk als plantaardig, zoals Grew geloofd had en die theorie handhaafde zich onverkort totdat het botanisch anatomisch onderzoek in de eerste helft van de 19e eeuw de vezeltheorie onhoudbaar maakte. Deze ontwikkeling was onvermijdelijk. In dierlijk weefsel zijn cellen onzichtbaar, althans met de toen beschikbare optische instrumenten. De theoretiserende biologen beriepen zich naar behoefte op voor planten en dieren identieke levendragers om de levensuitingen te verklaren, namelijk vezels. Een celconcept was overbodig. Daarom zou de vezelleer pas halverwege de tweede helft van de 19e eeuw zwichten voor de harde feiten.

De vitalisten waren in de 19e eeuw even vurige aanhangers van de vezeltheorie (o.a. Haller, VII.3) als de mechano-materialisten in de 18e eeuw. Diderot schreef in de *Encyclopédie* enthousiast over vezels. Zij zijn onzichtbaar klein, elastisch, gewoonlijk lang uitgerekt,

maar altijd geneigd samen te krimpen (Diderots biochemica volgens Baglivi). Die natuurlijke drang om zich, zodra mogelijk, te verkorten bewerkt de lichaams-, beter nog, de levensbeweging. Diderot gaf – tot genoegen van zijn lezers – toe aan de neiging een verduidelijkende vergelijking te maken. Levende vezels lijken naar uiterlijk en gedrag op wormen. Als het lichaam voedsel opneemt is dit eigenlijk het voeden van talloze diervezeltjes door het grote dier, het organisme. Als het grote dier gestorven is verschijnen kort daarna wormen in het kadaver. Zou dit niet aantonen dat levende vezels de dood van het organisme overleven?

Vezels zijn een koppeling van ijzer, kalk, aarde, zeezout, water en gluten. Gluten zelf is een combinatie van olie, aarde en water. Een bijzondere moleculaire constellatie doet dus prikkelgevoelige, levende vezels ontstaan (School van Montpellier). Planten en dieren zijn beide uit levende vezels opgebouwd en vezels zijn voor fysiologisch onderzoek wat de lijn is voor wiskundige studies, zei Diderot (en zei Haller).

La Mettrie kreeg in Leiden van Boerhaave onderwijs over vezels. Vezeltrillingen veroorzaken en regelen alle levensverschijnselen, verklaarde La Mettrie (L'Homme Machine). Materie is niet immanent beziel, maar wel immanent bewegend (principe de mouvement). Levende stof is materie die zo geordend is dat hij van nature beweegt en dit is het enige verschil tussen dode en levende stof. Lichaamsvezels trillen. Een wat hogere trap van vezelorganisatie maakt prikkelgevoelig, nog wat hoger verschaft waarnemingsvermogen en weer een stap hoger stelt in staat abstraherend te denken. Ziel is een leeg woord, want door hun natuurlijke gedrag zorgen vezels voor de verschijnselen die aan zielactiviteiten worden toegeschreven: die vezels zijn dragers van het 'principe de mouvement' van de met rede begaafde hersenmaterie. Aldus La Mettrie (1748).

De Engelse biologen voegden aan de veziologie geen nieuwe aspecten toe. In Schotland werkte W. Cullen (1712–1780), een uitstekende geleerde, in Glasgow (1751) en in Edinburgh (sinds 1755) als hoogleraar. Joseph Black was een van zijn leerlingen. Cullen verklaarde dat een dierlijk lichaam grotendeels uit vaste stoffen bestaat (water met allerlei toevoegingen), dat deze 'simple solids' vezels vormen en deze zowel het cellige slijmweb als het buisjesweefsel (1772). Zijn schema sloot aan bij theorieën van Boerhaave en Von Haller, maar vooral – Cullen wees erop – bij Gaub en het werd vervolgens door Broussais verder uitgewerkt. Gaub had, zoals Boerhaave voor hem, een *Institutiones* geschreven, en Cullens boek heette *Institutions*.

De arts F.J.V. Broussais publiceerde in de jaren twintig van de 19e eeuw een *Traité de Physiologie* (1822–1823). De drie bouwelementen van het dierlijk lichaam zijn fibrine, gelatine en albumine. Een levenskracht voegt ze als vezels (eventueel als draadjes) samen en zorgt ervoor dat de vezels organisch samenwerken (chimie vivante).

Charles Bonnet schreef herhaaldelijk en uitvoerig over vezels, bij voorbeeld in *Contemplation de la Nature* (1764). Bonnets overige, meer belangrijke werk komt aan de orde in X.15. Moleculen en/of atomen rangschikken zich tot 'fibres élémentaires' en deze vormen samen buisjes, of ook wel wijdere vaten, zodat een levend organisme volgens een tevoren vaststaand bouwplan zich ontwikkelt.

Bonnet volgt het spoor van voorgangers en tijdgenoten die aan voorbestemming geloven in zijn verdere toelichting op het gedrag en de eigenschappen van de vezels. Elke vezel is een *machinula* (ook al gebruikte Bonnet die term niet). Voedende vloeistoffen bewegen tussen de vezelmoleculen en de vezels zelf en worden zelf weer deel van de bestaande vezels. Groei, voeding, voortplanting, leven; alle levensverschijnselen zijn vezelactiviteiten.

Tijdens de ontwikkeling van een levend wezen blijven, van begin tot eind, de bouw van de delen en van het geheel onderworpen aan een bouwplan. De vezelfysiologie onderscheidt levende van dode materie. Een boeiend en gedetailleerd overzicht van Bonnets denken geeft Hall (1969–1975, 2: 29–41).

Ten slotte vermeld ik nog de medeling van de Italiaans-Oostenrijkse onderzoeker M. Fontana (XII.38), dat de lichaamsvezels (*éléments primitifs*) de vorm van gedraaide cilinder-tjes hebben (1781). Het vezelconcept verschijnt als omnivalente bouwsteen van levende organismen bij de inzet van de 19e eeuw als ‘filament’, bij voorbeeld bij Kiehmeyer en in Erasmus Darwins *biopoëtica*. Een oerelement wordt de stamvezel van gespecialiseerde filamenten. Elke groep levende wezens is in het bezit van een karakteristiek filament, een eigen vezel.

32. Cellen

De eerste in de historie van de biologie die plantecellen beschreef was Robert Hooke. In 1664 zag hij in een stukje fossiel hout poriën, dwarse en in de lengte gerichte ‘microscopical pores’. De structuur van die steen, zei Hooke, was precies gelijk aan die van allerlei houtsoorten (in: J. E[velyn]; *Sylva, or A Discourse of Forest-Trees*; 1664). Ik ontleende dit gegeven aan J.R. Bakers voorbeeldige studie van de geschiedenis van de celtheorie en benutte deze in het hier volgende nog dikwijls.

In Hooke’s *Micrographia* (1665, in 1667 een ongewijzigde herdruk) staat de eerste afbeelding van plantaardige cellen, een vergroot schilfertje kurk. De tekening werd talloze malen in historische overzichten opgenomen.

Hooke meende eerst dat zijn kurk van een soort paddestoel of schimmel afkomstig was, maar hoorde later, bij navraag, dat hij boomschors in handen had. Hij vatte zijn preparaat op als een dunne dwarsdoorsnede van een netwerk gelijk gerichte poriën, dat op een honingraat geleek. Zo’n raat is uit ‘cells’ samengesteld en daarom gebruikte Hooke ook wel het woord ‘cell’ voor de porie (*cellula*). Het zijn kanalen, vernamen Hooke’s lezers, die de Grote en Alwetende Schepper maakte om de vereiste sappen – die hij, Hooke, in ‘groen hout’ gezien had – naar de juiste plaatsen te geleiden.

Merg in bij voorbeeld varenstelen, venkelstengels en distels, en in nog andere stengel-doorsneden, stemt duidelijk in bouw met kurk overeen.

Hoe stromen de sappen door de *cellulae*? Hooke vermoedt dat dwarsklepjes die slechts naar één richting kunnen doorlaten de vloeistofstroom richten, maar hij moet toegeven dat zijn microscopen onvoldoende vergroten om de klepjes zichtbaar te maken. Zijn vermoeden steunde ongetwijfeld op de kleppen die Fabrizio, Harvey en Ruysch in dierlijke aderen hadden gevonden. Uit zijn verzuchting mag dan ook afgeleid worden dat Hooke de cells (of pores, bladders en boxes, termen die hij willekeurig gebruikte) met dierlijke aderen gelijkstelde. Ongetwijfeld was Hooke de eerste die (dode) plantecellen afbeeldde en de tekening publiceerde.

In het manuscript dat Grew in november 1671 bereikte en Malpighi hem toezond met de titel *Anatomes Plantarum Idea*, noemt Malpighi de bouwelementen van plantelichamen *utriculi* of ook *sacculi*, buideltjes of zakjes. Groepsgewijs vormen deze planteweefsels en door maceratie kunnen de *utriculi* van buurcellen worden afgezonderd. Met deze mededeling zette Malpighi de eerste ferme stap op de lange en bochtige weg naar de celtheorie.

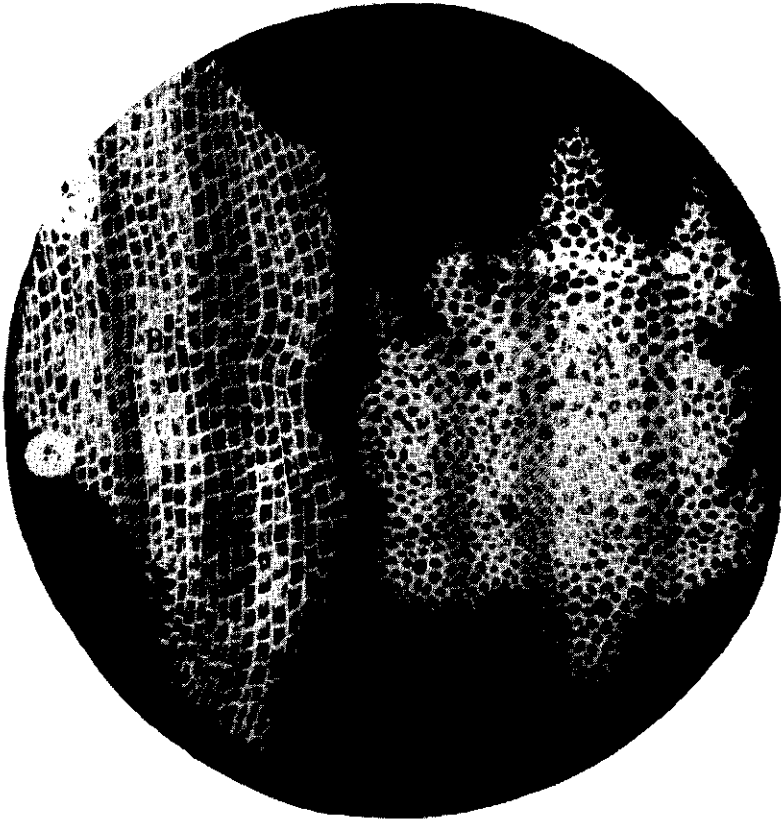


Fig. 50. De vroegste afbeelding van 'cellen' als bouwelementen van het plantelichaam (in Hooke's *Micrographia*; 1665; reprint 1961). Hooke noteerde het volgende: 'Aantekening XVIII. Over de bouw en het weefsel van Kurk en over de Cellen en poriën van enige andere schuimachtige voorwerpen. Ik nam een mooi gaaf stuk Kurk. Met een Pennemes dat zo scherp als een scheermes was geslepen, sneed ik een stukje af en daardoor werd de oppervlakte van de Kurk volkomen effen en glad. Toen ik hem daarna heel zorgvuldig met een Microscoop bekeek, leek het mij dat het kurkoppervlak een beetje poreus was, maar ik kon het niet zo duidelijk zien dat ik mijzelf kon overtuigen dat er werkelijk poriën waren en al helemaal niet hoe die Poriën er nu precies uitzagen. Omdat ik bedacht hoe licht Kurk is en hoe plooibaar, scheen het mij toe dat die structuur toch heus niet zo onnaspeurbaar zou blijken te zijn. Als ik mij er verder op zou toeleggen leek het mogelijk met een Microscoop te zien hoe het in feite was. Daarom sneed ik met hetzelfde Pennemes van de bovengenoemde gladde buitenkant een uitermate dun plakje af. Ik legde dit op een zwart preparer-schijfje, want het was een wit voorwerpje. Ik belichtte het met een sterk gebolde plat-bolle lens. Toen kon ik voortreffelijk zien dat het stukje geheel en al geperforeerd en poreus was, uiterlijk zoals een Honingraat, maar dat de poriën niet echt poriën waren en het stukje kwam niettemin in allerlei opzichten met een Honingraat overeen... Voorts bleek mij dat deze poriën of cellen niet erg diep waren, maar uit een groot aantal kleine doosjes samengesteld zijn, in een langgerekte porie door een soort scheidingswandjes ontstaan (Diaphragms) zoals figuur B laat zien die een afbeelding is van deze poriën in lengtedoorsnede.'

Het blijkt dat Hooke (de mening van sommigen ten spijt) de celvorm goed begrepen heeft. Hij gaat bij zijn interpreterende beschrijving uit van het poriën-model dat sinds Platoon en Galenus het biologische zien beheerste. Cellen zijn daarom vakjes in een porie. Harveys 'ontdekking' van het niet-poreuze hartussenschot (1628) was te nieuw en te incidenteel om het dominante poriënimago te kunnen verjagen. De cel blijft na Hooke een dood doosje totdat circa 200 jaar later de levende cel zijn intrede doet. Hooke is de ontdekker van de 'cel'.

Duidelijk is te zien dat de poriedwarswandjes fijnvezelig getekend zijn. Dit heeft Grew waarschijnlijk gesterkt in (zo niet overtuigd van) de vezelige samenstelling van plantaardige weefsels (p. 299, 548), weefsels van vezels. (Museum Boerhaave, Leiden.)

De eerste afbeelding van levende plantecellen dankt de biologie aan Grew: een doorsnede van de levende, volgroeide stengel van de Klit (*Arctium*; 1672). Plantenembryo's hebben dezelfde bouw, schreef Grew, een Mass of Bubbles. Van een zaad zijn het pluimpje, het kiemworteltje en het *Parenchyma* alle gelijk gebouwd, een Mass of Bubbles, anders gezegd, zoals blaasjes van bierschuim. Het kan niet anders of Grew heeft overwogen dat schuim nooit de stevigheid en vorm kan opleveren die een plant bezit.

De textuur van het plantelichaam die Grew zo meesterlijk afbeelde, heeft Aristoteles beschreven.

Gen. An. 762 a 19–26. 'De dieren zowel als de planten ontstaan uit aarde [element] en uit water [element] doordat in aarde water aanwezig is (p. 53). Water herbergt *pneuma* en al wat *pneuma* is herbergt zielwarmte (*thermoteta psuchikè*), zoals nu eenmaal alle dingen door ziel vervuld zijn. Zodoende nemen ze snel vorm aan als ze [door vocht zoals een embryo] omsloten zijn. Omsloten zullen de lichaambouwendende vochten warmer worden en blaasjes vormen zich zoals een schuim (*hoion aphroodes pomfolux*).'

Naar mijn mening steunde Grew zijn celconcept op deze Aristotelische tekst.

Baker kwam na een vergelijkende studie (1948: 109) tot de slotsom dat Grew tien jaar na die eerste publikatie (1682) in de begeleidende tekst van zijn meesterwerk de 'bubbles' zonder voorkeur of onderscheid 'bladders', 'cells' en 'pores' noemde en dat hij dus zijn mening van 1672 gewijzigd had (he had now acquired, however, a wrong idea of the units of plant structure). Geen kwestie van. Grew had nooit een 'right idea' over de bouwelementen van een plant. Hij vermeldde in 1682, in de begeleiding van zijn superbe tekeningen, de onmisbare bijzonderheid dat de stevigheid van de blaasjeswanden toegeschreven moet worden aan vezels. De bubbles van 1672 konden, om functioneel te zijn, die verstevigende vezeligheid niet missen en voor het overige was het Grew om het even of men de schuimgaatjes nu blaasjes, bladders, cells of pores wilde noemen. Nehemiah Grew was de vezeltheorie toegewijd en begreep daarom het kluis- of beursmodel en de individualiteit van de cellen niet waar Malpighi's maceratie-proef op opmerkelijk had gemaakt.

Veel vragen over plantecellen bleven aan het slot van de 17e eeuw onbeantwoord. Waren de cellen nu buideltjes, zoals Malpighi dacht, of slechts openingetjes tussen vezelbundeltjes, gaatjes in een kantwerk, zoals Grew dacht, of misschien buisjes met klepjes, mini-adertjes zoals Hooke dacht? Waren plantecellen het gevolg van een verschillend vlechtpatroon van de lichaamsvezels, anders dan van dieren? Waren de cellen leeg of met sap gevuld, zoals Hooke en Malpighi zagen, waren vaatbundels met lucht gevulde buisjes zoals de tracheeën van een insect (Malpighi, p. 296)? In plantecellen kon men voorwerpjes aantreffen zoals bij *Iris*, die een kristal bevatten. Van Leeuwenhoek had de kristallen gezien en nagetekend (1685).

Misschien zou een nauwkeuriger kennis van de ontstaanswijze en plaats van ontstaan van cellen een beter begrip kunnen verschaffen. Grew had in vormend hout 'lymfegangen' aangetroffen (1674–1675, p. 301) en in wortels een *cambium*. Deze term leidde Grew af van het (Middeleeuwse) Latijn: *cambire* = veranderen. In de plantenanatomie bleef de term voor een geleïchtige laag van zich vormende cellen in gebruik.

Cellen die als blaasjes in cambium beginnen, was een gedachte die Casper Friedrich Wolff (hij komt zo dadelijk te sprake) vijfentachtig jaar later uitwerkte.

Christian Freiherr Von Wolff bepleitte aan de hand van Leibniz' monadenleer (VII.1) een celtheorie, maar vond geen gehoor. Von Wolff (1679–1754), sinds 1707 hoogleraar in Halle, werd vanwege religieuze wrijvingen in 1723 ontslagen, maar in 1740 in ere her-

steld door Frederik de Grote. Hij bracht het daarna tot kanselier en de adelstand. Hoewel hij theoloog, filosoof en wiskundige was, experimenteerde Christian veel en op veel manieren met planten. Voedingsfysiologie werd het voornaamste onderwerp in zijn Vernünftige Gedanken über die Wirkungen der Natur (1719–1724). Zijn microscopische studies hadden hem overtuigd dat uit de bodem opgenomen stoffen door cellen omgezet en daarna door vaten vervoerd worden naar alle delen van een plant. Zijn conclusie dat een plant geheel uit cellen samengesteld is, was voortijdig, steunde op meer filosofie dan op degelijk vastgestelde feiten en was bovendien strijdig met de heersende vezelleer.

Alle deskundigen bleven trouw aan de gedachte dat vezels de bouwelementen van zowel planten als dieren zijn. Het boek van Chr. G. Ludwig (*Institutiones I. Historico-physicae Regni Vegetabilis*; 1742) legde het, kort na Von Wolffs vertoog, nog eens omstandig en haarfijn uit.

In 1759 verscheen Caspar Friedrich Wolffs dissertatie *Theoria Generationis*. De bijdragen daarin vervat aan de morfologie en embryologie komen aan de orde in paragraaf IX.19: hier volgt een aantekening over Wolffs aandeel in de ontwikkeling van de celtheorie.

Wolff had de colleges van Von Wolff in Halle gevolgd. Het is duidelijk merkbaar in zijn cellenstudie.

De microscoop verschafte Wolff een blik op de gebeurtenissen aan en in de top van groeiende plantestengels. Zijn enthousiasme verleidde hem tot de onvoorzichtige uitspraak, dat hij door de inzet van de microscoop geleerd had vormen en ontwikkelingen te herkennen die hem tevoren verborgen waren gebleven en die hij nu ook met het blote oog kon opsporen en verklaren. Zo'n bewering wekte wantrouwen aan zijn zorgvuldigheid.

Wolff veronderstelde dat een aan levende organismen eigen kracht, een *vis essentialis*, voedend vocht aan de bodem onttrekt en daarna door de plant transporteert. Stengeltoppen zijn de eindpunten van die voedselstroom. Daar hoopt het vocht zich op en doordat de verdamping (door de dunne opperhuid) daar ook het grootst is wordt het vocht dikker, gelei-achtiger. Zojuist aangekomen vocht- en dampdruppeltjes vormen *vesiculae* (blaasjes of cellen) in de gelei en door een stollende of verstijvende kracht ontstaan celwandjes. Die stollingskracht is zowel bij planten als bij dieren werkzaam, maar bij dieren veel minder actief dan bij planten. De celwandvorming verloopt bij elke plantesoort op de eigen manier. Als de *vis essentialis* en de stollingskracht eens nauwkeurig bekend zullen zijn, kan reeds bij de kieming de vorm en de structuur van elke volwassen plant tevoren uitgerekend worden. Wolff zou geen aanhanger van Leibniz geweest zijn als hij er anders over zou hebben gedacht.

Sapstromen en bewegende druppels duwen gangen door de gelei, zei Wolff, zodat vaten ontstaan (het aloude model voor embryonale groei volgens Hippokrates). Nieuw gevormde cellen dringen zich tussen al aanwezige, zodat de stengeltop groeit. Groeifasen van een plant verbeurten. Als de sapstroom naar de stengeltop afneemt (na het voorjaar), verminderen de bladvorming en -groei. De bloemvorming begint. Zaad en kiem zijn het gevolg van een hervatte groeiactiviteit door de aankomst van een uitgelezen voedsel, een *perfectum nutrimentum*: het stuifmeel. Na een afvalstof bij Malpighi geweest te zijn en een waarschijnlijk bevruchtend mannelijk agens bij Grew (1682) wordt het een stimulerend voedsel bij Wolff, die Zaluziansky (1592; p. 401–402) en Camerarius (1694) gelezen kan hebben.

Nordenskiöld verweet Wolff dat hij uit hoogst summiere waarnemingen vergaande con-

clusies trok, al was een verzachtende omstandigheid dat Wolffs gebrekkige microscoop een deugdelijk morfologisch onderzoek van topmeristemen verhinderde. Zijn 'absurde' vergelijkingen van plantaardige en dierlijke transportweefsels en embryonale vormen zijn even absurd als die zijn voorgangers en tijdgenoten plachten te maken, besloot Nordenskiöld, die niettemin toegaf dat Wolff de celtheorie door zijn *vesiculae* zowel aan planten als aan dieren toe te schrijven aanmerkelijk bevorderd had.

Nordenskiöld's kritische commentaar is inconsequent. Cellen en celvorming in groeiende stengeltoppen heeft Wolff misschien niet (en zeker niet goed) kunnen zien. Hij beredeneerde de vaag geziene feiten deductief en die methode voerde tot stellingen die deels onjuist en deels juist bleken te zijn, deels absurd en deels correct. Wolff mag de vergissingen, die hij evenals zijn voorgangers en tijdgenoten beging, niet zwaarder dan anderen aangerekend worden, terwijl zijn intuïtieve inzicht bij die voorgangers en tijdgenoten ontbrak. Dat is nu juist Wolffs verdienste.

Het werk van Von Wolff en van Wolff speelde geen rol van betekenis, al werd het niet geheel vergeten. Wolff kwam sterk naar voren toen J.F. Meckel terwille van de embryologie een heruitgave verzorgde, in 1774, het jaar waarin Bonaventura Corti, hoogleraar in Modena, de inhoud van een zoetwaterwiercel zag stromen en circuleren.

Van Leeuwenhoek tekende en beschreef in aansluiting op het werk van Malpighi en van Grew veel cellulaire planteweefsels (na 1713). Geleidelijk werd in de 18e eeuw begrepen dat planten uit talloze microscopisch kleine doosjes en buisjes bestaan. Een Franse onderzoeker rondde de leer van de cellige bouw van de planten af in de vroege 19e eeuw.

Ch. F. Brisseau de Mirbel (1776, Parijs – 1854, Champeret (Parijs)) was als professor en lid van de Académie des Sciences verbonden aan de Jardin des Plantes. Bij Buffons fameuze serie boeken over de dieren (X.22) behoorde een tegenhanger over de planten. *Histoire Naturelle des Végétaux* (Suites de Buffon) begon te verschijnen. Lamarck schreef de eerste twee delen en Mirbel deel drie tot vijftien. De artikels over de fysiologie en de anatomie werden geschreven door Mirbel en gepubliceerd in twee delen (1800–1806).

In tegenstelling tot velen van zijn Franse vakbroeders beschouwde Mirbel de microscoop als een geducht wapen in de hand van de onderzoeker. Zijn aanloop nam Mirbel in 1802 (*Traité d'Anatomie*) toen hij verklaarde dat de structuur van een plant met een spons vergeleken mag worden, een vloeiende schuimige slijm massa met holten (poches, vuides). De holtes lijken op cellen of buisjes, maar zijn het niet.

Dit werkte Mirbel in 1808 verder uit in *Exposition et Défense de ma Théorie Végétale* (in 1809 een vermeerderde uitgave). Overal bevindt zich, in elke plant, een vlies of membraan. Dit verschilt plaatselijk, nu eens is het uitermate fijn en dun dan weer dikker, hier draderig en elders vlak, of ook wel geplooid of gelaagd. De membraan is doorzeefd, vol holtes en gaatjes, en slap, of hard en taai.

Mirbels membraan was kennelijk geïnspireerd door Hallers *tela cellulosa*. Hoe dan ook, Mirbel wees erop dat cellen geen beursjes of blaasjes zijn (outrés ou utricules) zoals men pleegt te beweren. Over de materie van de lichaamsmembraan kon Mirbel weinig met zekerheid zeggen. Hij deed echter een opmerkelijke uitval naar de vezeltheorie.

Haller had organische vezels de grondstof genoemd van de levende wezens, vezels die door gluten samenkleven: zou hij gelijk kunnen hebben? Welnu, echte vezels kreeg Mirbel, zo verzekerde hij zijn lezers, in planteweefsels nooit onder ogen [Grew in overvloed, we moeten dat niet vergeten]. Mirbel merkte op dat zo'n vezelhypothese een aardige zoethouder is als het onderzoek doodloopt. Bij die constatering blijft het.

Nog in 1815 (*Éléments de Physiologie Végétale et de Botanique*, 2 delen) bleef Mirbel zich vol vuur verzetten tegen de opvatting dat een celwand een noodzakelijk attribuut van een cel zou zijn en liep daarmee vooruit op Schultze's definitie van 1861 (p. 564). Cambium, zei Mirbel, is kleurloos en reukloos slijm dat zoetig smaakt, slijm of sap en anders niet. Stufmeelkorrels hebben weliswaar een celwand, maar die wand is niet vergeelbaar met celwanden elders in een plant.

Een 'substance organisatrice' geeft de slijmmassa zijn vorm en structuur door middel van een membraan. Holtes en gangen in de celinhoud ontstaan door indringende vloeistoffen al dan niet bestuurd door een onbekende kracht. De mening laat zich verdedigen dat Mirbel de celleer volgens Wolff met Hallers *tela cellulosa* trachtte te combineren. Kieser verweet hem overigens in 1818 terecht dat hij nog altijd Wolffs overwonnen standpunten vasthield.

Van 1815 tot 1827 onderbrak Mirbel zijn botanisch onderzoek. In 1828 hervatte hij zijn publikaties en deelde al dadelijk mee dat hij zijn conclusies van 1815 introk. Cambium is, bij nader inzien, een bijzonder nobel sap, een kleurloos slijm waarin echter fijne lijntjes (linéamens) te zien zijn. Cambium zal zich bij al bestaand weefsel voegen. De grenslaag met het spint verandert geleidelijk in hout en de buitenste cambiumlaag wordt bast; dat alles is door de microscoop te zien. Mirbel is de eerste plantkundige die de functie van cambium goed begreep en die de zich vormende celwandjes gezien heeft.

Zijn algemeen als klassiek erkende monografie over het levermos *Marchantia polymorpha* - voorbeeldig door zijn minutieuze onderzoek van de levenscyclus, de bouw en de voortplantingswijzen - gaf hem aanleiding tot twee verreikende stellingen. De eerste hield in dat alle planteorganen uit cellen bestaan, cellen met celwandjes. De tweede dat cellen zich op drie manieren vormen: supercellulair, intracellulair en intercellulair. De intracellulaire celvorming heeft plaats omdat de celkern het begin van een nieuwe cel is. Mirbel had al in 1809 in enige cellen - zoals hij toen cellen opvatte - kernen gezien maar weinig gewicht aan hun aanwezigheid gehecht. Nu is hem echter gebleken dat binnen een moedercel de kern zich tot een nieuwe cel kan ontwikkelen, met dien verstande dat de slijmige celinhoud zelf ook binnen de moedercel een nieuwe cel kan vormen. Enige latere auteurs, bij voorbeeld Schleiden en Schwann, namen Mirbels leer van de kern als celbegin over.

Mirbels drie verschillende celvormingsprocessen heeft bij mijn weten nooit iemand au sérieux genomen; niet geheel zonder reden, want zij missen de steun van goede waarnemingen en goede afbeeldingen. Toch mag men bedenken dat de drie mogelijkheden - na de nodige correcties in Mirbels beschrijvingen - zich inderdaad alle drie in de natuur voordoen en dat de intracellulaire celvorming het model is voor de plantaardige embryozak. Mijn *Marchantia*-studie bewijst, schreef Mirbel, dat alle planteweefsels cellig zijn (1831).

Mirbel treedt in mijn geschiedenis op als een geestdriftige, rusteloos onderzoekende bioloog. De secundaire diktegroei, waarin hij warm geïnteresseerd was, leidde tot verhitte discussies met Ch. Gaudichaud-Beaupré (1789-1864) en tot een reis naar Afrika met doel de diktegroei van palmstammen ter plaatse te bestuderen. Hij bracht tegelijkertijd de eigenaardige diktegroei van *Dracaena*-stammen aan het licht. Zij bleken groepen cambiumweefsels in de schors te bezitten.

Dierlijke cellen zag Swammerdam waarschijnlijk tussen 1658 en 1668, toen hij tijdens het ontleden van een kleepluis (*Pediculus*) rode bloedlichaampjes in de darm aantrof. Hij vond ze ook in kikkers. Malpighi's waarneming (1665-1668) heb ik vermeld (p. 295). Van

Leeuwenhoek zag dierlijke eencelligen omstreeks 1674 en even te voren bloedlichaampjes toen hij zijn eigen bloed onderzocht (1673–1674). Hij zette zijn speurwerk voort door allerlei bloedsoorten zo sterk mogelijk te vergroten, zodat hij de eerste waarnemer werd van de celkern (*lumen*), een lichtend stipje in de bloedlichaampjes van de zalm en de bot (1700, gepubliceerd in 1702). De drie laatstgenoemde biologen noemden de bloedlichaampjes *globuli*, bolletjes.

Tot ver in de 19e eeuw zagen de auteurs van dozijnen verhandelingen over de microstructuur van organische materie *globuli*, *cellulae*, *corpuscula*, *fibrae*, schijfjes, Kügelchen, Körnchen, cilindertjes en wat niet al en zij jongleerden met deze waarnemingen naar hartelust. Baker schreef een overzicht (1948: 118–121). Het is achteraf gewoonlijk niet meer uit te maken of de cirkeltjes door vertekening van de gebrekkige lenzen ontstonden of inderdaad de waarnemingen van zeer kleine voorwerpjes betreffen. Onnodig hier verslag te doen van pogingen om de gerapporteerde bolletjes te identificeren. Na 1840 verdwijnen de bolletjes als gevolg van de gecorrigeerde optische apparatuur meer en meer uit de literatuur. Wel effenden de bolletjes de weg, ongemerkt, naar de celtheorie. Wolff constateerde dat dierembryo's hun groei als bolletjes begonnen (*globuli*). In het slijm van de stengeltoppen trof hij, zoals gezegd, *vesiculae* aan. Globuli, bolletjes en blaasjes vond men overal en in het begin van de 19e eeuw werden zij bijdragen tot een eerste opzet van een celleer.

33. *De aanloop naar de celtheorie*

Lorenz Oken (1779–1851), de Jenaer hoogleraar in de natuurlijke historie (1807–1819), paste Schellings Naturphilosophie in zijn biologische overwegingen toe. Hij kwam tot beweringen die in de 20e eeuw schouderophalend terzijde gelaten worden omdat zijn werken denk wijze niet aan natuurwetenschappelijke criteria voldoen. Het kan niet verhinderen dat Okens visioinaire uitspraken betrekking hebben op aspecten van de evolutietheorie, de embryologie, de morfologie en de celtheorie, en soms in verrassende mate bevestigd werden.

In Lehrbuch der Naturphilosophie (1809) sprak Oken van Bläschen die in oneindig grote hoeveelheid te zamen de levende wezens samenstellen. Hij noemde ze Zellen en zij rangschikten zich tot een celweefsel. Oken noemde dit *tela cellulosa* (Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände, 1839: 13). Met deze medeling en naamgeving droeg Oken aanmerkelijk bij tot het misverstand van latere biologen aangaande Hallers *tela cellulosa* (p. 433).

Okens Bläschen zijn bolvormige drupjes of puntjes slijm met een buitenwand (Haut) en uiterst langgerekte Bläschen of Zellen zijn vezels (*Fibrae*). Hij kon hier nog aan toevoegen dat het slijmweefsel (Schleimgewebe) van de dieren zich van het celweefsel (Zellgewebe) van de planten onderscheidt omdat het slapper (weicher) is, de kogeltjes of blaasjes (Kügelchen oder Bläschen) met elkaar versmolten zijn en inwendige holten missen. Met deze gegevens laat zich even goed ontkennen als verdedigen dat Oken de celtheorie zou hebben geconcipieerd; zijn aanspraak op prioriteit is dan ook onvoldoende onderbouwd.

In paragraaf VII.25 noem ik Dutrochet als een van de eerste onderzoekers die de celtheorie benaderde: alle levende wezens uit zeer kleine levende eenheden opgebouwd; zijn gevolgtrekking na zorgvuldig onderzoek (1824). In 1837 vergeleek Dutrochet de cellen van een speekselklier van de wijngaardslak (*Helix*) met plantecellen. Er is een duidelijke over-

eenkomst (*Mimosa*-merg en slakkeweefsel: similitude évidente). Hij merkte daarbij op dat de natuur zowel planten als dieren voor hun fijnere structuur van uniforme bouwelementen heeft voorzien. Joh. Müller maakte dezelfde vergelijking als Dutrochet in 1824 door op de overeenkomst tussen de ruggestengcellen van de Slijmprik (*Myxine glutinosa*) en plantecellen te wijzen (1835). Enige andere auteurs gaven in de jaren dertig min of meer dezelfde meningen te kennen (B.C. Dumortier, *Recherches sur la Structure Comparée et le Développement des Animaux et des Végétaux*, 1832–1835; P. Turpin, 1837).

Naar de vroegste waarnemingen van een celinhoud (Malpighi, Grew, Hooke en Van Leeuwenhoek) hoeft hier niet opnieuw verwezen te worden. Berichten uit de 18e eeuw over een slijmige celinhoud stammen bij voorbeeld van Trembley (1744) en van Duhamel du Monceau (1758), maar zulke gegevens beperkten zich tot fysische eigenschappen (doorschijnend, taai, inkrimpen (door uitdroging), kleur) en richtten zich niet op een algemene celleer.

Bonaventura Corti's beschrijving van de plasmacirculatie (*circolazione del fluido*) in de tussenknoopcellen van *Chara* (*cara*) was een wezenlijke bijdrage tot een begrip van de cel als een individueel levende eenheid (*Osservazioni Microscopiche...*; 1774). De plasmastroming was goed waarneembaar door de bewegende korreltjes van de celinhoud en Corti was zo verbaasd dat hem de adem stokte (*rimasi senza spirito*), maar niemand deelde die verbazing. Zijn bericht werd volkomen vergeten (Treviranus, VII.24). Corti (1729–1813) was abbé en hoogleraar in Modena, publiceerde weinig en zijn situatie laat zich met die van Mendel vergelijken.

A. Braun (X.28) bestudeerde celinhouden, constateerde dat zetmeelkorrels gelaagd zijn en uitte bezwaar dat 'cel' nu eens een cel met wand en dan weer een cel zonder wand aanduidde (1829), een voorbode van de latere ontwikkeling (M. Schultze, p. 564).

Felix Dujardin (1801, Tours – 1860, Rennes) was belast met geologie en chemie aan de universiteit van zijn geboortestad (1827–1834), werkte korte tijd aan de universiteit van Toulouse (1839) en werd ten slotte hoogleraar voor zoölogie en botanie in Rennes (1840). Hij verdiepte zich in het inwendige van Eencelligen, want hij wilde onderzoeken of de ruimtes in de slijmige celinhoud onderling verbonden zijn, zoals Ehrenberg meende, zodat in het inwendige van een cel een spijsverteringskanaal aanwezig zou zijn vergelijkbaar met dat van gewervelde dieren. Open verbindingen of passages in de celinhoud kon Dujardin niet aantonen, maar hij beschreef de celinhoud van Eencelligen beter dan ooit tevoren. Gewimperde Eencelligen (*Flagellatae*) zijn met een levende gelei (*gelée vivante*) gevuld, een stroperige, doorschijnende stof. Deze stof lost in water niet op, trekt zich in kogelronde korrels samen, kleeft aan prepareernaalden vast en kan dan zoals slijm in draden uitgetrokken worden, en is in alle lagere organismen tussen de overige bouwelementen aanwezig.

De levende gelei noemde Dujardin *sarcode* (1835). Hij vond *sarcode* in verschillende Wormen (*Taenia*, *Fasciola*, *Nais* en ringwormen) en in insectelarven, en kon door experimenten nog enige chemische en fysische details toevoegen. Een dozijn onderzoekers bevestigden omstreeks halverwege de 19e eeuw Dujardins mededelingen en ontdekten nieuwe bijzonderheden in de celinhoud en over celeigenschappen. In 1842 publiceerde hij fraaie afbeeldingen van stuifmeelkorrels (*Nouveau Manuel... Microscope*).

Van Leeuwenhoeks waarnemingen van celkernen (1682) werden door Trembley aangevuld. Hij zag de parelsnoervormige celkern in *Stentor* (Trompetdiertje) in 1744, maar zijn vondst werd pas in 1943 gepubliceerd. Over dezelfde waarneming berichtte O.F. Müller in 1786 (*Animalcula Infusoria...*). Müller was een hooggeplaatste politicus in Denemar-

ken, die over zijn privé-studies van ongewervelde dieren ('Wormen') en microscopisch kleine waterbewoners in zeer goede en talrijke verhandelingen berichtte. P. Coste maakte in 1833 bekend dat hij in de konijn-eicel een blaasje had gevonden dat met Purkinjes kuiken-keimbläschen (IX.20) overeenstemde: hetzelfde bijzondere blaasje bij vogels en bij zoogdieren. Een jaar later (1834) kon A. Bernhardt de aanwezigheid van de *vesicula prolifera* in de eicel van een dozijn verschillende zoogdiersoorten aantonen. Bernhardt werkte onder leiding van Purkinje in Breslau samen met G.G. Valentin, auteur van Handbuch der Entwicklungsgeschichte (1835).

Afbeeldingen van 'specks' in plantecellen (stempelkanaal van *Bletia tankervilleae*) maakte F.A. Bauer in 1802, in samenwerking met Robert Brown. Zij verschenen pas in 1830 in druk. Brown signaleerde de speck (*areola*) in cellen van veel orchideeën, lelieachtigen en andere planten, en noemde hem *nucleus* (1833). Zestien jaar later zag W. Hofmeister (1849) hoe de celkern uiteen kon vallen tot staafvormige lichaampjes.

C.G. Ehrenberg (1795–1876), hoogleraar in Berlijn, een grondlegger van de microbiologie en een bekwaam natuuronderzoeker te velde (Midden-Oosten en Centraal-Azië) beschouwde de Infusorien (hij gebruikte dezelfde naam als Müller) als 'vollkommene Organismen', dat wil zeggen dat hij de celinhoud van de Eencelligen wilde homologiseren met de lichaamsinhoud van de gewervelde dieren (1838); Dujardins onderzoek naar aanleiding van die hypothese werd zojuist vermeld. Ehrenberg zag de Stentor-kern (en de kern in veel andere Eencelligen) en beschouwde die reflecterende korrels als ♂ geslachtsorganen.

Malpighi had begrepen dat planten geordende celaggregaten zijn, veel buideltjes te zamen die zich door rotting van elkaar lieten scheiden (1675). Honderdertig jaar later, in 1805, onderzocht G.R. Treviranus (VII.24) de ontwikkeling van de Wolffse slijmblaasjes en beschreef in het derde deel van Biologie oder Philosophie der Lebenden Natur hoe hij ze in meristeem (Speenkruid) van elkaar kon losmaken. In dezelfde tijd onderzochten K. Sprengel (1802), L.C. Treviranus (1807) en H.F. Link (1807) de celvorming bij planten.

34. *Schleiden en Schwann formuleren de celtheorie*

Algemeen werden plantecellen in de eerste decade van de 19e eeuw begrepen als van een wandje voorziene, levende, microscopisch kleine eenheden die al dan niet onderling sap konden uitwisselen. Link waarschuwde voor het misverstand dat buurcellen door een enkelvoudig wandje gescheiden zouden zijn. In celweefsels zijn de scheidingswandjes gepaard, want het wandje van de ene cel ligt tegen het wandje van de volgende (1809; Nachträge zu den Grundlehren der Anatomie...). Brisseau de Mirbel erkende dat hij zich vergist had door een open verbinding tussen cellen te veronderstellen. Cellen zijn gesloten en hij verwees naar de correcte beschrijving van L.C. Treviranus – dertig jaar daarvoor – van de intercellulaire ruimten.

Hiermee zijn de voornaamste gegevens opgesomd die Schleiden en Schwann ter beschikking stonden toen zij hun celonderzoek aanpakten. Gewoonlijk worden zij als de 'ontdekkers' van de celtheorie afgeschilderd. De vergissing blijkt afdoende uit het voorafgaande, maar ongetwijfeld hebben de twee vrienden in samenwerking door hun synthese en vernieuwing van het bekende belangrijk aan de ontwikkeling van de theorie bijgedragen.

M.J. Schleiden (1804, Hamburg – 1881 Frankfurt am Main) verklaarde dat alle hogere planten aggregaten zijn van volkomen individuele, door zichzelf levende bouwelementen,

namelijk cellen. Cellen leven in tweevoud: zelfstandig en afhankelijk van elkaar als deel van de hele plant (Beiträge zur Phytogenesis, 1838). Daar was niets nieuws mee gezegd. Oken dacht er niet anders over.

Onderzoek naar de celvorming zou het best slagen waar planten hun ontwikkeling beginnen: in de bevruchte zaadknop. Schleiden zag hoe in zo'n *Cytoblastema*, een suikerhoudend elastisch slijm, slijmdeeltjes samenklonteren, zodat een *Cytoblastus* ontstaat. Een geleilaag (Gallerte) gaat de *Cytoblastus* omhullen (Gallertblase) die door binnendringende vloeistof opzwellt en ten slotte wordt de Gallertwand een stevige membraan, de celwand.

Onmiskenbaar sluit Schleidens beschrijving aan bij de resultaten van Dutrochets endosmose-experimenten (VII.22) en bij Mirbels intracellulaire celvorming. Met *Cytoblast* bedoelde Schleiden de celkern, een verdichting van het *Cytoblastema*-slijm en dit is de groeikern voor de nieuwe cel.

Zoals Hofmeister Schleidens bevruchtingstheorie verbeterde (VIII.15) zo zette hij Schleidens onbesuilde beweringen over celvorming op het rechte spoor met zijn benadering van het celdelingsproces. Hofmeister beeldde als eerste in de geschiedenis (1849) af hoe 'eiwitachtige vloeistoffen in het equatoriale vlak (Mittelraum) van een cel stollen'; de celkern lost (naar zijn mening) geheel op en twee nieuwe (dochter)kernen ontstaan.

In Berlijn microscopeerde Th. Schwann (1810, Neusz am Rhein - 1882, Keulen) bij Joh. Müller in het Anatomisch-Zoötomische Museum (1834-1839) voordat hij een professoraat in Leuven (België) aanvaardde (1839-1848). Hij was met Schleiden bevriend die hij in Berlijn had leren kennen als plantenembryoloog (1835). Tijdens een maaltijd sprak Schleiden met Schwann over de cytoblast als begin van celvorming. Schwann herinnerde zich in de ruggestreng en in kraakbeen van paddelarven (*Pelobates fuscus*, Knoflookpad) cytoblasten gezien te hebben of iets wat daarop geleek. Zouden die, als zij dezelfde waren, bij dieren dezelfde functie hebben? Zij haastten zich naar Schwanns laboratorium om zijn preparaten te bekijken en Schleiden verzekerde hem dat de paddecytoblasten dezelfde waren als de plantecytoblasten (oktober, 1838).

Na in zoveel mogelijk dierlijke weefsels overeenkomstige lichaampjes te hebben opgespoord en na zijn artikelen van 1838 waarin hij de cellulaire opbouw van dierembryo's beschreef, verscheen Schwanns *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen* (1839). Alle organismen bestaan uit dezelfde bouwelementen, cellen, levendragers, want elk levend wezen begint met één cel. Toch bestaat het dierlijk lichaam uit cellen (weefsels) en niet-cellulaire materie, die echter uit cellen voorkomt. Elementaire partikeltes, bolletjes, vormen door samenvloeiing spiervezels. Bloedlichaampjes zijn bolletjes die zich vergrootten en blaasjes werden. Een eikel is een bolletje dat een blaasje werd en vervolgens door een omhullend blaasje omwikkeld werd. Schleiden heeft het goed beschreven, zei Schwann en hij verklaarde dat de plante- en diercellen volgens een een dezelfde universele wet ontstaan, uit voor alle organismen dezelfde elementaire deeltjes. Het resultaat van de stelling dat een algemeen geldig principe het ontstaan van alle levende lichamen regelt, het principe van de celvorming... kan als 'celtheorie' omschreven worden, besloot Schwann.

Uit Schleidens en vooral Schwanns beschouwingen komt de mening naar voren dat de celkern punt van uitgang is voor nieuwe celvorming en dat in de celinhoud een kern niet gemist kan worden. Schleiden was de eerste onderzoeker die een *nucleolus* in de *nucleus* van de plantecellen zag, maar hij maakte geen gewag van de Keimfleck die in diercelkernen al dikwijls was opgemerkt. Daarentegen begreep Schwann, dat de *nucleolus* (Kern-

körperchen) zowel in celkernen van plante- als diercellen aanwezig is.

Schleidens enthousiasme werkte aanstekelijk, zo zelfs dat hij (als hoogleraar in Jena) Carl Zeiss wist te bewegen om in samenwerking met Ernst Abbe de microscopen ingrijpend technisch en optisch te verbeteren. Dat was voor de ontwikkeling van de biologie van zo groot belang, dat hij als hij niets anders bereikt zou hebben toch de erkentelijkheid van alle latere biologen verdient. Een notitie over Schleidens fysiologisch-anatomisch onderzoek staat in VII.25; hij ontdekte de schimmel in de orchideeënwortel (*Neottia*) maar begreep niet wat hij zag. C.J. Bernard (1903) bewees 'symbiose'.

Voor informatie over plantecellen volgde Schwann Schleidens aanwijzingen. Hij wilde, evenals Schleiden, het Kernkörperchen als eerste celbegin beschouwen en dacht dat het door een kristallisatie in de celvloeistof ontstaat. Die *nucleolus* (de naam gaf G.G. Valentin) vergroot zich tot kern en vervolgens vormt zich de cel. Omdat de centrale celholte als gevolg van Imbibitionsfähigkeit uitdijt (endosmose) komt de groeiende cel op volle grootte, terwijl de kern tijdelijk aanwezig is want hij verdwijnt op den duur.

Het celonderzoek stond bij Schwann tijdelijk op de voorgrond, want dierfysiologie had zijn voortdurende belangstelling. Hij ontdekte pepsine in het maagsap (1835) en bestudeerde vele jaren lang rotting en gisting. Beide processen ontstaan door Keime en *generatio spontanea* is uitgesloten (1844).

Organismen leven niet dank zij een onstoffelijke kracht; geen vitalisme en evenmin teleologie, maar materie-eigenschappen gebonden aan natuurwetten veroorzaken alle levensuitingen. Weliswaar kan geen bewijsvoering geloof aan teleologie ontzenuwen, maar het streven alleen al naar zuiver materialistisch-causale interpretaties bewerkt vruchtbaarder natuuronderzoek, betoogde Schwann.

35. *De celtheorie; Purkinje tot Hofmeister*

Johannes Evangelista Purkinje (Purkyne; 1787–1869) werd in Bohemen uit Tsjechische ouders geboren en tot geestelijke opgeleid door de Piaristen (Orde van de Moeder Gods der vrome scholen). Dit verhinderde niet dat hij de orde verliet om in Praag filosofie en medicijnen te gaan studeren; Goethe's Naturphilosophie veroverde zijn mystieke natuur. Hij wijdde zijn uitzonderlijk goede dissertatie, waarmee hij als arts doctoreerde in 1819 aan Goethe, wiens kleurentheorie hij toepaste op zijn onderzoek over de fysiologie van het zien. Purkinje bleef in Praag als anatoom werkzaam totdat hij door Goethe's voorspraak in Breslau als hoogleraar voor de dierfysiologie benoemd werd (1823). Goethe's protégé werd echter niet geaccepteerd, faalde als docent (hij sprak slecht Duits en leerde het nooit), maar was een begaafde onderzoeker. Ondanks de tegenwerking van de collega's slaagde hij erin na vele jaren van experimenteren en onderwijzen bij zich aan huis, een klein, zeer eenvoudig ingericht Physiologisches Institut in universitair verband van de grond te krijgen (1839).

Purkinje's neiging tot nationalisme, aangewakkerd door het milieu in Breslau in weerwil van zijn voorliefde voor de Duitse letterkunde (hij vertaalde werken van Goethe en van Schiller in het Tsjechisch) kwam tot volle ontplooiing na 1850 toen hij als hoogleraar naar Praag terugkeerde. Naamsveranderingen zijn een onfeilbaar symptoom van politiek-culturele onrust. Johannes veranderde zijn naam in Jan en politiek verving de wetenschap.

Veelzijdigheid kenmerkt Purkinje's biologisch levenswerk. Zijn talent voor dierfysiologie ging dat van verreweg de meeste van zijn tijdgenoten te boven. Terwijl hij nooit een

gekozen onderwerp door ver voortgezet onderzoek lang vasthield, leidden zijn studies tot opzienbarende ontdekkingen. Hij bewees de verschuiving van kleurgevoeligheid van het oog naar blauw bij verminderde lichtsterkte (Purkinje-effect). Ofschoon hij vele jaren moest wachten voordat hij een bruikbaar microscoop ter beschikking kreeg, bewees hij zijn gaven als microscopist door zijn ontdekking van de spiralende uitvoergang van de zweetklieren, de kraakbeenbouw, het voorkomen van trilharen in eileiders en bronchiën van gewervelde dieren, de gelaagde bouw van zenuwen en de middenlaag van de drievoudige schors van de kleine hersenen: grote, wijd vertakte cellen (cellen van Purkinje). In de binnenwand van de hartkamers komen bij de meeste dieren bundels vierkante cellen voor die deelhebben aan de prikkelgeleiding (vezels van Purkinje). Hij is de uitvinder van de canadabalsem als insluitmiddel voor duurzame microscopische preparaten. Het is een harssoort afkomstig van de Balsemspar (*Abies balsamea*). Deze technische voorziening heeft de microbiologie sterk bevorderd.

Hij vond het Keimbläschen (celkern) in de *cicatricula* van het kippe-ei (IX.20), zag – naar uit zijn beschrijving blijkt – de kernmembraan en het kernvocht, maar moest het bij de vermelding daarvan laten. Op 16 januari 1839 hield Purkinje een lezing voor de Schlesische Gesellschaft für vaterländische Kultur die in 1840 gedrukt werd. Cellen met duidelijke celwanden zijn Zellen, zei Purkinje, en cellen zonder zo'n wand Kügelchen of Körnchen. Plantecellen zijn inwendig vloeibaar en een vaste materie omhult de vloeistof. Bij dieren zijn vloeibare en vaste materie niet zo duidelijk gescheiden en in heel jonge materie van plante- en dierelichamen, in cambium (planten) en Protoplasma (dierenembryo's) evenmin.

Hiermee had Purkinje de term 'protoplasma' in de celleer ingevoerd. Het woord was al eeuwenlang in theologische verhandelingen in gebruik, als term voor 'wat aanvankelijk vorm verkreeg'. De verbazing van Baker (1949: 9) dat Purkinje niet naar dat vroegere gebruik verwees (astonishing fact) is overbodig. Ten gevolge van zijn scholing was Purkinje zeer vertrouwd met de term 'Protoplasma' en hij paste het woord toe met precies dezelfde traditionele betekenis, te weten cambium van planten en protoplasma van het dierenembryo. En daarom:

'De overeenstemming komt het meest duidelijk tot uiting tijdens de allereerste stadia van ontwikkeling, van planten in het cambium (in ruime opvatting) en van dieren in het Protoplasma van het embryo'.

Aldus Purkinje, die vervolgens uiteenzette dat door voortgezette ontwikkeling plante- en diereweefsels steeds meer van elkaar verschillen. Diereweefsels behouden min of meer hun embryonale toestand, want de celwand onderscheidt zich niet of slechts weinig van de celinhoud. De celtheorie van Schwann, zegt Purkinje, is een geheel andere dan mijn Körnchentheorie. Plante- en dierelichamen ontstaan uit elementaire Körnchen die bij planten Zellen worden en bij dieren al dan niet in vezels veranderen. Een jaar eerder (1838) had hij de tierische Körnchen met plantecellen vergeleken en meegedeeld dat dierelichamen uit een visceuze vloeistof (*Enchyma*), Körnchen en Fibrillen bestaan. In 1839 werd de embryonale dierlijke vormingsvloeistof protoplasma. Purkinje heeft dus nimmer protoplasma als de algemene celinhoud voor plant en dier aangewezen, hetgeen niet verhindert dat men uit zijn opvatting mag afleiden dat hij die gelijkheid wel verondersteld moet hebben.

Hugo (von) Mohl (1805, Stuttgart – 1872, Tübingen) voltooide zijn medicijnenstudie in Tübingen (1828) en vestigde zich in München. C.F.Ph. von Martius had van zijn reis in Brazilië grootse plantencollecties naar Duitland gebracht en Mohl (hij werd vele jaren

later in de adelstand verheven) werd in staat gesteld de anatomie van de palmstammen te bestuderen hetgeen een klassieke verhandeling opleverde (*De Palmarum Structura*; 1831). Daarna werkte Mohl twee jaar als hoogleraar voor de fysiologie in Bern (1832-1834) en vervolgens als hoogleraar voor plantkunde in Tübingen, waar hij zijn verdere leven doorbracht. De keuze tussen onderwijs en onderzoek die hoogleraren in de regel gedwongen zijn te doen - want het naar volle vereisten behartigen van beide laten de ambtsverplichtingen niet toe - veroorzaakte dat Mohl het onderwijs naar vermogen afschoof. Hij wijdde zich zonder restrictie aan de wetenschappelijke botanie, trouwde niet, specialiseerde zich als microscopist en verbond uiterst nauwkeurige en objectieve waarnemingen aan behoedzame interpretaties vrij van vooroordeel. Omdat hij alle tekeningen voor de illustratie van zijn beschrijvingen eigenhandig maakte - een ongebruikelijk beleid - profiteerde hij ten volle van het voordeel dat het tijdrovende zelf tekenen onderzoekers biedt. Men is gedwongen door natekenen elk detail tot in alle bijzonderheden na te gaan.

Mohl bewees dat door verdwijning van tussenschotten in een celketen spiraalvaten in planteweefsel ontstaan, zowel bij Een- als bij Tweezaadlobbigen. Dat was steun voor de leer van de in principe geheel cellige bouw van planten.

In dunne, opvolgende laagjes bekleedt de celwand de primaire lamel. Deze is niet ge-laagd, verbeterde Mohl zichzelf in 1851, want hij had tevoren verklaard dat de lamel een dubbelwandje zou zijn. De celwandstippels blijven gaatjes in de celwandlagen. Voor het ontstaan van hofstippels (in Coniferen-hout) had Mohl geen goede toelichting.

Protoplasma is, volgens Mohl, een 'trübe, zähe, mit Körnchen gemengte Flüssigkeit von weisser Farbe'. Daar ontstaat de celkern uit door samenklitten van de Körnchen en een buitenlaag die niet onmiddellijk in verband met de celwand staat en die bij de celdeling betrokken is, de Primordialschlauch, omsluit het geheel van de celinhoud.

De celdeling, oordeelde Mohl, heeft nadere studie nodig. In de vroege literatuur zijn aanwijzingen te vinden dat celdeling waargenomen werd (bij voorbeeld Swammerdam), 'maar men heeft zich nimmer van dit verschijnsel nauwkeurig rekenschap gegeven'. Mohl schreef dat de cellen van lagere planten zich delen. Een wandje bewerkt de afsnoering van nieuwe cellen van groene zoetwaterwieren (*Cladophora glomerata*, 1835). Als bron voor het ontstaan van cellen wees Mohl de Interzellulärschicht aan, een gaatjesgelei zoals Wolff beschreven had. Later, in 1852, veranderde Mohl zijn uitspraak. Interzellulärschicht is een celwandscheiding, een bindmiddel dat cellen samenhoudt. De cuticula die Brongniart beschreven had is een afscheiding van de opperhuidcellen.

De intracellulaire celvorming was, volgens Mohl, karakteristiek voor de embryozakontwikkeling van planten en zeker geen algemeen verschijnsel zodat Schleidens beweringen correctie nodig hadden. Hij onderscheidde: de celsplijting (tweedeling), de intracellulaire nieuwvorming (embryozak) en ten derde de vrije celvorming tijdens het ontstaan van varrensporen en van stuifmeelkorrels, zoals Mirbel gevonden had (1851, Grundzüge... vegetabilischen Zelle).

H. Schacht (1814-1864) studeerde korte tijd bij Schleiden en bleef daarna bij hem (in Jena) werken totdat hij - met een korte onderbreking voor een studiereis naar de Kanarische Eilanden en Madeira - hoogleraar in Bonn (1860) werd. Hij schreef over plantembryologie (1850) en in 1852 verscheen zijn omvangrijke boek *Die Pflanzenzelle*. Een *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse* (1856-1859) werd zijn levenswerk.

De 'hofstippels' die al 250 jaar geleden gezien waren en die Mohl niet had begrepen, kon Schacht nauwkeurig beschrijven. Van Leeuwenhoek had zetmeelkorrels gezien (tarwe, boekweit, bonen) en Sprengel (VIII.13) had ze als het begin van nieuwe cellen opgevat

(1812). De grüingefärbte Kügelchen die Meyen in 1837 (VII.25) min of meer juist beschreef waren door J. Pelletier en J.B. Caventou, twee Parijse farmaceuten, al van de naam chlorophyl voorzien (1817). Schacht kon noch de structuur van de zetmeelkorrel, noch van de bladgroenkorrel bevredigend verklaren en constateerde dat de celkern nooit zetmeel of bladgroen bevat.

Carl Wilhelm von Naegeli (1817, Kilchberg (Zürich) – 1891, München) zou in het voetspoor van zijn vader arts worden, maar ging bij A.P. de Candolle in Genève botanie studeren. Hij promoveerde op Die Cirsien der Schweiz. *Cirsium* is een groep distels (Samengesteldbloemigen), een plantenfamilie die Naegeli naderhand op erfelijkheidsverschijnselen onderzocht. Na studie in Berlijn en Jena (bij Schleiden) werd Naegeli docent en later hoogleraar voor de plantkunde in Zürich (1843). Behalve enige andere functies aanvaardde Naegeli een professoraat in München samen met het directoraat van de Botanische Tuin aldaar (1857), zodat de botanie in München dank zij zijn bijzondere gaven in de tweede helft van de 19e eeuw zich snel ontwikkelde, met blijvende gevolgen. Naegeli's breed en diep uitgevoerde onderzoeken en zijn inspirerende onderwijs maakten hem tot een van de meest gezaghebbende plantkundigen inzake erfelijkheidsleer (XI.20), plantenanatomie en de celleer. Mohls waarnemingen van de celdeling werden verbeterd en gecompliceerd door Naegeli, met een studie van de stuifmeelkorrelvorming bij Liliaceae (1842). Hij zag chromosomen en kon met de waarneming van die 'vergankelijke cytoblasten' niets beginnen. Van zijn bijdragen aan de cytologie volgt nu slechts een notitie over zijn onderzoek van de plantecelwand en de zetmeelkorrels in cellen.

Sedert Mohl heerste de mening dat celwand en zetmeelkorrels door *appositie* tot volle ontwikkeling komen, laagje op laagje. Naegeli verdedigde *intussusceptie*, dat is nieuw ter plaatse aangekomen materiedeeltjes dringen zich tussen de aanwezige in. Een lijvig standaardwerk over zetmeelkorrelvorming ondersteunde zijn theorie, die twintig jaar later o.a. door Strasburger omvergeworpen werd.

Moleculaire constellaties, met kristallen vergelijkbaar en dubbel straalbrekend – Naegeli werkte veel met de polarisatiemicroscopie – liggen regelmatig gerangschikt bijeen, maar zijn niet onderling gekoppeld. Zij vormen samen de celwand; zij kunnen 'micellen' heten. Bevochtigd heeft elke micel een watermantel en droog raken de micellen elkaar aan. Zij zijn de bouwelementjes van de celwand, van de zetmeelkorrel eveneens.

Het micellair-model ondervond veel kritiek. Men vond het 'nutteloze onzin', maar 20e-eeuws ultramicroscopisch onderzoek steunde Naegeli's theorie, die onvermijdelijk op onvolledige waarnemingen moest rusten. Mohls appositie-theorie laat zich met Naegeli's intussusceptie verzoenen. Ik noteer dat micel niets met 'cel' te maken heeft maar een afleiding is van *mica* (Latijn), hetgeen een splintertje of korreltje betekent.

Een mechanistisch-materialistische verklaring van de levende natuur moest mogelijk zijn, dacht Naegeli in zijn jonge jaren. Met Ueber die Aufgabe der Naturgeschichte (1844) bepleitte hij een volhardend zoeken naar nieuwe feiten die nieuwe wetmatigheden aan het licht zullen brengen. Dode en levende materie zijn wezenlijk gelijk en het paste in Naegeli's logische denktrant, dat hij *generatio spontanea* (XII.11) als een vereiste werkelijkheid beschouwde. Spontane generatie volgt uit 'de wet van de onvergankelijkheid van kracht en stof' en is een feit (Thatsache).

Pasteurs experimenten kon en wilde Naegeli niet tegenspreken, terwijl hij eigenlijk dezelfde conclusie als Pasteur trok: de onmogelijkheid van *generatio spontanea* bewezen zij niet. Geen denkbaar experiment kan zo'n bewijs leveren. Het tegendeel bewijzen lukte

Naegeli evenmin, ondanks verwoede pogingen met eencellige organismen. Fantaserend op Haeckels manier, maar veel degelijker onderbouwd, theoretisch zowel als praktisch, het accent op wiskundige en natuurwetten, bedacht Naegeli uiterst eenvoudig pre-organismen (*Probiae*), die in ontelbare menigten bijeen, zelf in afmetingen micellair, cellen zouden vormen, van het begin der tijden tot heden toe.

De gevormde cel is het begin van alle levende wezens. Natuurwetten regelen celvormen, celvermeerdering en celaantal. De groei van lagere planten toonde het voor Naegeli aan. Een Vervollkommungstrieb brengt de hoog gedifferentieerde organismen tot stand (1884) en daarmee had Naegeli de rondweg afgelegd en voltooid die zo veel grote biologen volgden en die uitkomt in de gedachtenwereld van Aristoteles.

R.L. Virchow (1821–1902) belast met de pathologische anatomie in Würzburg (1849–1856) was vervolgens aan de Berlijnse universiteit verbonden en hij verdedigde, als arts en bioloog, de Zellularpathologie (1858). Een eeuwige wet van voortgezette ononderbroken ontwikkeling (kontinuïrliche Entwicklung) beheerst de levende natuur die zich daartoe van de cel bedient. De stelling is de consequentie van Virchows formule *Omnis cellula e cellula* (1855) en sluit nauw aan bij Weismanns Keimplasmaleer (XII.48).

M.J.S. Schultze (1825, Freiburg – 1874, Bonn) was de zoon van C.A.S. Schultze, hoogleeraar in de anatomie in Greifswald. Hij studeerde bij zijn vader en in Berlijn (bij J. Müller), en doceerde in Halle voor hij naar Bonn geroepen werd (1859). Hij was een zeer bekwame microbioloog die Eencelligen (bij voorkeur Amoeben (Rhizopoden)) bestudeerde naast de anatomie van wormen en weekdieren. Micro-anatomisch onderzoek van zenuwuiteinden en van de bouw van de elektrische organen bevestigden zijn reputatie.

In zeer jonge embryo's zijn celwanden dikwijls afwezig. De celwandjes die in veel preparaten bij sterke vergroting aanwezig lijken te zijn, zijn door chemische reacties bij het prepareren ontstane precipitaten, kunstmatig gevormde membranen die in levend weefsel ontbreken. Dierlijke cellen zonder wand kunnen zich vrij vermeerderen en delen, maar die met een celwand kunnen met ingekapselde infusoriën vergeleken worden. De protoplast, gekenmerkt onder meer door onoplosbaarheid en de eigenschap zelfstandig en zonder ommanteling als een klontje bijeen te blijven, kan zich delen. Een cel niet. Eine Zelle ist ein Klümpchen Protoplasma in dessen Innern ein Kern liegt (Müllers Archiv für Anatomie und Physiologie; 1861: 1). Het was een veel betere formule dan die van De Bary, die kort tevoren (1859) de cel als een 'von anderen abgegrenzter selbständiger Protoplasma-körper' omschreven had.

In 1863 verscheen Schultze's *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen*, waarin hij de celontwikkeling van Eencelligen onderzocht. Protoplasma (Protozoon) en embryonale cellen zijn dezelfde materie. Protoplasma kan zich samen met de kern vermeerderen en leven, en beide worden bij planten al spoedig door de celwand ingesloten, zodat planteweefsels eenvoudiger, minder gedifferentieerd dan dierlijke weefsels blijven.

De eerste fase van de celtheorie werd in 1867 voltooid met een afsluitend overzicht, dat met eigen werk nog nader aangevuld was, getiteld *Die Lehre von der Pflanzenzelle* door W. Hofmeister (p. 666). Hofmeister nam de cel holistisch in beschouwing. De vorm, de rangschikking en de fysiologie (inhoud) van (plante)cellen zijn noodzakelijke gevolgen van de deelneming aan het leven van het hele organisme. Het boek is het eerste deel van het *Handbuch der Physiologischen Botanik* en de titel maakt duidelijk dat Hofmeister de fysiologie van de cel met voorrang bestudeerd wilde zien, en dit betekent protoplasma-studie.

In Engeland verscheen een jaar later Th.H. Huxleys *The Physical Basis of Life*, dat in de ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie dezelfde rol als Hofmeisters boek vervulde.

De tweede fase van het celonderzoek richtte zich op de celinhoud. In de laat 19e en 20e eeuw had een snel groeiende en verder vertakkende specialisatie plaats, gepaard aan steeds toenemende technische en chemische mogelijkheden. De protoplasma-, cytoplasma- en kernstudies verbonden door adembenemende ontdekkingen en moleculair-biologische vondsten zijn ontwikkelingen die ik onvermeld laat.

Vrijheid, gelijkheid en broederschap kan als formule gelden voor de leer van de moleculen, de deeltjes materie die samen een organisme vormen. De organen vormen een republiek en gehoorzamen geen centrale leiding, schreef een van Bichats leerlingen, die als bioloog ver bij zijn leermeester achterbleef, maar het ethische materialisme vertolkte, dat in de 19e eeuw zijn snelle opmars begon. In de biologie werd het vitalisme meer en meer teruggedrongen, maar niet zonder strijd.

De bespreking van de ontwikkeling van de biologie in de 18e en 19e eeuw betrof tot dusverre gericht onderzoek geënt op de overtuiging dat causaal-mechanistisch en materialistisch interpreteren van waarnemingen en experimenteren de levensverschijnselen ten volle kunnen verklaren. Een overzicht van biologische activiteiten uitgaande van of onderworpen aan de overtuiging dat leven meer is dan moleculen alleen, volgt nu.

36. *Vitalisme in Frankrijk (18e en 19e eeuw)*

Bioloog-vitalisten geloven in een levenskracht als de bron van en agens voor alle fysiologische levensverrichtingen, die uitsluitend in levende organismen is aan te treffen. Deze *vis vitalis* is onstoffelijk, onmeetbaar en onmisbaar. Vitalisme laat zich sedert vroege ontwikkelingsfasen in de biologie aanwijzen. Hier begint een samenvatting van een nieuw elan van het vitalisme dat in de 18e eeuw in Montpellier ontstond.

F. Boissier de la Croix Sauvages (1706, Alès (ten noordwesten van Nîmes) – 1767, *ibid.*) was hoogleeraar voor de medicijnen en de botanie in Montpellier. Zijn biograaf omschreef hem als een ‘mystieke hippocraticus’; zijn botanische werk is vooral voor de taxonomie van belang. Als medicus toonde hij zich een aanhanger en pleitbezorger van Stahls spiritualisme (XI.24). Omdat Stahl de levenskracht gelijk stelde aan een niet gestructureerde, onstoffelijke ziel (*anima*) die oorzaak en bestuurder is van alle levensverschijnselen, heette die vorm van vitalisme in Frankrijk ‘animisme’. Beschouwd in biologisch verband is animisme een christelijke variant van het hippokratische vitalisme.

Théophile de Bordeu (1722, Iseste (Béarn) – 1776, Parijs) was een dokterszoon en na zijn medicijnenstudie in Montpellier levenslang een uitstekende arts. Bij zijn studie koos hij Hippocrates als leidsman en hij keerde zich tegen Boerhaave en diens biomechanica. Stahls spiritualisme bewonderde hij, maar Bordeus geschriften kenmerken zich door een voorzichtige, schrandere benadering van problemen en terughoudendheid bij het theoretiseren (zijn vezelfysiologie wordt beschreven in VII.30).

Hij verscheen al ten tonele toen Diderots bespiegelingen aan de orde waren. We zullen hem nogmaals ontmoeten als het transformisme ter tafel komt en Bordeu een der grondslagen van het Lamarckisme verdedigt. Hij werd bij die gelegenheid wel dadelijk, schertsend schaakmat gezet door een materialistische dialectiek, maar toch . . . Het vita-

lisme liet hij niet los (XII.29), evenmin trouwens als de apostel van de Rede en de materie, Lamarck.

In 1751 verscheen De Bordeus boek over klierwerkingen. Een dierelichaam is uit organen samengesteld die elk enigermate zelfstandig zijn en elk op eigen wijze functioneren. Een hiërarchische uitwisseling, ontvankelijkheid voor samenspel voortkomend uit centrale regelingen en een eigen reactievermogen huizen in ieder orgaan. Van Helmonts kwaliteit erkende Bordeu volmondig: 'Elke eeuw heeft tenminste één zo'n enthousiaste onderzoeker nodig om de pennewippen in draf te houden'.

Speekselklieren produceren geen speeksel door mechanische druk (kauwen), maar scheiden speeksel af vanwege de hun eigen levenstaak. Zij volgen aansporingen op. Zenuwen brengen die teweeg terwijl zij veroorzaken dat de bloedtoevoer naar de klieren vergroot wordt. De klierblaasjes onttrekken aan het doorstromende bloed de stoffen die de klier later zal uitscheiden. Passieve zenuwen zijn de klieren niet, zoals Descartes en Boerhaave beweren, want een zeefwerking verklaart de verschijnselen onvoldoende. Zenuwwerkingen spelen een rol bij meer of mindere doorlatendheid, want zulke factoren vergroten of verkleinen de doorlatende poriën.

Hersenen en zenuwen beheren de samenwerking tussen de organen en ook is er een beurtelings uitzetten en inkrimpen. De autonomie van de organen kan soms daardoor duidelijk worden bij voorbeeld als de maag zich, tegen alle wensen in, omkeert. Oog en oor dwarsbomen, hunnerzijds, dikwijls de goede gang van zaken; zien en horen wijzigen soms het van nature gunstig beloop van fysisch-chemische processen in het lichaam tot een nadelig resultaat. Allerlei onstoffelijke, ongrijpbare, onmeetbare ingrepen in de levensuitingen constateerde Bordeu.

Paul Joseph Barthez (1734, Montpellier – 1806, Parijs) beëindigde twintig jaar oud zijn medicijnstudie in Parijs die hij in Montpellier begonnen was. Later was hij aldaar als hoogleraar werkzaam (1759–1780) en van 1780–1785 kanselier van dezelfde universiteit.

Hij redigeerde enige jaren het leidende tijdschrift *Journal des Savans* en werd medewerker van de *Encyclopédie*. Zijn weigering de Franse Revolutie te steunen kostte hem zijn baan, maar hij kwam er levend van af en eindigde zijn loopbaan als lijfarts van Lodewijk XVI en van Napoleon Bonaparte. Daarmee was de cirkel gesloten want hij was zijn carrière als legerarts begonnen.

Barthez oordeelde, conform zijn geestverwante collega's in de universiteit, dat Bagli-vi's, Borelli's en Boerhaave's biomechanica te kort schoot. Met Stahls animisme was het niet beter gesteld. Mechanistische en scheikundige commentaren verklaren het complex van levensfuncties in een organisme niet. Ook kan men constateren dat het denkende deel van de ziel de willekeurige bewegingen commandeert, terwijl het overige deel van de ziel onbemerkt en buiten onze wil om alle andere functies van het lichaam zou besturen. Hier ontbreekt echter elk natuurwetenschappelijk bewijs voor.

Het herkennen van kleuren, geuren, geluiden zijn voorbeelden van welbewuste ervaringsfeiten waar geen denken mee gemoeid is. Ziel, betoogde Barthez – en had het grootste gelijk van de wereld – is in de 18e eeuw na Christus een heel ander begrip dan vier eeuwen vòòr onze jaartelling. Toentertijd begreep Aristoteles dat de ziel over een meervoudige invloed en kracht beschikt. Hippokrates en hij bedoelden een levensprincipe, een 'principe vital'. De biologie van de mens en van alle dieren is bovenal en allereerst de manifestatie van die klassieke levenskracht, die onpeilbare bron van levensenergie.

In zijn *Nouveaux Éléments de la Science de l'Homme* (1778) schreef Barthez:

'De *causa* die alle levensuitingen in het menselijk lichaam voortbrengt noem ik *prin-*

cipe vital. Deze *causa* draagt allerlei namen en men mag kiezen naar eigen smaak. Ik koos *principe vital*, levensprincipe, omdat die naam een ruimer begrip toelaat dan de naam *impetum faciens* of in het Grieks van Hippokrates *to en(h)ormon* (dat wat beweging veroorzaakt), of nog andere namen waarvan de *causa* van de levensuitingen werd voorzien.'

Hiermee gaf Barthez het 'vitalisme' de naam die sindsdien gebruikt werd. De inhoud van het woord bleef, dat kon niet anders, even vaag omschreven en even gemakkelijk door iedere bioloog herkend, als steeds en Barthez ontleende zijn vitalisme rechtstreeks aan de Oudheid.

Hij schreef een half dozijn boeken van biologisch belang, medisch en religieus, en een verhandeling over Hippokrates (1801).

Marie Francois Xavier Bichat (1771, Thoirette - 1802, Parijs) was de zoon van een arts en studeerde medicijnen in Montpellier en in Lyon. Het was tijdens de Franse Revolutie. Lyon werd belegerd, tot overgave gedwongen (1793) en de jonge Bichat kon zich overtuigen dat de voorvechters van Rede even vastbesloten hun medemensen keelden als nog niet zo lang geleden de voorvechters van de Kerk. De stad waar hij woonde (Lyon) en het ziekenhuis waar hij werkte werden 'te vuur en te zwaard' verwoest. Bichat zette zijn studie in Parijs voort. Hij bleek de beste leerling van P.J. Desault te zijn, de vermaarde chirurg van het Hôtel Dieu, werd diens assistent en onderwees medische studenten die hem op handen droegen. Desault stierf in 1795; Bichat zette zijn werk voort, publiceerde de nagelaten manuscripten en zorgde voor de nabestaanden.

In 1797 begon hij zijn colleges over anatomie en fysiologie. Dag en nacht onderzoekend, overdenkend, schrijvend heeft hij zich doodgewerkt. Hij stierf aan een kwaadaardige koorts, misschien een infectie in de snijzaal opgelopen, waar hij elke dag en vele nachten secties deed. Hier volgen hoofdzaken uit zijn klassieke boeken.

De vroegste indeling van de dierlijke weefsels stamt van Aristoteles. Het is nauwelijks een 'indeling': uiterlijke eigenschappen, functies en de rol die organen spelen in het geheel van het organisme leiden tot een groepering die naar de maatstaven in het einde van de 18e eeuw eigenlijk geen rangschikking is. Fallopius (p. 256), vervolgt Bichat, blies de vrijwel vergeten Aristotelische schets weer enig leven in en maakte bovendien een begin met het onderscheiden van bestanddelen van organen. Na deze uiteenzetting stelde Bichat een nieuwe aanpak voor. Een collega-chirurg (Ph. Pinel) was het opgevallen dat soms een zelfde ziekte overeenkomstige beschadigingen in verschillende organen veroorzaakt. Waren die vliezen, die weefsels, dan identiek omdat zij op dezelfde ziekte op gelijke wijze reageren, ook al bevinden zij zich op verschillende plaatsen in het lichaam?

Bichat begon een onderzoek van ieder weefsel dat hij door het te bezien onderscheiden kon - hij weigerde een microscoop te gebruiken - en stelde ze alle bloot aan allerlei invloeden (lucht, warmte, zuur, loog, zouten, droogte, rotting). Hij toonde aan dat overeenkomstige weefsels overeenkomstig reageren op uitwendige invloeden. Het leidde tot de volgende slotsom: organen zijn uit weefsels opgebouwd en daarom zijn weefsels de bouwstenen van het lichaam. Organen verschillen in bouw en functie naarmate zij verschillend van samenstelling zijn, dat wil zeggen samengesteld uit verschillende weefsels in verschillende hoeveelheden.

Weefsels kunnen beenachtig, kraakbeenachtig, zenuw-, bloedvat-, spier- of klierweefsel zijn: eenentwintig weefselsoorten kan men onderscheiden.

Newton, verklaarde Bichat, heeft ons geleerd dat de Schepper aan weinig *causa's* een

verbazingwekkende hoeveelheid van effecten gekoppeld heeft. De scheikunde laat het zien in de dode natuur. Een gering aantal eenvoudige stoffen maakt door verschillende combinaties talloze verschillende stoffen, maar daarbij blijven de samenstellende stoffen zelf onveranderd. Evenzo stellen de 21 homogene weefsels (*membranes simples*), de heterogene organen samen. Vorm wijzigt de aard van een weefsel niet.

Voeding en groei (*anima vegetativa*) verzorgen de spijsverterings-, bloedsomloop- en ademhalingsorganen. Gewaarwordingen en (gemoeds)bewegingen (*anima sensitiva*) verzorgen het spier- en zenuwstelsel. Verstand (*anima rationalis*) is de functie van de hersenen. Bichats leer en methode bevorderden de vergelijkende anatomie en, later, de fylogenie.

Bloed is de gemeenschappelijke bron. Elk weefsel ontvangt uit het bloed grondstof voor zijn opbouw, kiest uit het bloed op eigen wijze stoffen die het vasthoudt of afstoot. Het levensgedrag van de weefsels is het uitgangspunt voor het levensgedrag. Het scheikundig onderzoek van samengestelde stoffen verloopt niet anders dan het onderzoek van de organen om de samenstellende weefsels af te zonderen en te onderscheiden. Weefsels zijn 'organische' elementen.

Maat en gewicht, natuur- en scheikunde, moeten de empirie en de experimenten (waarbij vivisectie een hoofdrol speelt) leiden en begeleiden, en de resultaten binnen hun bereik verklaren.

Zo verving Bichat de Aristotelische gezichtspunten door een vergelijkende histologie die experimenteel uitgewerkt moest worden terwijl hij het Aristotelische, holistische model handhaafde. Zijn werkwijze verbond anatomie en fysiologie in moderne zin.

Elk bestanddeel (*élément*) moet getoetst worden, volgens aard, functie, verwantschap en vooral volgens de eigen levenskracht (*force vitale*). Als de natuurkunde de voorloper van de fysiologie geweest zou zijn, merkte Bichat op, dan zou men geloofd hebben dat de rivieren stroomden door de pressie (*action tonique*) van hun oevers en dat planeten bewegen door een wederzijdse prikkeling uit de verte. Een immanente kracht veroorzaakt echter de levensbeweging.

Bovendien verschillen organen onderling, vulde Bichat aan, niet alleen voor de rangschikking van weefsels en vormende vezels maar ook door de aard van die vezels zelf, te weten: zowel in structuur als in textuur.

De verwijzing naar en erkenning van de vezeldiversiteit herinnert sterk aan vroege vormen van de molecuultheorie, zelfs aan de monaden. Dit verhinderde niet dat Bichat tussen de levende vezels en moleculen als samenstellers van het levende lichaam, een niveau invoegde om tot een organisch gecorreleerd levend wezen te geraken: de weefsels die de moleculaire materiële en specifieke eigenschappen tot uiting brengen nadat en omdat de samenstellende moleculen karakteristiek geordend zijn. Dit zijn karakteristieke levensverschijnselen.

Treedt de dood in, dan ontbinden organen en weefsels terwijl de moleculaire orde en de levensactiviteit verloren gaan. Levenskracht (*force vitale*) brengt de hele organisatie van het levende wezen tot stand en houdt die gaande. 'La vie est l'ensemble des fonctions qui résistent à la mort'; het leven is het geheel van de functies die de dood weerstreven (1802). Leven is vechten tegen de dood, zei vitalist Bichat, een levenslange strijd die de dood wint want een kenmerk van levenskrachten is dat zij verslijten. Dode natuurkrachten blijven constant.

Hij was de eerste die zonder de term of wet te kennen, de entropie signaleerde als levenssymptoom, die de doorslaggevende betekenis van de tweede wet van de thermodynamica

begreep. Bichat formuleerde zijn visie naar het fatsoen van zijn tijd: de krachten van de dode natuur, herkenbaar aan de hand van de wetten van de chemie en de fysica bestrijden het verbond van de levenskrachten der levende wezens.

Levenskrachten wijzigen zich niet slechts metertijd, zij wijzigen zich ook lokaal. Als bij voorbeeld een speekselklier verwijderd wordt, zal de speekselklier aan de andere zijde krachtiger werkzaam zijn en het tekort aanvullen. Meer nog, levenskrachten laten zich niet van levende weefsels scheiden en bezitten een eigen initiatief. Fysische en chemische krachten zijn inert, dood en komen slechts aan het licht als experimenten hen oproepen en aanwijzen. De affiniteit tussen waterstof en zuurstof blijkt slechts nadat het onmisbare experiment de vorming van water uit de twee gasen, laat plaatshebben.

In 1800 legde Bichat zijn geloofsbelijdenis af (*Recherches . . .*, Art. 7, 9):

‘Fysica en chemie zijn buurwetenschappen omdat gelijksoortige wetten de verschijnselen die zij bewerkstelligen, besturen. Een hemelsbreed hiaat scheidt hen van de wetenschap over levende organismen ten gevolge van een niet meetbaar verschil tussen hun wetten en de wetten van leven. De stelling dat de fysiologie de fysica zou zijn van de dieren geeft een uitermate vertekende voorstelling van de inhoud van de fysiologie. Omgekeerd zou ik net zo goed kunnen beweren dat de astronomie de fysiologie van de sterren is.’

Animale organen laten zich dadelijk herkennen omdat zij gepaard aanwezig zijn; de vegetatieve (hart, maag) zijn enkelvoudig. Laatstgenoemde hebben geen rust nodig en functioneren ononderbroken (bloedsomloop, spijsvertering). Animale organen, daarentegen, moeten nu en dan hun werkzaamheid onderbreken. Naar Aristotelisch-Linneaans model stelde Bichat een ordening voor van de levenskrachten die (vanzelfsprekend) op fysiologische verschijnselen moet rusten en daarna door morfologische bijzonderheden gesteund en nader verklaard wordt.

Bichat was een volgeling van Stahl (XI.24) en geloofde aan een alomvattende levenskracht. Zijn conclusies verkiezen de systematiserende methode van land- en tijdgenoten boven een romantische levensbeschouwing zoals van bij voorbeeld Lamarck.

In 1800 verschenen *Traité des Membranes* (weefsels) en *Recherches Physiologiques sur la Vie et la Mort*, in 1801 *Anatomie Générale*, van 1801–1803 *Anatomie Descriptive*. De Eerste Consul Napoleon Bonaparte, een meester in het herkennen van kwaliteit, hoorde van Bichats dood (1802) en merkte op: ‘Hij viel op een slagveld waar velen sneuvelen. Niemand heeft zoals hij in zo korte tijd zo veel goed verricht.’

Bichats beste leerling was H.M. Ducrotay de Blainville (1777, Arques (Normandië) – 1850, Parijs), een landjonker die naar Parijs kwam nadat de kloosterschool waar hij zijn opleiding ontving (Rouaan) ten gevolge van de Revolutie gesloten was. Hij leefde daar van de hand in de tand, totdat hij bij toeval een voordracht van Cuvier bijwoonde. Op dat ogenblik werd biologie zijn roeping en daarom studeerde hij medicijnen. Hij wist Cuviers aandacht te trekken, een aandacht die zeker gesterkt werd door Blainville’s genealogische en geografische herkomst.

Ongetwijfeld gaven zijn ijver en onmiskenbare talenten de doorslag om Cuviers steun te behouden. Jarenlang werkten Blainville en Cuvier samen, Blainville eerst als assistent en later op meer gelijke voet aan het Collège de France en het Muséum d’Histoire naturelle. Evenals Cuvier had Blainville een intense belangstelling voor de zee kustfauna van Normandië, een voorkeur die hij zijn leven lang trouw bleef. In 1812 werd Blainville hoogleraar voor de anatomie en de dierkunde en in 1830 voor de conchyliologie (schelpenkunde) aan

het Muséum als opvolger van Lamarck. Als vergelijkend anatoom volgde hij Cuvier op in 1832. Lang tevoren was de verhouding tot Cuvier al verkoeld en verkeerd in onenigheid, die tot een van de onder biologen klassieke ruzies uitgroeide. Minachting en haat vervingen de wederzijdse erkenning van elkaars verdienste.

Blainville was een schrandere en vinnige hoogleraar, die zijn gehoor tot geestdrift kon brengen en was bovendien een toegewijde onderzoeker, beter in anatomische en fysiologische bezigheden dan in theoretiserende overwegingen. Zijn theoretische beschouwingen waren dan ook weinig origineel of vernieuwend. Blainville en Comte de positivist, waren nauw bevriend. Ofschoon Blainville vitalistische opvattingen onderschreef – enige karaktertrekken van Bichats en van Bernards werk zijn in Blainville's betogen terug te vinden – beïnvloedde het materialistische denken zijn conclusies.

Een dier bestaat, naar Blainville's overtuiging, uit organen die samenwerkend kracht of vermogens oproepen, zoals de spijsvertering en de voortbeweging. Organen verkrijgen daartoe de geëigende vormen, passend in het inwendige bestel en in relatie met het uitwendige (het milieu). Voorgangers hebben er terecht op gewezen, merkte Blainville op, dat de wetenschap over dieren beoefend moet worden door waar te nemen, te experimenteren en logisch te concluderen. Anatomie is statische biologie en fysiologie dynamische.

De microscoop hanteerde Blainville met enige vaardigheid en hij kon daarom met veel meer zekerheid (cel)weefsel aanwijzen als bouwmaterialen van alle organen. Heel dunne netvormige vliezen verdelen het lichaam en al zijn bestanddelen in talrijke compartimentjes (Haller, VII.3). Daarbij moeten een aantal verschillende weefselvormen onderscheiden worden. Het model van de lichaamsopbouw volgens Blainville is identiek met dat van Bichat, maar Blainville definieerde beter en fundeerde beter omdat hij zoveel hij kon de celleer volgde. Niettemin trok de aldus herziene weefseltheorie weinig aandacht, misschien doordat de eigenlijke overtuigingskracht van de reden tot herziening niet groot kon zijn. Dierlijke cellen zijn nu eenmaal zeer veel moeilijker te onderscheiden dan plantecellen, zeker in Blainville's dagen.

Nieuwe moleculen komen voortdurend het lichaam binnen en oude verlaten het, terwijl steeds door fysische gebeurtenissen warmte en beweging ontstaan. Een ononderbroken wisseling van chemische reacties voltrekt zich *in situ*, dat wil zeggen door een ingeboren levendrift. Algemene krachten (*forces générales*) moeten onderscheiden worden van de bijzondere levenskrachten (*forces vitales*). Beide zijn raadselachtig. De eerste groep laat zich echter kwantificeren en de laatstgenoemde slechts in geringe mate, bij enige benadering, omschrijven. Beide krachtvormen zijn in het levende lichaam werkzaam.

Leven manifesteert zich verschillend in verschillende organen, afhankelijk van het aandeel van beide krachten bij het bereiken van het resultaat. Opbouw (*composition*) en afbraak (*décomposition*) zijn beide voor het leven karakteristiek. Excretie en voortplanting plaatste Blainville beide in de rubriek 'afbraak'. De voortbewegingsorganen staan in relatie met de voedingsorganen. Het laat zich verdedigen te denken dat Blainville zich met die opvatting naar Aristoteles wilde richten; de functie van de voortbewegingsorganen is immers toegespitst op voedselverwerving. Het spijsverteringsproces is het best te beschouwen als een voortdurende voedselverplaatsing (hier krijgt Blainville's harmonisering een romantisch trekje). De titel van een van Blainville's voornaamste boeken werd aan Aristoteles ontleend: *De l'Organisation des Animaux* (1822).

Dieren moeten naar uitwendige morfologische normen in groepen gerangschikt worden (Cuvier had een tegengestelde mening). Het is mogelijk reeksen op te stellen van dieren die onderling slechts heel weinig verschillen, maar soms treffen we grote verschillen aan,

dieren met een sterk afwijkende bouw en een sterk afwijkende levenswijze. Zo'n anomalie is bij voorbeeld de vleermuis onder de zoogdieren, en ook de mol, de luiaard en de rob, of in de vissenreeks de vliegende vissen. Zulke zijsprongen worden van buitenaf opgedwongen, het algemene bouwplan is echter opgelegd en onwrikbaar (*Ostéographie*; 1839). Gedurfde standpunten schuwde Blainville niet: zoals het zonnestelsel door de zwaartekracht geregeerd wordt, zo beheerst de 'sensibilité' de plaats van een diergroep in het dierenrijk (het wil mij toeschijnen dat behalve Haller ook de Naturphilosophen aan Blainville's inspiratie hebben bijgedragen). Men moest overigens besluiten, naar Blainville in zijn driedelige *Histoire des Sciences Naturelles* (1845) uiteenzette, dat de geschiedenis van de biologie de juistheid van de katholieke leer bewezen heeft. Een biohistorische studie van de pogingen, met onregelmatige tussenposen ondernomen, door biologen om biologie en bijbel of kerkleer reciprook te verzoenen zou een omvangrijke en fascinerende publikatie opleveren, indien het onderzoek chronologisch en vergelijkend uitgevoerd wordt.

Vijfenzeventig jaar na Bichats dood verscheen *Leçons sur les Phénomènes de la Vie* (1878–1879; *Lessen over Levensverschijnselen*) door Claude Bernard. Zijn boek voerde het vitalisme naar een nog niet bereikte hoogte. Het was een hernieuwd en hervormd vitalisme dat hij als *déterminisme* doopte en omschreef.

37. *Claude Bernard ontmoet Aristoteles*

Claude Bernard (1813, Saint-Julien (Rhône) – 1878, Parijs) kreeg dank zij de hulp van een pater een bescheiden opleiding: zijn ouders waren keuterboeren. Hij begon als bediende in een apotheek in Lyon en probeerde tevergeefs als schrijver wat verder te komen. Met inzet van alles wat hij op kon brengen, slaagde hij erin een medicijnenstudie te Parijs te voltooien. Magendie accepteerde hem als assistent. Het werd de opstap naar een reeks benoemingen, onder meer na een artspraktijk in het Hôtel Dieu. Sinds 1848 was hij plaatsvervanger van Magendie aan het Collège de France, in 1854 hoogleraar voor de fysiologie aan de Sorbonne en 1855 volgde hij Magendie op voor de experimentele geneeskunde. In 1868 aanvaardde hij een professoraat aan de Jardin des Plantes, een positie die hem enigmatische liet ontsnappen aan de kuiperijen en ruzies in medische kringen te Parijs. Hij kreeg gelegenheid om te werken als bioloog en de weerzinwekkende wreedheden gebruikelijk bij de uitoefening van vivisectie in de 19e eeuw buiten de deur te houden. F. Magendie (1783–1855) had zich blijvend de reputatie verworven van de meest harteloze en verwoede vivisectionist die ooit in de historie van de biologie werkzaam was.

Bernard was een rustige, teruggetrokken, steeds bezige, geniale onderzoeker die levenslang in miserabele laboratoriumhokken moest werken en nimmer zijn wetenschappelijke keus of toelag door maatschappelijke ambities liet krommen. Bernards reputatie als bioloog, zijn karaktereigenschappen en zijn gaven als spreker en schrijver, symboliseren een voorbeeldige geleerde.

Het bezonnen samengaan van proefondervindelijk onderzoek en theoretische beschouwingen kenmerkt Claude Bernards werkzaamheid. Hij zocht een sluitend systeem dat alle levensverschijnselen zou bundelen tot een eenheid, een organische samenhang.

De vondsten en gedachten van zijn voorganger Bichat schenen hem ontoereikend en de beweringen van Cuvier achtte hij geen haar beter. Bernard stelde zich nadrukkelijk teweer tegen een twijfelend omzeilen van ongrijpbare levenskrachten en tegen vrijblijvende algemeenheden. De goede en enige weg is het de onmiskkenbare levensuitingen te analy-

seren en tevens de uit analyse verkregen meningen experimenteel op de proef te stellen. Analyserend en vergelijkend waarnemen wat levenskrachten bewerkstelligen is passief experimenteren en actief experimenteren is het storen van het natuurlijke beloop door een of andere ingreep. Gekoppeld zullen zij inzicht verschaffen.

Voedingsfysiologie heeft Bernard meestentijds bezigehouden. De lever, magisch orgaan sedert Galenus hem als bloedmaker had aangewezen, kreeg in de 17e eeuw door De Graafs en Bartholins proeven aandacht en werd wat beter bekend, maar was een onredelijk groot en geheimzinnig werkzaam orgaan gebleven. Bernards werk bracht in het volle licht dat de lever een 'vrai laboratoire vital' is, een centrum van levensbelangrijke processen en niet zo maar een gal-afscheider, een uitscheidingsorgaan van afval. Hij bewees (1855) dat de lever een knooppunt van de eerste orde in de keten van spijsverteringsorganen is. De lever zondert een koolhydraat af (l'amidon animal), bewaart het en stelt het beschikbaar bij een eventueel tekort ergens in het lichaam.

Een beschadiging van het verlengde merg (Bernards 'suikersteek') veroorzaakt een vorm van suikerziekte. Vetvertering door pancreassappen, onderzoekingen over veelzijdige functies van het sympatische zenuwstelsel (vaso-motorische en reactie-remmende zenuwfuncties aangetoond), onderzoek over de effecten van gifstoffen en van verdovende middelen trokken wijd en zijd aandacht en bevorderden zowel de biologie als de geneeskunde aanmerkelijk.

Bernards onderzoekmethoden verschilden niet van die van de materialisten, maar hij ging uit van, en richtte zich op een daadwerkelijk aanwezig levensprincipe. Eigenlijk had Bichat niets anders bedoeld dan Bernard, maar de laatste kon, ruim een halve eeuw later, na de verbazende ontwikkeling van fysica, chemie en de bijbehorende technieken veel meer veel beter ondernemen.

Laat ons leven niet definiëren; want dat kan niet, het gaat ons kunnen verre te boven, maar gedrag, kracht en reikwijdte van leven laten zich wel onderzoeken. Vier aspecten verdienen aandacht: 'organisation, génération, nutrition' en 'évolution' (organisatie, voortplanting, voeding en embryonale groei).

Het Heraklitische model van niet aflatende strijd tussen levende en dode krachten dat Bichat uitgewerkt had, verving Bernard door een nieuwe visie. Levenskrachten gehoorzamen wetmatigheden gelijk aan die welke de natuur- en scheikunde eigen zijn, want levenskrachten zijn aan materie gebonden. Lotgevallen van de materie verschillen niet van die van de levende stof, maar de veranderingen die levenskracht teweegbrengt en kenbaar maakt door tussenkomst van dode stof zijn meer dan veranderingen als gevolg van reacties door dode stoffen. Levenskracht bewerkt bij voorbeeld dat herbouw en afbraak elkaar afwisselen. Groei en ontbinding, eeuwig herhaald, karakteriseren leven. Deze voortgezette wisseling is even zeker als de uitwerking van de natuurwetten in de dode natuur en de naam 'déterminisme' past dan ook op het vaststaande verloop van de levensprocessen.

Claude Bernard toonde courage door op te merken dat theorie geen 'mystiek' behoefde te zijn (de dooddoener van de orthodoxe materialisten) en zelfs dat abstracte beschouwingen bij biologisch onderzoek onmisbaar zijn. Bouwen op bekende feiten krijgt betekenis als een concept, een theoretisch vermoeden zo'n aanpak richt en stimuleert. Feiten jagen, oogsten en optasten is zinloos als niet tevens een overkoepelende theorie, een hypothese of een verder reikende, verbindende visie die (nog) niet door feiten onderbouwd is, die blinde feitenvoorraad vergezelt, en het omgekeerde is niet minder waar.

Een nadere precisering van zijn standpunt bracht Claude Bernard tot een Platonisch-Aristotelische slotsom:

'De levensverschijnselen zijn weliswaar fysisch-chemisch vast verankerd, maar bovendien scharen zij zich in een rangorde en volgen zij elkaar op als schakels in een keten, een tevoren vastgelegde ordening gehoorzaamend. Eeuwig herhalen zij zichzelf, precies bemeten, regelmatig, onveranderd, en zij brengen een onderling samengaan tot stand die als resultaat de organisatie en de groei van het levende wezen beoogt, dier of plant. Het is alsof vooraf een ontwerp van elk levend wezen en elk orgaan bestaat, zodanig dat, afzonderlijk beschouwd, elk voorval in de lichaams-huishouding aan de dode natuurkrachten kan ontsnappen. Beoordeeld naar de betrekkingen van elk voorval met andere voorvallen blijkt levenskracht over een eigen, bijzonder vermogen te beschikken. Dat vermogen schijnt door een of andere onzichtbare gids op de ingeslagen weg gezet te zijn en gevoerd te worden naar de plaats die het zal innemen.'

Monod (1967 en 1970; zie ook Van den Berg 1984: 61–62) gaf het door Bernard beschreven levensproces de naam 'téléonomie', en ik slaag er niet in mijzelf duidelijk te maken in welke opzichten Bernards betoog de Aristotelische *causa finalis* weerspreekt.

Welbeschouwd, hervatte Bernard zijn overwegingen, is een lichaam niets anders dan een raamwerk van anatomische elementen (*Leçons de la Physiologie Operative*; 1879), elk element met een eigen levensgedrag. Zij ontstaan, volgroeien en vergaan; elk levend wezen is gebundelde elementenlevens die in harmonie samengaan.

Het zijn gezichtspunten die zich goed laten aansluiten zowel bij stellingen van Boerhaave als van Bichat. Een levend organisme, legde Bernard nog uit, lijkt op een samenleving waarin allerlei fabrieken aan alle burgers datgene verschaffen wat zij nodig hebben: bekleeding, brandstof, voedsel enzovoorts. De rol die elk lid van die samenleving vervult, moet door experimenten aan het licht komen. Onderzoek eerst het stelsel in het algemeen, dan de daartoe behorende organen afzonderlijk, vervolgens de weefsels en ten slotte de cellen waar het leven in huist. Bernard was holist.

Zoals gezegd, bij hogere dieren zijn de levensverrichtingen onderling volstrekt afhankelijk. Zij leven slechts doordat de bindingen in de gegeven rangorde leiden tot het levende geheel. Iedere cel mag dan autonoom zijn, hij voegt zich toch naar de vereisten van de gemeenschap. Deze wederzijdse verbindingen maken het fysiologische onderzoek zeer veel ingewikkelder dan directe, geïsoleerde, fysische proefnemingen. Elk verschijnsel afzonderlijk laat zich niet manipuleren. Breekt de samenhang, dan breekt het levensverschijnsel. Daarom kan de fysiologie van een orgaan nimmer begrepen worden als het gescheiden is van de relaties met het hele overige organisme. Zelden kan een verschijnsel doorzien worden louter doordat het zich aandient en opgemerkt wordt.

De biologie ziet zich genoodzaakt experimentele methoden passend op de dode natuur te benutten, terwijl de eigen, bijzondere levenssituatie bestaan blijft. Door na ontregeling van het natuurlijke, levende, organische beloop van eenvoudige feiten te constateren, te ordenen, en te vergelijken kan het kluwen van gelijktijdige processen in een organisme ontward worden. Beschadiging of verwijdering van organen of van orgaangedeelten toont aan welke rol zij speelden. Als een orgaan door ziekte beschadigd wordt komen eveneens gegevens beschikbaar, zodat steeds het zieke met het gezonde vergeleken moet worden. Om de werking van een machine en de bijdrage van elk van zijn onderdelen te begrijpen, moet telkens een onderdeel worden uitgeschakeld en moeten de gevolgen worden vastgesteld.

Met behulp van deze gedachtegang kan Bernard een onderscheid maken tussen uitscheidende organen (excretie) en afscheidende organen (secretie); de laatste zijn vooral

klieren die stoffen onttrekken aan de omgeving en deze tot andere verwerken. Excretieorganen zullen of stoffen opleveren die af- of uitgestoten worden, of stoffen die andere organen nodig hebben en dus inwendig verwerkt worden. Gal is daarvan een voorbeeld.

Beschadigingen kunnen van mechanische of van chemische aard zijn. Gif blijkt dikwijls gericht en specifiek bepaalde weefsels of organen aan te tasten. Een goed voorbeeld is koolmonoxide, dat zich juist aan rode bloedlichaampjes hecht en ze onbruikbaar maakt. Talloze experimenten met chemische verbindingen zijn noodzakelijk en mogelijk, en een belangrijk voordeel is dat in veel gevallen orgaanstructuren daarbij onveranderd kunnen blijven. Goed gedoseerd laten chloroform en ether de ademhaling van planten ongemoeid, terwijl de fotosynthese toch geheel tot stilstand komt. Zo kon Claude Bernard bepalen in welke mate chlorofylactiviteiten betrokken zijn bij gaswisseling en voedselvorming in groene plantedelen. Men hoefde slechts een plant onder fotosynthese-narcose te vergelijken met een in licht normaal levende plant.

Briljant was Claude Bernards analyse van het levende organisme in relatie met het milieu. Eigenschappen van de omgeving roepen reacties van het organisme op. Een wijziging van het milieu als geheel of van een of meer van zijn bestanddelen (zoals lucht, water, druk, temperatuur, gassen) veroorzaakt gewijzigd tegenspel van het organisme. In zijn *Lessen over de Eigenschappen van Levende Weefsels* (*Leçons sur les Propriétés des Tissus Vivants*; 1866) leert Bernard dat leven noch uitsluitend binnen het organisme werkzaam is, noch alleen aan de buitenzijde, in het milieu. Leven maakt zich kenbaar door contact van een binnen met een buiten. Door een levende materie bloot te stellen aan allerlei milieucondities zullen de reacties van het binnen gegevens zijn voor de functies en de betekenis van de organen en, omgekeerd, van de invloed van de milieuwijzigingen op het hele organisme.

Bernard onderscheidt een 'milieu cosmique' – al wat buiten het levende wezen is – en een 'milieu intérieur' – het binnen van een levend wezen. Lagere dieren en planten bestaan uit weinig cellen of weinige cellagen. Hun hele lichaam staat in direct contact met het milieu cosmique, of bijna het hele lichaam, hetgeen wil zeggen dat vrijwel de hele lichaamsinhoud zonder intermediaire organen met het milieu kan uitwisselen. Indien het organisme uit weinig cellagen bestaat zal de uitwisseling toch, zij het wat vertraagd, langs directe weg plaatshebben.

Het lichaam van hogere dieren is, echter, veel meer gedifferentieerd, inwendig veel ingewikkelder samengesteld en daardoor ontstaat een inwendig milieu dat slechts door een buitenste laag, door een afschermdende huid, met het milieu cosmique in contact komt. Zodoende is het inwendige van de mens en van hogere dieren een milieu intérieur, dat vrij en onafhankelijk van het milieu cosmique de organen in staat stelt te functioneren. Hier is het milieu intérieur evenwichtig, gelijkmatig, gelijkblijvend en gebalanceerd, buiten onmiddellijk bereik van het milieu cosmique.

In dat milieu intérieur zijn de organen werkzaam, beschut tegen de voortdurende wisselvalligheden van het milieu cosmique. Hogere dieren leven in zichzelf, in een eigen binnenwereld die door een buiten, een milieu cosmique buiten de grens, omgeven is. Het leven van hogere dieren voltrekt zich autonoom. Lagere organismen zijn echter altijd dadelijk afhankelijk van het milieu cosmique en sterven of gaan over in een rusttoestand die de dood nabij komt zodra het milieu daartoe aanleiding geeft. Een hogere differentiatie en een meer complexe bouw vergroten de onafhankelijkheid van het milieu cosmique. Nu wordt het verloop, de omvang, snelheid, en het samengaan van alle fysiologische processen in evenwicht gehouden of gebracht, en die processen aangevuld, geïsoleerd, afge-

scherm of verdedigd, alles ten einde een volkomen harmonie gaande te houden door een centrale reguleerder: de hersenen en het zenuwstelsel. Zij zorgen voor het volmaakte evenwicht dat nodig is om leven te handhaven. Zij zijn 'les plus sensibles des balances', de gevoeligste aller weegschalen. Bij die vergelijking zal Bernard zich Lavoisier herinnerd hebben, die zich zoveel moeite gaf om zijn weegschalen te perfectioneren, de instrumenten die het grote levensgeheim 'zuurstof' onthulden.

Toen in 1877 in Saint-Julien de druiveoogst begon - Claude Bernard zocht wat rust in zijn geboortedorp - besloot hij proeven te doen om het ferment op te sporen dat druivesuiker in alcohol en gas kon omzetten, de wijnvormer. Berthelot (VII.28) had in gist een stof gevonden die in water opgelost rietsuiker splitst en verdedigde het standpunt dat gisting niet noodzakelijk door levende cellen tot stand zou komen maar ook zonder de aanwezigheid van zuurstof mogelijk zou zijn, een reactie van dode stoffen. Bernard noteerde dat helder perssap na twee dagen giste en daarom was hij geneigd Berthelot te steunen. Het bleef bij een eerste proefverslagaantekening die Berthelot na Bernards dood vond - Bernard overleed in februari van het volgende jaar - en publiceerde, ofschoon het experimentele werk nog maar nauwelijks verder gekomen was dan een nieuwsgierigheid tijdens een vakantie. De publikatie werd aanleiding voor Pasteurs experimenten (XII.13.14) die daarna het tegendeel bewezen. Levende cellen brengen de most in gisting en doen de wijn ontstaan.

Na zijn overzicht van Claude Bernards werk dat veel uitvoeriger is dan de kenschets hier gegeven, concludeerde Francois Jacob (1950: 205) dat Claude Bernard het model en de interpretatie van de meeste experimentele fysiologische onderzoeken van de 20e eeuw beïnvloed heeft.

38. Duits vitalisme; het piëtistische vitalisme van Hoffmann

Het is niet gelukt een definitie te vinden voor biologisch vitalisme; voor het literaire vitalisme overigens ook niet. Al naar de beoordelaar worden Hippokrates, Aristoteles, Galenus, Van Helmont, Barthez, Bergson, Driesch en nog veel anderen als vitalisten aangemerkt. De onzekerheid blijft hier voortbestaan. In mijn historisch overzicht (VII.36) behandel ik de school van Montpellier afzonderlijk. Nu volgen enige gegevens over 18e- en 19e-eeuwse vitalisten in het Duitse taalbereik. Zij stemmen overeen in de erkenning van een levenskracht die fysisch-chemische wetten niet kunnen meten of regelen en die tegelijkertijd zich zonder fysica, chemie en materie niet kenbaar kan maken en die mogelijk niet kan bestaan zonder die drie begeleiders.

De zes gekozen biologen (Hoffmann, Blumenbach, Reil, Verworn, Driesch en Von Liebig) zijn het daarover onderling eens, maar vervolgens beoordeelden zij levenskracht en vitalisme elk op eigen wijze. Voor Hallers vitalistische opvattingen verwijs ik naar VII.3.

Friedrich Hoffmann (1660, Halle - 1742 *ibid.*), een dokterszoon, begon en eindigde zijn leven in Halle, waar hij sinds 1693 als hoogleeraar voor de medicijnen in de zojuist geopende universiteit werkzaam was. Zijn loopbaan in Halle werd alleen onderbroken toen hij enige jaren in Berlijn doceerde. Op zijn 15e jaar bezweken zijn ouders aan de pest en zijn ouderlijk huis, met inbegrip van de hele nalatenschap, ging in vlammen op. Na een medicijnenstudie in Jena en Erfurt bezocht hij Holland (Boerhaave) en Engeland (1682-1684), waar hij met Boyle in contact kwam. Het zal hebben bijgedragen tot de grote invloed die

Boyle's opvattingen op Hoffmanns fysiologie-theorie hebben uitgeoefend. Na een dokterspraktijk in verschillende steden in Duitsland aanvaardde Hoffman het professoraat in Halle. Het huismiddeltje Hoffmanns-druppels hield nog tientallen jaren lang zijn grote reputatie als arts in herinnering.

Het kan zijn dat Hoffmann tijdens zijn bezoek aan Engeland met de puriteinse geloofsbeleving in aanraking kwam. Een leven op plicht en naastenliefde gericht door een sober, innerlijk diep gevoeld protestantisme, kenmerkte een stroming die in de 17e eeuw in Engeland begon en zich op het vasteland snel uitbreidde. Sinds in 1670 te Frankfurt am Main groepjes geestverwanten als *collegia pietatis* bijeen kwamen, noemde men de beweging 'piëtisme'. Halle werd een centrum en Hoffmann een voorbeeldige aanhanger.

Men beschrijft hem als een grote deftige man, een dokter van groot gezag, maar beminnelijk in de omgang en voor arm en rijk toegankelijk. Het beeld roept zijn leermeester Boerhaave in herinnering. Door zijn toedoen werd een leeftijdgenoot en medestudent uit Jena in Halle benoemd, die de theoretische geneeskunde zou beoefenen terwijl Hoffmann de praktische behield. Een verantwoorde regeling met aantekening dat de nieuwelings, George Ernst Stahl, Hoffmann spoedig als theoretisch bioloog overtrof (XI.24).

Hoffmann was een knappe anatoom, vertrouwd met de chemische kennis van zijn dagen. Een alchemistische kennis, want pas na Lavoisiers nieuwe scheikunde (zuurstof werd meer dan dertig jaar na zijn dood ontdekt) kon de biologie met voordeel een beroep op scheikundige vondsten doen. Hoffmann ontwierp een vitalistische fysiologie die de mechanistische theorieën van Borelli, Baglivi en Boerhaave zou kunnen verbinden aan levenskrachten. Een levende lichaamsmachine laat zich nu eenmaal niet afdoende iatrochemisch of iatromechanisch verklaren, oordeelde hij.

Talrijke verhandelingen bevatten Hoffmanns meningen op velerlei gebied, maar zijn biologie is voornamelijk te vinden in *Fundamenta Medicinæ* (1695, 1703), *Fundamenta Physiologiae* (1718, 1746) en in een deel van *Medicina Rationalis Systematica* (1739), een seriewerk dat van 1718 tot 1741 verscheen.

Voor de volgende aantekening over Hoffmanns leer putte ik veel gegevens uit Rotschuhs (1976) en Duchesneaus (1982) studies.

De speurtocht naar een fysiomechanica passend op alle levensverschijnselen bracht Hoffmann tot de conclusie dat de mens drieledig is en uit *corpus* (lichaam), *spiritus* (mv., vluchtige stoffen) en *anima* (onstoffelijk levensprincipe) bestaat. *Anima* is geen lichaamsbouwstof.

Naast deze drie *principia* herbergt de mens een hogere, onsterfelijke natuur, een afspiegeling van het Beeld en de Geest Gods, die de wijsgeren uit de Oudheid 'mens' hebben genoemd. Het is, verklaarde Hoffmann, een door God gegeven denkvermogen, een *ratio*, waardoor wij begrijpen en doen, en waardoor lichaamsbewegingen daarmee overeenstemmen. Mens zuivert onze waarnemingen en kan, ontregeld door te talrijke misleidende waarnemingen, de bloedsomloop beïnvloeden en zelfs de gezondheid schaden.

De machientjes die samen de grote orgaanmachines vormen en de organen die samen de levende lichaamsmachine perfect doen functioneren, worden klaarblijkelijk en voor een ieder waarneembaar bestuurd, getemperd of aangespoord gaande gehouden en dat alles in een gezond lichaam in volkomen harmonie. Wat is de oorzaak van de harmonische werkzaamheid van alle lichaamsdelen en -deeltjes? *Aither* (ether), een *materia subtilis* (of nog fijner: *subtilissima*), een allervluchtigste en fijnste eerste beweging (*prima causa motus*) van alle levensuitingen.

Een bestanddeel van licht, van warmte en van lucht, het allersubtielste bestanddeel, is

die *aither* en uit die drie bronnen aangevoerd stimuleert hij de roerloze, passieve lichaamsmaterie tot werkzaamheid. Elk machientje ontvangt uit die bronnen zijn kracht en vermogen, van de vereiste soort en in de vereiste hoeveelheid.

Het bewegende hart pompt het bloed rond en dit voorziet alle lichaamsonderdelen van alle benodigdheden. Op zijn beurt beweegt het hart door toedoen van het zenuwstelsel. Een *spiritus animalis* verplaatst zich via de zenuwen en brengt spierbewegingen teweeg, verzorgt gewaarwordingen en regelt de voedingsprocessen. In het buitenste hersenvlies van de grote hersenen (*dura mater*) ontstaat een 'fluidum' dat zoetjes vloeit door een zachte druk tengevolge van de samentrekkingen van de buisjes waar de hersenschors uit is opgebouwd. Ruysch in Amsterdam (p. 308) had met behulp van zijn injecteermethode laten zien dat de hersenschors uit niets dan buisjes bestaat. En zo heeft in de *dura mater* de afscheiding van *spiritus animalis* plaats (Galenus sprak hier al van; p. 346). De techniek van het transport had Baglivi bedacht: de samenkrappende buisjes stuwen de *spiritus animalis* voort (van de hersenen naar het verlengde merg en verder, zei Hoffmann), zodat die via zenuwen (sedert de dagen van Galenus gewoonlijk als buisjes beschouwd) overal aankomt waar hij nodig is.

Die rustige verplaatsing en spreiding van de *spiritus animalis* laat zich vergelijken met de vloeistofverplaatsing en spreiding in de vaten of buisjes van het plantenlichaam. Dit trage, geleidelijke transport, legde Hoffmann uit, verklaart dat een afgebonden zenuw geen zwelling vertoont zoals een afgebonden bloedvat. Het vermogen om spierbewegingen op te roepen noemde Hoffmann de *vis motrix nervea*, een kracht die de Ouden met *spiritus animalis* gelijkstelden, omdat zij geloofden dat de ziel zich daarvan bediende. Dat was toch een vergissing, dacht Hoffmann.

De hersenschors wordt aangespoord om het fluidum af te scheiden door de toevloed van slagaderlijk bloed. Die bloedvoorziening had Th. Willis (V.25) fraai aangetoond. Bloed bestaat uit zwavelhoudende stoffen, *aither*-partikeltjes en het element aarde. Het vervoert *spiritus vitalis*. Dit laatste wist Galenus al en Hoffmann kan nu toevoegen dat *spiritus vitalis* uit zwavel- en *aither*-deeltjes is samengesteld. De *spiritus vitalis* alchemie laat zich afleiden uit de natuurlijke warmte van zwavel. Door de botsingen van de uitermate beweeglijke zwavel- en *aither*-deeltjes ontstaat warmte, een vuur zonder vuurverschijnselen (Descartes!) en dit heeft de lichaamswarmte tot gevolg.

In de longen wordt het bloed nog eens degelijk gemengd en het verwerft daardoor een toegift van verse *aither*-deeltjes uit de lucht. Sperma is nauw aan *spiritus animalis* verwant en bezit dus het vermogen de groei van een embryo in gang te zetten (Aristoteles!, en zie ook XI.6).

Robert Boyle's luchttheorie (General History of Air; 1692) heeft zeker aan Hoffmanns fysiologiebeschouwingen vorm gegeven. Lucht, zei Boyle, steunpilaar van de *corpusculaire* natuurkunde (p. 28), bestaat uit drie soorten deeltjes, te weten elastische, die de lucht dun en veerkrachtig maken, vervolgens droge en natte dampen van de bodem, afkomstig van het water, van planten en dieren, en ten slotte magnetische stromingen die de aarde eigen zijn vermengd met lichtdeeltjes afkomstig van zon en sterren. Hoffmann koos daaruit wat hem biologisch van pas kwam en bedacht daarbij dat Newton in 1713 (*Principia*) beschreven had hoe een 'electric and elastic spirit' de ledematen van dierlichamen doet bewegen op bevel van de wil. Trillingen van de 'spirit' gaan heen en weer langs de massieve zenuwdraadjes, zei Newton, van de zintuigen naar de hersenen en van de hersenen naar de spieren.

Van 'spirit' naar *spiritus* is twee letters en de holle zenuwbuisjes, die vereist zijn voor

een fluïdum - iets vloeïstofachtigs - waren sedert Galenus beschikbaar geweest. Descartes dacht er net zo over en zij pasten onder andere bij Ruysch' opvattingen. Hoffmanns meningen hadden voldoende steun.

Met plantenfysiologie bemoeide Hoffmann zich niet, maar zijn vergelijking van het *spiritus vitalis*-transport door de zenuwen met de transportproeven die Hales van 1719-1725 deed bij planten, is zo opvallend dat die gesignaleerd mag worden als een andere, Engelse invloed op Hoffmanns theorieën.

Hoffmann voorzag de overoude Galenische krachten of *spiritus* van de fysisch-chemische eigenschappen die als voorlopers van biochemische ontdekkingen in de tweede helft van de 18e eeuw mogen gelden.

39. Het dynamische vitalisme van Blumenbach

Johann Friedrich Blumenbach (1752, Gotha - 1840, Göttingen) had het voorrecht dat zijn ouders zijn belangstelling voor de levende natuur aanmoedigden. Zijn vader was onderwijzer; zijn moeder hielp opbergruimte te vinden voor de steeds groeiende bottencollecties die Johann bijeenbracht om te proberen complete skeletten samen te stellen. Haar hulp en meelevens vermeldde hij later dankbaar.

Hij studeerde in Jena, daarna in Göttingen medicijnen en wijdde zijn dissertatie aan mensenrassen. Van 1776 tot 1835 was Blumenbach hoogleraar voor de anatomie in Göttingen en in die zestigjarige ambtsperiode werd hij een symbool van universitaire geleerdheid, een stadsbezienswaardigheid, een fameuze leermeester, niet alleen voor Göttingen maar voor heel Duitsland. Blumenbach kreeg de bijnaam *Magister Germaniae*.

Vanwege zijn grote naam als onderzoeker en als theoretisch bioloog, zijn ongezouten uitspraken en grappen tijdens zijn colleges stroomden studenten naar Göttingen, dat Haller en Blumenbach samen tot een burcht van vitalistische biologie maakten.

Blumenbach was zowel begaafd als leraar en als auteur. Zwaar op de hand en wijdlopig, min of meer, maar zeker rijk van inhoud zijn zijn talrijke geschriften, die goed leesbaar bleven door een zonnige en niet agressieve stijl. Het zijn boeiende verhandelingen.

Voor Blumenbach bestaat een dierlijk lichaam uit vloeïstoffen, vaste stoffen (*solida viva*) die de structuur bepalen, en levenskrachten. Deze laatsten zijn de schakels tussen de vloeïstoffen en de vaste stoffen, en het geheel leeft in causaal verband samenwerkend, volgens oorzaak en gevolg.

Vaste lichaamsbestanddelen zijn vezelig van bouw (zoals Haller en ook anderen uitgelegd hadden), maar toch onderscheidt Blumenbach ook nog een vulstof (*parenchyma*)

Weliswaar zijn de daden van de levenskrachten gewoonlijk zichtbaar, maar het is moeilijk een omschrijving van de krachten zelf te geven. Zij kunnen wat chemisch-fysische krachten niet kunnen, bij voorbeeld de chemische processen verhinderen die de ontbinding (rotting) van dode lichamen veroorzaken. In vroegere tijden trokken die krachten ook de aandacht en Blumenbach herinnert aan *impetum faciens*, 'innate heat', *archaeus*, 'vital spirit' en *anima*, verschillende namen voor dezelfde krachten.

Niet één levenskracht is werkzaam, leerde Blumenbach, maar vele (*Institutiones Physiologicae*; 1786). Er zijn formatieve (die de differentiërende groei beheersen), bewegende en sensitieve (die gewaarwordingen en geestesprocessen tot stand brengen). Deze algemene krachten worden door orgaanvermogens aangevuld en bijgestaan. Elk orgaan heeft zijn eigen karakteristieke leven (*vita propria*) en verricht de eigen levensfuncties naar eigen

trant, zoals bij voorbeeld Galenus, Van Helmont en Bordeu vroeger hadden beschreven.

De formatieve krachten bedienen zich van *tela mucosa* (Schleimgewebe) dat vroeger van Haller een verkeerde naam *tela cellulosa* had gekregen. Het is de eerste organische stof die de natuur uit anorganische stoffen vormt, een volkomen gelijkmatig, taai, plooibaar, bijna-doorschijnend, gluten-achtig slijm. Overal is het in levende organen en organismen aanwezig. Door aanraking met vaste stof verandert het onmiddellijk in een web van draadjes, poriën, (gaatjes) en blaasjes. De *tela mucosa* van het menselijk lichaam is het plooibaarste en meest verfijnde. Het is het materiaal waar alle lichaamsgedeelten uit ontstaan door de vormingsdrift, de Bildungstrieb of *nisus formativus*, de kracht, die de levende, vaste stof (*solidum vivum*) prikkelgevoelig maakt.

Bildungstrieb is onmisbaar, want hij verwezenlijkt de vorm en de bouw van het organisme, houdt het in stand en is zelfs soms in staat het na letsel te herstellen. Deze Trieb (oder Tendenz oder Bestreben, wie man's nur nennen will) is volkomen verschillend van alle andere krachten en eigenschappen van een levend wezen, maar beheerst klaarblijkelijk zijn ontwikkeling, voeding en voortplanting. Met zwaartekracht, of met magnetisme heeft Bildungstrieb niets uit te staan (1781).

De eerste druk van de verhandeling Ueber den Bildungstrieb (1780) werd door herziene uitgaven gevolgd en in 1971 herdrukt. Dikwijls beschouwden biologen Blumenbachs Bildungstrieb als gelijk aan 'levenskracht' maar een vergelijking met *virtus formativa*, het Middeleeuwse derivaat van Aristoteles' *causa formalis* is niet overbodig. Een enkele aantekening volgt nu over gedachten die Blumenbach met behulp van de Bildungstrieb ontwikkelde.

Generatio spontanea verwijst Blumenbach naar het rijk der fabelen. Preformatie is eveneens klinkklare onzin: géén Evolutionstheorie (evolutie = ontwikkeling van de voorgevormde kiem). Bildungstrieb maakt de embryonale groei epigenetisch, van het eerste begin af, en vormt het dierlijk organisme (géén *vis essentialis* zoals Wolff (IX.19) bepleit had).

Spermatozoiden zijn parasieten. Zij ontstaan pas na enige tijd in een organisme. Waarom? De Schepper wees het tijdstip aan.

Links gewonden fossiele slakkehuizen zijn dezelfde als de rechts gewonden schelpen van tegenwoordig. Het laat zien hoe de Bildungstrieb op een zeker tijdstip in de aardgeschiedenis van richting veranderde. Daarmee loste Blumenbach bij voorbaat (1803) een vraagstuk op dat Pasteur (XII.13) anders zou behandelen, want hij constateerde het van nature links oriënteren van dode materie door de werkzaamheid van levende materie.

In Beyträge (1806) over mensenvariëteiten bracht Blumenbach de vraag naar voren of diersoorten kunnen uitsterven en nieuwe soorten na de schepping kunnen zijn ontstaan. Haller bestreed die laatste mogelijkheid: dat is praat van atheïsten die erop gebrand zijn de onstandvastigheid van de natuur te bewijzen. Wie de ordening in de natuurlijke wereld ontkent, waarschuwde Haller, vernietigt tegelijkertijd de ordening in de morele wereld en ten slotte elke godsdienst.

Onzin, zei Blumenbach. Juist in de onbestendige natuur openbaart zich de bestiering van Hogerhand, omdat niets vergaat, maar omdat alles verandert, en intussen de schepping 'ihren ewigen stillen Gang' gaat.

Wil toch opmerken, vervolgde Blumenbach, dat na de totale catastrofe, die wie dat wenst 'zondvloed' mag noemen, juist grote veranderingen plaatsgrepen. De aarde lag braak totdat de Bildungstrieb een nieuwe organische ontwikkeling opriep, deels een voortzetting van de eertijds levende wezens en deels nieuwe of vernieuwde (een aansluiting bij

Cuviers catastrofentheorie, XII.30). Lucretius had het goed geformuleerd, en Blumenbach citeerde met instemming vers 834–835 van *De Rerum Natura* (boek V): *mundi naturam totius aetas mutat... quod non tulit ante* (de tijd verandert de natuur van de hele wereld... die voortbrengt wat zij tevoren niet voortbracht).

De wijsheid van de Schepper bepaalt de gebeurtenissen, het een volgt het ander, want de schepping gaat voort. Nieuwigheden verschijnen.

De geschapen 'ursprüngliche Stammrassen' van de dieren en planten degenereren (dat wil zeggen weken van hun geschapen vorm af) en Spielarten verschijnen. Het is een van de opmerkelijke bewijzen van de schepping en zijn veranderlijkheid. De tulp en de kanarie noemt Blumenbach als welbekende voorbeelden.

Invloeden van klimaat, voedsel en levenswijze zijn betrokken bij de verschijning van de Spielarten, invloeden die elkaar soms versterken, soms tegenwerken, en soms is het niet mogelijk een oorzaak aan te wijzen. De Bildungstrieb en zijn uitwerkingen zoals Blumenbach die beschreef naderen Lamarcks biologie en afstammingsleer (1802, 1809) verband houdend.

Als vergelijkend anatoom sloot Blumenbach zich bij Camper (VII.29) aan. Hij hield nauw voeling met het Franse vitalisme en hij verrichtte naast fysiologisch onderzoek, over *Conferva fontinalis* (een draadalg) en *Hydra* (Trembleys regeneratieproeven met de zoetwaterpoliep), voornamelijk werk over gewervelde dieren. Evenals Camper werd hij een grondlegger van de moderne anthropologie. Het skelet en de schedelbouw werden door middel van metingen door Blumenbach met voorrang betrokken bij zijn vergelijkende onderzoek. De beenderen die hij in de loop der jaren bijeenbracht – bijdragen uit alle windstreken – vormden de uitmuntende collectie die in Göttingen bewaard werd. Ik geef een indruk uit 1791 (Bomare, Dict. VI: 633):

'De kast die de Geschiedenis van de Mens bevat laat een complete spieranatomie zien, een hoofd dat afzonderlijk door injectie geprepareerd is [Ruysch, p. 308], een hersenpreparaat, de geslachtsdelen van beiderlei kunne, een urogenitaalstelsel, een skelet, embryonen van iedere leeftijd met de placenta's, misvormde foetussen, en een mummie uit Egypte. Hieraan zijn toegevoegd anatomische preparaten in was en hout uitgevoerd en steenachtige voorwerpen die in het menselijk lichaam aangevonden werden.'

Blumenbachs voorbeeld werd de aanleiding tot tientallen specialistische collecties die her en der nog heden in Europa en Amerika te zien zijn.

Blumenbach bestudeerde de systematiek van de mens en zijn conclusies zijn nog altijd merkbaar in de anthropologie. Uit de lange historie (p. 303–304) van de plaats van de mens in een biologisch systeem licht ik slechts enige data.

Linnaeus' indeling van de Primaten in Twee- (*Bimana*) en Vierhandigen (*Quadruman*) suggereerde een grenslijn tussen mens en apen, die wegens zijn eenvoud dikwijls gevolgd werd. Velen, vooral degenen die van anatomie meer wisten dan Linnaeus, bevredigde dit onderscheid niet. Naar het uiterlijk oordelend, verklaarde Buffon (1781), kan de chimpansee met evenveel recht voor de hoogst ontwikkelde aap als voor de laagst ontwikkelde mens gehouden worden. Met uitzondering van de ziel bezit de chimpansee al onze menselijke lichaamseigenschappen en van de mens verschilt hij minder dan van de overige dieren die men apen noemt. Buffon erkent dat als men slechts op de vormen af zou gaan, de chimpansee als een variëteit van de mens beschouwd kan worden. De Schepper wilde voor het menselijk lichaam geen van dieren sterk verschillende vorm kiezen en daarom volgen de lichaamsbouw van mens en dier één algemeen bouwplan. Het dierlijke, aapachtige

menselichaam blies de Schepper zijn goddelijke geest in, aldus Buffon.

Zijn mens en mensapen verschillende soorten? De denkers van de Verlichting waren geneigd soortverschil te ontkennen. J. Burnett, lord Monboddo (1714–1799), schreef in zijn zesdelige *A Dissertation on the Origin and Progress of Language* (1774–1792): ‘Menselijke eigenschappen bewijzen, naar mijn mening ontegenzeggelijk, dat de orang-oetangs [chimpansees] en de mens dezelfde soort zijn.’

Indien de mens lichamenlijk niet duidelijk van de apen verschilt, wat zijn dan de natuurlijke tussenvormen? Mensapen of Hottentotten? De goede wilde natuurmens, dat voorbeeld voor de door de beschaving bedorven cultuurmens die Rousseau en La Mettrie ten tonele voerden? Was die nauwe verwant van de mensapen de gezochte schakel? Of waren uitzonderlijke mensen benaderingen van de natuurmens zoals die gras- en hooi-etende jongen, die in Amsterdam tentoongesteld door N. Tulp beschreven werd (*Observ. Medic. Juvenis Ovinus Hibernus*; 1652), of de variëteit uit Hannover, die Linnaeus *Homo sapiens ferus* doopte (een naam die Blumenbachs lachlust opwekte).

De mens is één soort, en deze verschilt soortelijk van de mensapen, zegt Blumenbach. Er zijn vijf hoofdassen.

1. Kaukasisch (Europeanen, tot de Ob, de Kaspische Zee en de Ganges, ook Noordafrikanen).
2. Mongools (Aziaten, Lappen, Eskimo's).
3. Ethiopisch (Afrikanen ten zuiden en oosten van de Sahara).
4. Amerikanen (dat wil zeggen: Indianen).
5. Maleiers.

Onmogelijk is het negers fysiek van blanken te onderscheiden en slavernij is een schande. Negers zijn ‘auch Gottes Ebenbild, wenn gleich aus Ebenholz gearbeitet.’

De soorten van het dierenrijk zijn geschapen, van elke soort één paar. Indien men aan deze werkwijze voor alle diersoorten niet wil geloven, dan blijft het geloof aan de schepping van één mensenpaar toch onverlet. Dat eerste mensenpaar was Kaukasisch – het meest volmaakt – en de overige variëteiten ontstonden daaruit door degeneratie. Dit Buffon-Blumenbachse degeneratie-begrip stemt overeen met de Platonisch-Aristotelische alteratie naar de vorm; degeneratie bevat de factor ‘tijd’, want het is de term voor een verlaten van de beginvorm van het (geschapen of ontstane) organisme door afstammelingen met gewijzigde, uiterlijke eigenschappen.

In 1777 schreef Blumenbach *De Generis Humani Varietate . . .*, dat in 1798 in het Duits vertaald werd en in 1801 te Harderwijk in het Nederlands verscheen (*De Aangebooren Verscheidenheid van het Menselijk Geslacht*). De student in de geneeskunde aan de Bataafse Academie F.J. van Maanen, gebruikte voor zijn vertaling de derde Latijnse editie van *De Generis Humani*. Blumenbachs antropologie is ook in de 1806-uitgave van zijn *Beiträge zur Naturgeschichte* (1790) te vinden. Andere veel geraadpleegde boeken van Blumenbach zijn *Handbuch der Naturgeschichte* (1803) en *Handbuch der Vergleichende Anatomie* (1805; 12e druk in 1830).

40. Elektro- en psychovitalisme; Reil en Verworn

Een van Blumenbachs leerlingen, Johann Christian Reil (1759–1813) die in Göttingen en Halle medicijnen studeerde, komt hier een plaats toe. Reil vestigde zich als arts in Oost-Friesland (waar zijn vader geestelijke geweest was), werd in Halle als gemeentearst en

hoogleraar benoemd en toen de universiteit van Berlijn geopend werd, aanvaardde hij daar een professoraat. Met het uitbreken van de Onafhankelijkheidsoorlog tegen Napoleon diende hij zijn ontslag in en nam dienst als legerarts. De tyfusepidemie die na de slag bij Leipzig meer doden eiste dan de slag zelf, betekende ook zijn dood.

Reil werkte Hallers vezeltheorie verder uit. Hij onderscheidde vezels van verschillende geaardheid die bijvoorbeeld als been-, zenuw-, of spiervezels zich bundelen, de desbetreffende organen vormen, en zo ten slotte het hele organisme. De poëtische vezelleer die Erasmus Darwin schetste (*Zoönomia*; 1791) – prikkelgevoelige vezels zijn de bouwstenen van alle organen – gaf steun aan Reils ideeën die hij in een verhandeling bekend maakte onder een Blumenbachse titel: *Von der Lebenskraft*. Hij werd gepubliceerd in het *Archiv für Physiologie* (1796), dat Reil begonnen was en dat tot in de 20e eeuw een belangrijk tijdschrift bleef.

Een onderlinge afhankelijkheid, groter naarmate de elementdeeltjes nauwer verwant zijn, leidt tot een ongelijkmatig vezelmengsel. Hierdoor komen de lichaamsstructuren tot stand. Zij zijn het gevolg van chemische wetmatigheden en de levensfuncties van het dierenlichaam zijn niets anders dan materie-gebonden processen. De waarnemer ziet de werkzaamheid van de organen en schrijft die toe aan een ‘levenskracht’. Levensverschijnselen worden niet door een onstoffelijke ‘ziel’ opgewekt; alle gefilosofeer over bovenna-tuurlijke causa’s is tijdverlies en zal nimmer een bevredigende verklaring van een biologisch vraagstuk geven. Deze standpunten van Reil zouden hem buiten het vitalisme plaatsen, maar in latere jaren kwam hij tot geheel andere inzichten.

De scheikundige en fysische gegevens die in Reils jaren ter beschikking stonden, of beschikbaar kwamen, waren zeker niet in tegenspraak met zijn mechanistisch-materialistische visie. Toch waren de ontdekkingen van o.a. Ingen Housz en Lavoisier niet in staat Reil tevreden te stellen. Reil voelde zich het meest aangetrokken tot Erasmus Darwins chemische lyriek, want die verduidelijkte hem hoe zaden in de aarde ontkiemen en waarom kuikens zich ontwikkelen. ‘Men voege warmte toe aan de tevoren dode zaden en eieren’ en de verhoging van de warmtegraad maakt levend.

Hoe de vorming, aantrekking en menging van de vezels zo doelmatig tot stand komt dat een levend en zo delicaat georganiseerd dier ontstaat, scheen Reil echter voortdurend raadselachtiger. Hij ontwikkelde een gedachtengang die overeenstemde met de bespiegelingen van Stahl, Haller, Blumenbach, Sömmering en zovele andere tijdgenoten.

Organen moeten over een eigen leven, een *vita propria* beschikken. Een levenskracht, van welke aard dan ook, laat zich niet wegcijferen, dacht Reil, al zullen invloeden van water, licht en zuurstof een rol spelen. En hij bleef zijn oude voorkeur trouw toen hij suggereerde dat het een aan elektriciteit gekoppelde kracht zou kunnen zijn, een ‘potenzirter galvanischer Procez’, die voornamelijk in de lichaamsvochten werkzaam is. Elektriciteit als levenskracht, weliswaar onstoffelijk maar toch meetbaar, vatbaar voor natuurwetenschappelijke controle.

Er is, zo meende Reil, een bezielde (*animata*) en een onbezielde (*inanimata*), dode natuur, die beide door dezelfde oorzaak kunnen toenemen, groeien. Groei van dierorganen is ‘thierische Kristallisation’; het herinnert aan de kristalleer. Materie kan zichzelf ordenen en ordenend herhalen, zoals een zich vormend en vergrotend kristal. Levende materie kan dat ook; bijvoorbeeld Buffon had het verzekerd. Een krachtbron, een energie, brengt wijzigingen in de materie aan en zo’n levenskracht werkt in organismen samen met bijzondere materievormen, zodat specialisatie ontstaat: een vegetatieve kracht is in planten werkzaam, een dierlijke in dieren en een rationele kracht in de mens. Reils biotheorie was,

alles bijeen genomen, een afgietsel van Aristotelische en Demokritische meningen, een verwaterd afgietsel wel te verstaan.

Een plaats in de ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie komt Reil toch zeker toe. Zijn vezelleer werd een bijdrage voor Bichats weefselleer, en Dutrochets theoretische biologie (symmetrie, elektriciteit) is aan Reils opvattingen veel verschuldigd. Reil werd een invloedrijke onderzoeker over zielsziekten, zodat hij de psychiatrie zowel theoretisch als praktisch (door ingrijpende verbeteringen van de therapie) sterk bevorderde.

de.
Korte tijd scheen het dat Verworns leer van de celfysiologie veel en blijvend invloed op de ontwikkeling van de biologie zou uitoefenen. Max Verworn (1862–1921) studeerde in zijn geboortestad Berlijn, daarna in Jena (Haeckel), waar hij in 1895 hoogleraar werd. Hij had toen een bijzondere publikatie, *Psychofysiologische Protistenstudien* (1889) op zijn naam staan en in dat zelfde jaar verscheen *Allgemeine Physiologie*, een handboek dat goed ontvangen werd en in 1909 zijn 5e druk beleefde.

Göttingen, bakermat van het Duitse vitalisme, ontving Verworn in 1901 binnen zijn poorten en vervolgens aanvaardde hij het professoraat voor fysiologie in Bonn (1910).

Haeckels manier van denken heeft Verworns wetenschappelijke werk gevormd. Verworns uitspraken zijn als een vitalisme te beschouwen dat op materialisme gericht werd, zozeer zelfs dat een vitalistische interpretatie van de levensprocessen slechts terug te vinden is in de methode en het model. Zijn materialistische interpretatie schoot duidelijk te kort, te meer omdat Verworn de oude zowel als zijn eigentijdse literatuur weinig raadpleegde. Naar hij zei, gaf hij er de voorkeur aan zelf te denken en niet aan overwegingen van anderen veel tijd te besteden. Omdat hij een heel goede stilist was – nog altijd is zijn *Allgemeine Physiologie* zeer leesbaar en vaak boeiend – vond hij in brede kring gehoor.

Voor Verworn bleef Haeckels 'biogenetische grondwet' gelden evenals Darwins leer van de natuurlijke teeltkeus nadat hij die door De Vries' mutatietheorie had versterkt. Van Roux nam hij geen notitie en Mendels werk interesseerde hem niet.

Meer consequent dan veel Darwinist-tijdgenoten kwam Verworn tot het inzicht dat tussen bezielde (*animata*) en onbezielde (*inanimata*) materie geen wezenlijk verschil bestaat (indien men het Darwinisme onderschrijft).

Argumenten voor de geleidelijke overgang van dood naar levend zijn talrijk. Verworn wees bij voorbeeld op de mate van overeenkomst tussen kristallen en de schalen van sommige eencelligen. Een amoëbe en een waterdruppel veranderen beide even gemakkelijk van vorm. Terwijl kristallen exogeen groeien, nieuwe kristallen van buiten aan de oude toevoegen, groeit levende materie door tussenvoeging van levende materiedeeltjes tussen de al aanwezige (intussusceptie), maar dit verschil is al weer betrekkelijk want vloeistoffen nemen ook in omvang toe door intussusceptie. Een naaldeprik doet een spier schoksgewijs samenkrimpen en maakt dus plotseling energie vrij. Welnu, een schok brengt nitroglycerine tot explosie, een even plotselinge energie-bevrijding: levende en dode materie reageren gelijk. De chemische elementen van de lichaamsmaterie komen ook in dode stoffen voor en organische verbindingen kunnen synthetisch uit dode stoffen gemaakt worden. Enzymen zijn weliswaar dood maar bezitten enige eigenschappen die bij levende materie wel en bij andere (dode) stoffen niet worden aangetroffen. Kortom, een levendragende stof moet de 'liaison' zijn tussen dode en levende materie, een eiwitachtig (albumenoid) *biogeen* (Die Biogenhypothese; 1903). Het voornaamste kenmerk van biogeen is een voortdurende opbouw en afbraak van de moleculen, dat wil zeggen, de meest typerende eigenschap van 'leven'.

Allerlei korreltjes (*granula*) of organellen, of micellen (die Naegeli als voornaamste celbestanddelen had aangewezen) in de celinhoud wilde Verworn niet als belangrijk beschouwen. De levenseenheid is de cel en binnen de cel herbergt het vloeibare gedeelte van de protoplast het leven en huist het albuminoid; niet in het vaste, samenhangende gedeelte, zoals O. Hertwig meende.

Kan een vloeistof bezielde zijn, vroeg Verworn zich af en hij vond bevestigende antwoorden bij Aristoteles en in de bijbel (bloed = ziel). Had hij Hildegard van Bingen gelezen, dan zou hij nog nadrukkelijker steun hebben gevonden (III.13).

Elke meer- of veelcellige is een cel-staat. Aan de opbouw van organen en organismen besteedde Verworn nauwelijks aandacht, omdat natuurlijke selectie de structuur en organisatie van levende wezens proberend, kiezend en het ontoereikende vernietigend, tot stand brengt, zoals Darwin had onderwezen.

Levende wezens, betoogde Verworn, moeten bestudeerd worden en begrepen door een psycho-monisme, dat is het samengaan van fysische en psychische processen in een onverbreekelijk verband. Een geloof aan een (onsterfelijke) ziel is een dwaling. Levensuitingen kunnen niet door de redenering van oorzaak en gevolg verklaard worden. Een veelheid van veelzijdige oorzaken beheerst de fysiologie, het 'leven', een samenspel van voorwaarden (conditionisme).

Een oorzaak met het gevolg dat Verworn zijn aanhang na tien jaar vrijwel verloren had, was dat zijn biogeen een vermaterialiseerde levenskracht vertegenwoordigde. Dit maakte zijn theorie kwetsbaar voor natuurwetenschappelijke kritiek. Weldra werd erop gewezen en kwam vast te staan dat geen biogeen chemisch aantoonbaar was, terwijl de snel ontwikkelende biochemie een geheel andere celfysiologie aan het licht bracht.

41. Driesch brengt Aristotelisch vitalisme tot nieuw leven

Hans Adolf Driesch (1867, Bad Kreuznach – 1941, Berlijn) behoorde tot een welgestelde koopmansfamilie. Dat gelukkige toeval stelde hem in staat zijn leven te wijden aan hetgeen hem het meest boeide: biologie en wijsbegeerte. Na bijna tien jaar onderzoek over zeedieren (Trieste, Napels) aanvaardde hij een professoraat in de natuurfilosofie te Aberdeen (1906–1909) en bezette achtereenvolgens de daarvoor bestemde leerstoelen in Heidelberg, Keulen en Leipzig. In 1933 werd hij (met pensioen) weggestuurd wegens socialistische gevoelens. Driesch was een vruchtbare auteur, een zeer bekwame experimentele onderzoeker, een vooraanstaand bioloog die, teruggrijpend op Kant, bij de Naturphilosophische school aansloot door een neo-vitalisme van grote allure op te bouwen en ferm te verdedigen.

Geschoold door Haeckel was hij in zijn beginjaren geneigd mechanistisch-Darwinistische leerstellingen te volgen, maar weldra nam hij met zo'n benadering van de levensverschijnselen geen genoegen meer. Aanleiding gaven zijn experimenten met zeeëgeleieren. Enige gegevens uit Driesch' embryologische studies in relatie met de biologische ontwikkelingen in zijn tijd staan vermeld in IX.24.

Ontoelaatbaar is het een levend wezen met een machine te vergelijken. De zeeëgelexperimenten toonden het Driesch afdoende aan en meer voorbeelden lagen voor het grijpen. Snijd een poot van een salamander af. Dat levende lichaam beantwoordt de ingreep met de regeneratie van de poot. Een machine maakt toch niet eigener beweging een verloren gegaan onderdeel en herplaatst dit vervolgens zelf? Bovendien zijn de vorm en maat van

de nieuwe poot al te voren bepaald door de eigenschappen van de afgesneden poot. Zo'n tevoren bepaald en doelmatig gegeven antwoord van een dierelichaam verduidelijkt dat het lichaam in zijn geheel de uitkomst is van alle antwoorden samen, gegeven op het totaal van de gestelde eisen of oorzaken (*Analytische Theorie der Organischen Entwicklung* 1894).

In 1899 wijzigde Driesch deze 'statische' teleologie in een dynamische door invoering van een *Antwortreaktion*. Het levende lichaam antwoordt op een beïnvloeding en zo'n antwoord kan niet mechanistisch omschreven of begrepen worden omdat het gegeven antwoord niet een direct of geïsoleerd gevolg van een aanwijsbare oorzaak is. Antwoorden (of gevolgen) staan met hun oorzaken in relaties die méér dan strikt mechanistisch zijn; zij zijn meer en anders dan op grond van (anorganische) automatismen verwacht mocht worden. Een organisme antwoordt organisch.

Meer aanwijzingen en voorbeelden zijn beschikbaar. Als antwoord op kleine hoeveelheden toegediend gif maakt het lichaam antistoffen en verkrijgt het een immuniteit die zich stap voor stap experimenteel laat vergroten. Het is een leven-beschermende regulering. Een wilgetak in de grond gestoken maakt wortels op een nieuwe plek in het wilgelichaam en daarna regelt zijn groei zich zo dat een normale nieuwe wilgeboom ontstaat. Verwijdering van een hersengedeelte kan voor een ander deel van de hersenen aanleiding zijn de verloren gegane functie over te nemen of aan te vullen (dit geldt ook voor de speekselklieren). Een stukje zoetwaterpoliep (*Hydra*; Trembley, p. 1187) groeit op eigen kracht uit tot een complete *Hydra*. Zoïets kan geen machine.

De proeven die C. Herbst met kreeften deed, voerde Driesch als verder bewijs aan. Verwijder het oog van een kreeft met gesteelde ogen en een nieuw gevormd oog zal het oude vervangen. Verwijder een oog samen met de in de oogsteel gelegen oogzenuwknoop en een nieuwe spriet (*antenna*) zal op die plaats uitgroeien. Twee verschillende antwoorden en beide doelmatig, regulatief.

Zo komt Driesch tot een 'Autonomie des Lebensgeschehens', dynamisch vitalisme. Hij neemt van Aristoteles de term entelechie over. Het is de machtsuitoefening van een bepaalde kracht of drift die de mechanische causaliteit beheerst, de metgezel van de *causa finalis*, een levensenergie die zijn doel in zichzelf herbergt. Dode stof is onbezielde en in levende verblijft entelechie, en dat is, zegt Driesch, een 'wereldwijd' verschil; ik vraag mij af of het woord hemelsbreed het verschil nog beter zou typeren.

De Aristotelische entelechie verschilde van die van Driesch in zijn bereik. Driesch beperkte entelechie tot levende wezens, Aristoteles zag entelechie ook daarbuiten.

Entelechie is overal in het levende organisme in zijn geheel aanwezig. Daarom zal een zaad in staat zijn een volkomen volwassen plant op te bouwen. Een boomtak bevat een complete boom-entelechie. Door enting vermeerdert of verandert de entelechie van de onderstam niet. Vier gestekte takken vertegenwoordigen viermaal dezelfde, voor de moederplant geldende entelechie en niet vier nieuwe (deel)entelechieën. Voor elk organisme bepaalt de eigen entelechie de groei, de vorm, de differentiatie, de fysiologie en eventueel de psychologie. Vergelijk, raadt Driesch aan, anorganische constanten met entelechie. Hoe en waar kleur, massa, soortelijke warmte enzovoorts in een stuk ijzer aanwezig zijn, ontsnapt aan de mogelijkheden van onderzoek, terwijl vast staat dat ijzer door deze en dergelijke eigenschappen, ijzer is. Evenzo bewerkt entelechie dat een levend lichaam leeft en bovendien het levensgedrag van dat organisme.

J. Reinke (1849–1931), hoogleraar voor de plantkunde (in Göttingen en Kiel), legde in 1901 uit wat Driesch bedoelde en sprak van doelgerichte dominanten. Dominanten zijn

krachten die energie richten en regelen en die niet zelf in energie kunnen overgaan. Zij regeren mechanistische causaliteit (Einführung in die Theoretische Biologie). Reinke's relatie met Göttinger vitalistenschol heeft geen toelichting nodig.

Ofschoon de klassieke en de neo-vitalistische entelechiën elkaar dicht naderen, is de methode van Driesch nadrukkelijk inductief: empirisch-experimentele waarneming van de werkelijkheid der levende wezens die zich in elk individu zichtbaar aanmeldt en de algemeen geldende levenswetten daaruit afleiden. Aristoteles' entelechie kan als deductie, een voortzetting van Platoons kosmologie en ideeën-leer begrepen worden. Toch sluiten beide opvattingen zich aaneen in de verwerping van Platoons Ideeën door Driesch, want hij oordeelde dat in het bouwplan van levende wezens géén abstractie behorende tot een immateriële wereld tot uiting komt, maar dat het kenmerkende van planten en dieren, van taxa, gevolg is van entelechie en vergelijkenderwijs definieerbaar is. De enige werkelijkheid, betoogde Driesch, is het individu en de trekken die individuele planten en dieren gezamenlijk en gemeenschappelijk bezitten zijn (karakteriserende) eigenschappen, géén gematerialiseerde Idee maar entelechie. Mij wil het voorkomen dat uit Aristoteles' vertogen een opvatting over entelechie kan worden afgeleid, die de afstand tussen Platoon en Driesch overbrugt.

Na 1909 liet Driesch experimenteel onderzoek achterwege om zich vooral aan de biofilosofie en de meer algemene wijsbegeerte te wijden. De tegenstelling vitalisme en mechanisme beheerste de 19e-eeuwse biologie, constateerde Driesch. Op de keper beschouwd is het de tweespalt tussen 'beschrijvende' feitenbiologie en de Aristotelische-Kantiaanse leer van het leven die naast en boven de inductieve interpretatie van feitelijke gegevens ruimte laat voor de erkenning van krachten die onnaspeurbaar zijn en zullen blijven: de wetten van dode materie passen niet op die levenskrachten.

Elke vorm en elk feit is een gegeven, een constatering, die wij met ons verstand en logisch besef in ons beraad willen en moeten betrekken om tot een logische slotsom te kunnen komen. De zogenaamde moderne wetenschap ziet kennis en synthese binnen de feitenwereld als hoogste doel. Driesch wilde die wereld aanvaarden, maar slechts als leidraad bij wetenschappelijke inductieve overwegingen over leven en levende materie, als een onderbouw van verder reikende waarheden.

In de regel maken commentatoren en historici bezwaar tegen de geschriften van Driesch: zij zijn ondoorzichtig, nodeloos ingewikkeld door terminologie en taalgebruik. De redenen voor die bezwaren zijn tweërlei. Wie gewoon is Darwinistisch en mechanistisch te denken kan niet anders dan met moeite Driesch lezen. Bovendien probeerde Driesch zijn meningen zeer nauwgezet uit te drukken door met zijn tekst, taal en termen abstracties precies te willen definiëren. Hoe onmisbaar zo'n streven ook is, het kan nimmer slagen en het zal de lezer in grotere onzekerheid brengen naarmate de auteur zich door zijn taalgebruik verder verwijderd van de in zijn tijd gevestigd denkpatronen en woordassociaties. Deze al dadelijk onvermijdelijke verwijdering moet toenemen met de tijd.

Steeds verder zoekend, voortdurend zichzelf verbeterend en opnieuw overwegend naderde Driesch ten slotte het wijsgerige standpunt van Descartes: het ik en het bewustzijn daarvan is de enige mogelijke weg naar voor mensen toegankelijke zekerheid. Hij schreef *Der Vitalismus als Geschichte und Lehre* (1905). Naar zijn opvatting is het zoeken naar inzicht betreffende het verschijnsel 'leven' een algemeen probleem. Een toevallige aanwezigheid van levensvormen, en een eventuele opeenvolging daarvan, heeft geen relatie met dat onderzoek. Aan het Darwinisme, besloot Driesch, ontbreekt voldoende diepgang om zich daarmee bezig te houden.

42. *Freiherr Justus von Liebig ontwerpt een synthetische levenskracht*

Justus von Liebig (1803, Darmstadt – 1873, München) was de zoon van een verfmaker. Van 1827–1852 werkte hij als hoogleraar in de scheikunde te Giessen. Van 1852 tot 1873, het jaar van zijn dood, vervulde hij dezelfde functie in München. In zijn jeugd kwam hij dagelijks in aanraking met toegepaste chemie en hij bleef zijn leven lang een geestdriftige scheikundige van uitzonderlijke bekwaamheid. Hij studeerde in Parijs bij J.L. Gay Lussac (1823). Tijdens zijn studiejaren in Duitsland onderging hij de invloed van Schelling, die in zijn natuurbeschouwing doorwerkte. (De verbazende veelzijdigheid van een *vis vitae* die hij als vanzelfsprekend in zijn betogen toepaste is daar een voorbeeld van.)

In Giessen gelukte het Liebig het eerste universitaire chemie-laboratorium tot stand te brengen, na jaren hardnekkig volhouden totdat de tegenstand overwonnen was.

Liebig was een inspirerende leermeester, vereerd door zijn studenten terwijl hij erin slaagde een ruime kring van verbolgen tegenstanders te scheppen. Hij was opvliegend, nam geen blad voor de mond, en kreeg welverdiend de bijnaam Gottes Geizel.

Een groot man die de scheikunde in Duitsland een onweerstaanbare impuls gaf, die een reeks organische stoffen herkenbaar maakte, isoleerde en synthetiseerde, de land- en tuinbouw van ongehoorde mogelijkheden voorzag en een practicus. Als bioloog een vastberaden materialist en door zijn vondsten een der voormannen van de zich snel ontplooiende fysiologie. Tegelijkertijd een vitalist. Liebig, die zich toelegde op scheikundige onderzoeken, want daar lagen zijn talenten en zijn weetgierigheid verankerd, zag zich genoodzaakt in het scheikundige bestel van levende organismen bijzondere krachten te erkennen. Krachten die dode stof onderworpen aan laboratoriumtechnieken niet nodig hadden en niet voortbrachten. Al zal Schellings filosofie hem de aanvaarding van een levenskracht vergemakkelijkt hebben, toch verbond Liebig die steeds aan materiegedrag. De voortdurende pogingen van filosofen, schreef Liebig, om (dierlijk) leven aan een 'ziel' te binden, is een hindernis gebleken voor de vooruitgang van de fysiologie; een uitspraak die heden kan rekenen op bijval van vrijwel alle biologen.

In 1840 verscheen *Die Organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur und Physiologie*, een werk dat grote indruk maakte. Zeven herziene uitgaven volgden.

Liebig weerlegde de oeroude gedachte die Hassenfratz eind 18e eeuw een wetenschappelijke basis probeerde te geven. Deze hield in dat planten aan organische plantenresten voedsel onttrekken (de humus-theorie). Integendeel, betoogde Liebig, humus verschaft aan planten noch stikstof, noch koolstof. Waar planten groeien neemt de hoeveelheid humus in de bodem toe, niet af, en voor een krachtige ontwikkeling is humus zeker niet toereikend. Voor planten is ammoniak de bron van stikstof. Ontbindend organisch materiaal levert de ammoniakale verbindingen, de 'mineralen' die plantenvoedsel zijn. Voeg koolzuur en water daarbij – beide zijn zij altijd in de omgeving van de plant beschikbaar – en alle elementen die plant en dier benodigen om te kunnen leven, zijn aanwezig. Omgekeerd zijn ammoniak, koolzuur en water de eindproducten van ontbindende, dode organismen. Weliswaar is nog een stof nodig om te kunnen leven, die Liebig 'bios' wil noemen (ca. 1870). Het is een nog onbekende stof. Wij leven nu ruim een eeuw later en vermoeden dat Liebig aan enzymen of katalysatoren heeft gedacht.

Om de latere biochemische onderzoeken en conclusies van Liebig te kunnen schatten is het nodig eerst in de historie terug te gaan.

Fourcroy, Lavoisiers collega (VII.7), had in 1792 (*Philosophie Chimique*) een onderscheid tussen anorganische en organische stoffen voorgesteld. Anorganisch zijn stoffen

die uit één element of uit twee elementen bestaan (zuurstof + waterstof, koolstof + zuurstof). Organische stoffen bestaan uit drie of meer elementen.

Deze gedachte werkte L. Gmelin (1788–1853) verder uit. Organische verbindingen bestaan uit zuurstof, koolstof, waterstof en (gewoonlijk) stikstof. Die elementen zijn niet zelf bij machte organische stoffen te maken, want de aantrekkingskracht die zij onderling aan de dag leggen is daartoe niet voldoende. Een toegevoegde levenskracht maakt de organische verbindingen. Wijkt de levenskracht en volgt dus daarna de ontbinding van een organisme, dan herkrijgen de anorganische stoffen hun oude staat. Daarom, zei Gmelin, verschilt een levend wezen van een dood ding in drie opzichten. Het herbergt een levenskracht, vervolgens is het in- en uitwendig anders gevormd dan enig dood voorwerp, en het is ten slotte samengesteld uit stoffen die karakteristiek voor levende organismen zijn (Handbuch der Theoretischen Chemie, 3 delen; 1817–1819).

Dit is vrijwel overal in de eerste decennia van de 19e eeuw zo niet onderschreven, dan toch de gerespecteerde formule van een biochemicus, hoogleraar in Heidelberg, die een leidende positie innam.

F. Wöhler (1800–1882) studeerde in Heidelberg en onderscheidde zich zozeer, dat Gmelin hem aanspoorde enige tijd in Uppsala, bij Berzelius te gaan werken. Berzelius, die schreef dat wie bij Gmelin gestudeerd had weinig van hemzelf zou kunnen leren. En Wöhler voerde de synthese uit (1824) die Gmelins theorie in het hart trof. Na vier jaar herhalingen en alle denkbare controles waagde Wöhler het in 1828 zijn ontdekking te publiceren. Uit blauwzuur en ammonia ontstaan witte kristallen die met ureum identiek zijn. Het was gelukt een stof die tot dusverre uitsluitend door levende wezens was voortgebracht *in vitro* uit dode stoffen samen te stellen. Geen levenskracht is vereist voor de synthese van een zo algemeen aangetroffen en zo gewichtig organisch produkt als ureum.

Een andere jonge Duitse scheikundige die bij Gay Lussac in Parijs werkte, maakte in 1823 blauwe kristallen, die fulminezuur gingen heten, in het Nederlands knalzuur, want vuurwerkmakers gebruiken die stof. De molecuulformule bleek gelijk aan die van ureum en de jonge scheikundige was Liebig.

Het leidde tot de conclusie dat dezelfde molecuulformule twee verschillende stoffen kon bedoelen en Berzelius noemde deze verrassende situatie 'isomerie'. Voor de biochemie opende isomerie een wereld van mogelijkheden. Liebig begreep de betekenis van Wöhlers vondst ten volle. 'Het zal in de toekomst waarschijnlijk gelukken vele, zo niet alle organische stoffen kunstmatig te maken. Een nieuw tijdperk voor de wetenschap is begonnen.'

Een levenslange vriendschap begeleidde Wöhler en Liebig bij hun onderzoek, zij het dat ze slechts met lange tussenpozen samen konden werken, want Wöhler werd in 1836 hoogleraar voor de chemie in Göttingen en Liebig was sedert 1827 hoogleraar in Giessen. Zij onderzochten olie van bittere amandelen en het leidde tot de opsporing van een 'radicaal', een stabiel atomencomplex dat intact blijft, maar door aanhechting van allerlei atomen of atoomgroepen een verscheidenheid aan organische stoffen levert. Een radicaal is overdraagbaar in zijn geheel. Het was een verschijnsel dat Lavoisier (VII.7) al bij anorganische stoffen geconstateerd had en waar Gay Lussac zich ook mee bezig had gehouden. Nu presenteerden Wöhler en Liebig de organische 'benzoyl'-groep. Zestien organische stoffen hadden zij met behulp daarvan gesynthetiseerd. De scheikunde groeide onstuimig onder hun handen, werd een ongehoord doelmatig instrument om de levende stof en zijn gedragingen te doorgronden. Het jaar was 1838.

In dat zelfde jaar meldden zich drie onderzoekers met berichten over een van de meest

omstreden en raadselachtige biologische processen: gisting, ook wel fermentatie genoemd.

Van Leeuwenhoek had al bolletjes in gistende vloeistof gezien en daar was het bij gebleven, totdat Van Helmont het onderzoek opnieuw ter hand nam. C. Cagniard de la Tour (1777–1859), een Franse ingenieur, begreep (in 1836, publikatie 1838) dat gisting door microscopisch kleine organismen veroorzaakt werd. In 1837 constateerde F.I. Kützing (1807–1893), leraar aan de Realschule in Nordhausen, hetzelfde. Biergist is een massa heel kleine bolletjes die zichzelf vermeerderen en dus leven, en niet zo maar een organische stof zijn. Zij schijnen tot het plantenrijk te behoren, planten zich op twee manieren voort en levend ontbinden zij suiker, waardoor koolzuur vrij komt en alcohol ontstaat. Hoogstwaarschijnlijk ten gevolge van hun groei. T. Schwann (1838), die door zijn microscoop een Zuckerpilz zag en hem beschreef, trok tegelijkertijd dezelfde conclusies.

Liebig, vol enthousiasme over zijn zojuist verworven en baanbrekende inzichten, wees de beweringen van de microscopisten, die zo schraal met experimenten bekleed waren, nadrukkelijk van de hand. Gisting een levensverschijnsel? Geen kwestie van. Bij Gay Lussac had hij indertijd geleerd, dat druivesap tot gisting komt door fermentvorming tengevolge van het contact met lucht. Al bleef biergisting (zei Gay Lussac) een ander vraagstuk, Liebig zag geen reden aan te nemen dat een andere oorzaak dan een chemisch materialistische werking in het spel zou zijn. De aanwezigheid van bolletjes, celletjes, microplantjes zij erkend, maar hun leven bewerkt geen gisting.

In stoffen die rotten of ontbinden is een stikstofhoudend agens actief. De beweging of actie van dat agens, of nauwkeuriger gezegd van de ontbindingsmoleculen, wordt door andere stoffen overgenomen. In druivesap vormen gluten en het ferment samen gist, en het ferment (gist geheten) ontbindt suiker in koolzuur en alcohol. De hoeveelheid gist neemt al gistend toe, als gevolg van de activiteitsoverdracht van de moleculen. Het is te vergelijken met rotting of een besmettelijke ziekte. Nieuwe gist (of smetstof) kan slechts ontstaan als agens en gluten beide aanwezig zijn. Laat een van beide ontbreken en de toeneming van de gisting- of ziekteverwekkende moleculen is onmogelijk.

Vergeet niet, betoogde Liebig, dat een zuiver chemische reactie suikerbietsap in alcohol verandert, melk zuur maakt en deeg doet rijzen. Vergelijk met de proefondervindelijk vastgestelde aanwezigheid van een stikstofhoudend agens in de amandelzaadhuid dat amygdaline omzet in onoplosbare amandelolie.

Het was een aantrekkelijke en eenvoudige theorie die Liebig veel bijval bezorgde. Zijn chemische gistingsleer hield aanhangers tot in de jaren zeventig en nog in 1878 had Claude Bernard (VII.37) de misvatting nog niet geheel van zich afgezet.

Gisting had dus niets te maken met de fysiologie van levende cellen. Berzelius en Wöhler steunden Liebigs mening die hij nimmer opgaf en verwoed bleef verdedigen, ook toen Pasteur (XII.15) in 1857–1858 met toch eigenlijk onontkoombare gegevens levende cellen kon aanwijzen als de oorzaak van gisting.

Pasteurs bewijzen, dat gistcellen door levensactiviteiten aan suiker zuurstof onttrekken, deugen niet, zei Liebig. Die levensprocessen en chemische ontbinding zijn onafhankelijk en pas als de gist niet meer groeit begint de fermentatie, die eigenlijk een ziektesymptoom van de gistmassa is. Het ferment heeft het vermogen zichzelf te handhaven en te vermeerderen. Alcohol kan door een oplosbaar ferment ontstaan terwijl levende cellen afwezig zijn (1873).

In de 20e eeuw zou voortgezet en verfijnd onderzoek uitwijzen dat beide biologen gelijk en ongelijk hadden, en dat de waarheid zich in het midden bevond.

Het doelwit, alle fysiologische processen binnen het bereik van mechanistisch-materialistische verklaringen te brengen, waar Liebig zijn gisttheorie op richtte, beheerste zijn algemene plant- en dierfysiologie evenzo.

Planten en dieren verschillen wezenlijk. Allereerst: planten ademen niet. En zij voeden zich volkomen anders dan dieren, want slechts mineralen zijn als plantenvoeding van betekenis. Dit zijn zouten en andere verbindingen die worden aangetroffen in van dieren afkomstige meststoffen. De opbrengsten van proefterreinen (in Liebigshöhe nabij Giessen) na verschillende bemestingen leidden tot deze, veel te veel vereenvoudigde conclusie. De opbloei van de guano-handel en de kunstmestindustrie waren al dadelijk gevolgen van Liebigs onderzoek. Een maximale opbrengst gaat samen met een voor ieder gewas andere optimale verhouding van de minerale voedingselementen. Als de verhouding niet op zijn best is, zal de minimum aanwezige hoeveelheid de hoeveelheid produkt bepalen (wet van het minimum). Liebigs vondsten maakten een veel meer effectieve bemesting mogelijk. Als vervolg op de Agrikulturchemie verscheen in 1862 Die Naturgesetze des Feldbaues.

Het anorganische voedsel dat planten opnemen zetten zij naar behoefte in organische stoffen om en zij geven daarbij zuurstof af als een bijprodukt. De proteïnen die nodig zijn in een plantlichaam voor de celopbouw, zijn het meest sprekende voorbeeld. Dit was een resultaat van onderzoek door G. Mulder (1802–1880), biochemicus en hoogleraar in Utrecht, waar Liebig mee instemde. De warmte- en arbeidsvermogen-equivalenten die na de proeven van Black en Lavoisier in Liebigs dagen weer veel aandacht kregen (Joule, Mayer, Helmholtz), bracht hij in verband met de lichaamsverrichtingen.

Een verder doorgevoerde vergelijkende studie plant-dier publiceerde Liebig in 1842 (Die Thier-chemie . . .). Door licht en warmte ontvangen planten van buiten af de vereiste energie. Dieren maken door hun spijsvertering proteïnen in water oplosbaar. Zij ontlenuen de krachten die bewegingen tot stand brengen aan zuurstofverbruikende omzettingen of ontbindingen van de produkten die planten als diervoeding gereed maakten. Die processen hebben in de dierlijke weefsels plaats.

In elk levend organisme moeten verschaffing of opbouw en verbruik of afbraak in evenwicht zijn. Verbruik of afbraak van voedselstoffen is het gevolg van de activering van rustende moleculen die van planten afkomstig zijn, zoals in bewegende spieren. Rustende moleculen worden in het spierweefsel actief, dat wil zeggen zij oxideren weefselmaterie, en zo komen krachten beschikbaar voor de bewegingen van de spier.

De verschaffing of opbouw vereist actieve moleculen die na hun volbrachte taak passief worden en rusten. Dit is wat de plantenfysiologie kenmerkt. Verbruik of afbraak komt bij levende planten niet voor, maar zij ontbinden na de dood. Anders bij dieren. Daar moeten opbouw en afbraak voortdurend in evenwicht zijn en dat gelukt door de toevoer van nog rustende plantenmoleculen.

Liebig beschreef het ongeveer als volgt. Alle plantdelen bevatten stikstofhoudende stoffen en rijk aan stikstof zijn peulvruchten, plantenwortels en plantensappen. Dieren kunnen drie groepen stikstofhoudende voedselstoffen die in planten voorkomen niet missen, één ervan in water oplosbaar en twee zijn onoplosbaar.

In plantensappen is plantaardige *fibrine* altijd aanwezig, een grijs precipitaat dat na verwijdering van het bladgroen (dat evenals de bloedkleurstof ijzer bevat) overblijft. De fibrine komt in allerlei granen overvloedig voor. Het wordt in het groot bereid en heet dan *gluten*. Dit kleeft, niet omdat het een plantaardige fibrine is, maar door een geringe hoeveelheid van een geheel andere stof die alleen bij tarwe voorkomt.

Deze tweede stikstofdrager blijft in oplossing nadat de fibrine verwijderd is. Hij klon-

tert zodra de vloeistof tot kookpunt verhit wordt. Deze stof komt ook veel voor in het sap van bij voorbeeld bloemkool, asperge, voederbiet en rapen. Het is plantaardig *albumen* en absoluut niet te onderscheiden van stolsels die na verhitting in bloedserum of in eiwit verschijnen.

De derde stikstofhoudende stof in planten is plantaardig caseïne. Het is in water oplosbaar maar stolt niet door koken. Een vlies verschijnt dan aan de oppervlakte en na toevoeging van een zuur stremt het, net zoals dierlijke melk.

Dieren nemen deze stoffen op die voor hen een levensvoorwaarde zijn. Het blijkt dat de dierlijke fibrine, eiwit (albumen) en caseïne nauwkeurig overeenkomen met de plantaardige equivalenten. Zodoende zijn de herbivore (graminivore) dieren verzekerd van stikstof en de carnivore dieren eigenen zich die op hun beurt toe.

De embryo's van beide diergroepen groeien echter op dezelfde manier: het moederdier verschaft melk (caseïne) en deze bevat tevens vet (boter) en melksuiker. Bloed, spiervezels, weefsels, zenuwen en botten van het jonge dier moeten daarom uit caseïne worden opgebouwd, want boter en melksuiker zijn stikstofvrij. Liebig kon, rekenend en redenerend, besluiten dat de koolstof van de verbindingen die tijdens de 'metamorfosen' van de organische stoffen in de weefsels ontstaan, de dierlijke warmte helpt opwekken.

Zo ziet men dat dieren plastische (vormende) voedselsoorten verwerken (fibrine, albumen, caseïne) en verademingsvoedsel (zetmeel, gom, suikers, pectinen en alcoholen). Roofdieren zullen het vooral met de eerste groep moeten stellen. Ten slotte zijn water en (gewoon) vet stikstofvrije bestanddelen van het dierlijke lichaam. Beide stoffen zijn vormloos en structuurloos. Zij nemen slechts in zoverre deel aan de levensprocessen, dat hun aanwezigheid voor het juiste verloop van de reacties vereist is. De dierlijke stofwisseling voltrekt zich als het ware op een hoger niveau dan de plantaardige, want deze benut de stoffen die de voltooiing van het planteleven voortbracht.

Het kant en klare schema bevredigde Liebig toch niet. Hoe komt het dat organische stoffen, die in het laboratorium oxideren en ontbinden, in het dierlijke lichaam tijdens het leven intact blijven? Wat regelt het geheel en de onderdelen, en handhaaft het evenwicht? Wat maakt de passieve moleculen van de planten actief in de dieren?

Een levenskracht, een *vis vitae*. Liebig haast zich te verzekeren dat hij daar niets bovennatuurlijks mee bedoelt. Het is een natuurkracht, niettemin een unieke kracht, zonder weerga. Deze kracht wordt opgeroepen door de constellatie van bepaalde stoffen in een bepaald milieu en wij kunnen hem leren kennen door na te gaan onder welke voorwaarden hij optreedt, wat hij verricht en welke factoren hem beïnvloeden. Liebig adviseert dezelfde methode als Newton voorschreef om zwaartekracht te bestuderen. De zenuwwerkingen zijn een uiting van *vis vitae* en men moet die vooral niet verwarren met geestesactiviteiten of met 'ziel'.

Met deze frasen (die niets ophelderen over de *vis vitae*) is het hek van de dam. Schelling knikt goedkeurend als Liebig kan meedelen dat *vis vitae* groei opwekt en beheerst, het organisme in stand houdt door de ontbinding van organische stoffen te beletten, voedsel splitst en hervormt, bruikbaar maakt, assimilatie (voedselopneming in gepaste vorm) regelt. Verder hoe *vis vitae* de rustende moleculen in beweging zet en weer tot rust brengt op het goede ogenblik, zuurstof aan koolzuur onttrekt en waar nodig zuurstof toevoegt. Alles kan en bovendien vermeerdert de levenskracht zichzelf. Het plantaardige leven leidt tot het ontstaan van nieuwe levenskracht die groei en voortplanting doet slagen en ten slotte voert tot een onbegrensde voortzetting en uitbreiding van 'leven'.

Het ontstaan van leven uit dode stof (*generatio spontanea*, XII.12) - een levendig bedis-

cussieerd vraagstuk in Liebig's tijd – achtte hij ongerijmd. 'Als iemand ons zou verzekeren dat het paleis des konings met zijn hele geordende inhoud van standbeelden en schilderijen eensklaps ontstond door een toevallige krachtsinspanning van een natuurkracht . . . zouden we zo'n bewering met een minachtende glimlach beantwoorden, want we weten wat nodig is om een huis te kunnen bouwen.' Een levend organisme is het werk van een Maker. Het eerste levende organisme schiep God en alle latere organismen komen uit (voor)ouders voort.

VIII. Bevruchting, voortplanting en erfelijkheid

1. Meningen over bevruchting en vererving tot Aristoteles

In hoofdstuk I staan verspreid gegevens genoteerd met betrekking op gedachten over bevruchting en vererving tijdens de beginfasen van de biologie. Wat meer bijzonderheden om tot een samenvatting en enige gevolgtrekkingen te komen, zijn nu noodzakelijk.

Over de talrijke verschillende volksopvattingen en standpunten van geleerden in andere en vaak oudere culturen dan de Europese ten aanzien van bevruchting bestaan vele studies. Voor zover die gegevens stammen uit landen op grote afstand van de Middellandse Zee, staan zij met onze biologie, die met de Ionische (Achaëische) cultuur begon, niet of nauwelijks in verband.

Voor zover het buiten-Mediterrane volken betreft wil ik vermelden dat de Groenlanders aan de bevruchtende werking van de σ maan geloofden, en de Kelten schreven vallende sterren dat vermogen toe. De Druïden dachten dat gepoederde *Viscum album* (Maretak) bevrucht. Wijd en zijd, in Noord-Amerika, Noord-Europa (en in Celebes) steunden velen de mening dat lucht (de wind) bevruchten zou. Dit vroege geloof – Homeros vermeldde het ook (*Ilias* xvi en xx) – was een leidende gedachte in de vroege biologie en handhaafde zich vele eeuwen. Vergilius vond het de moeite waard mee te delen dat de westenwind in de lente merries bevrucht. De luchtmagie behield aanhangers tot in de 18e eeuw, vermoedelijk mede een gevolg van verklaringen van Aristoteles (vooral *Hist. Anim.* V.539 a 32) die elders (p. 603, 619) aan de orde komen.

Algemeen stond echter voor de Griekse biofilosofen van de Oudheid vast dat sperma, zaadvloeistof, kiemvocht, de oorsprong van nageslacht moest zijn, een zeer veel verbeterd inzicht. Bovendien begrepen zij dat lichamelijke eigenschappen van de levende voortbrengers overgenomen worden en niet willekeurig, door abiotische uitwendige agentia worden teweeggebracht. Fokylides van Milete – bakermat van de biologie – verzekerde in de 7e eeuw v. Chr. dat de beste bijen uit de beste bijenkoningen voortkomen.

Dank zij de bundel geneeskundige geschriften die omstreeks de 4e eeuw in de Alexandrijnse bibliotheek bijeen werd gebracht en *Corpus Hippocraticum* (I.13) kwam te heten, beschikken wij over een samenhangend overzicht van de biologie in die tijd. De welbekende passage over voortplanting en vererving in dat doktersboek geef ik hier (met hulp van W.H.S. Jones en Littré (II: 60)) in vertaling:

Corp. Hipp., Peri Aeroon... XIV: 'De rassen die slechts weinig van elkaar verschillen komen hier niet aan de orde. Ik beschrijf de aard slechts van degene die veel verschillen, van nature of door hun zeden. Het eerst bespreek ik de Makrokefalen. Van alle rassen is er niet nog een met dergelijke hoofden. Aanvankelijk veroorzaakte het volksgebruik het lange hoofd en sindsdien gingen de natuur en de gewoonte samen.'

Degenen die het langste hoofd hebben beschouwen zij als de edelsten, terwijl zij als volgt plegen te handelen. Zodra een kind geboren is vervormt men het hoofd met de handen, als het nog week is en al het lichamelijke buigzaam, en zij dwingen het langer te worden door windsels aan te brengen, en door instrumenten geschikt om de bolvorm van het hoofd te niet te doen en aan de lengte toe te voegen. Deze gewoonte bewerkte oorspronkelijk dat zo'n vorm door druk toe te passen, ontstond.

Toen echter werd, met het voortgaan van de tijd, die hoofdvorm een natuurlijke gesteldheid, zodat de volksgewoonte die dwang achterwege liet.

Zaad (*gonos*) komt voort uit alle delen van het lichaam, gezond zaad uit gezonde delen en ziek zaad uit zieke delen. Indien nu eenmaal uit kale ouders in de regel kalen voortkomen, uit grijsogigen grijsogigen, en schelen uit schelen enzovoorts, en wat andere vormverschillen betreft volgens dezelfde regel, wat verhindert dan dat uit een langhoofdige een langhoofdige voortkomt? Tegenwoordig komen de langhoofdigen niet meer ter wereld zoals eertijds, want de regel houdt geen stand meer door de vermenging van de mensen.'

Deze Hippokratische beschouwing gaf aanleiding tot veel commentaren. Men heeft gemeend dat hier een eerste theorie over erfelijkheid van verworven eigenschappen, Lamarckisme of Darwinisme *avant-la-lettre*, geopperd werd. Dit is niet het geval.

Om de mening der Hippocratici naar waarheid te peilen is kennis van de volgende gegevens behulpzaam.

Leukippos (of Demokritos; I.12), heeft – mag men vermoeden – geschreven dat alle lichaamsdelen de bron van sperma zijn. Hij duidde dit verschijnsel aan als *pangenesis*, de term die Darwin later overnam. Het is echter mogelijk dat Diogenes van Apollonia, tijdgenoot van de Hippocratici (ca. 425 docerend in Athene), als eerste een *pangenesis* verkondigd heeft. Sperma is, zei Diogenes, een extract uit het hele lichaam, laat zich met bloedschuim vergelijken en is een uit voedsel getrokken sap [dus van 'trofische' aard, terwijl het voortplanting bewerkstelligt].

De arts-filosoof Hippoon, tijdgenoot van Perikles, dacht dat slechts sperma van ♂ dieren bevrucht (arrenospermie) en dat ♀ sperma van geen betekenis is. Anderen (zoals Empedokles, Hippokrates, Leukippos en naderhand nog velen, bij voorbeeld Platoon, Aitios (1e eeuw) en Censorinus (3e eeuw), geloofden dat zowel ♂ als ♀ sperma embryo-vormende vermogens bezit (ambospermie).

In de 5e eeuw v. Chr. ontwikkelde Empedokles (I.10), erop wijzend dat in planten de twee geslachten samen voorkomen, gemengd en gelijkelijk vertegenwoordigd door evenveel warme en koude componenten, een theorie met verreikende consequenties.

Zoals het embryo een deel van de uterus is, zo is de plant een deel van de bodem. Iedere plant onttrekt aan de bodem de geschikte sappen (vgl. voor deze stelling bij voorbeeld Aristoteles, Basileios en de Ware Broeders) en ontstaat uit een sperma, een trofische kiem of voedingsexcreet; kortom door samentreffen van de in goede verhouding gemengde elementen. Dieren daarentegen zijn het resultaat van pangenesis, ontmoetingen van kiemen met als gevolg nu en dan levensvatbare constructies.

De evenwichtige elementenmenging gaat in dierlijke lichamen plaatselijk verloren. Vlees is een mengsel van de vier elementen in gelijke hoeveelheden, maar pezen, bij voorbeeld, zijn vuur, aarde en water (p. 25). Dierlijk sperma is een uitscheiding van het bloed. Hieruit moet volgen dat bevruchting voor planten overbodig is en dus niet plaatsheeft. Deze laatste opvatting handhaafde zich tweeduizend tweehonderd jaar.

De verhandelingen van Anaxagoras (I.11) schijnen korte tijd na die van zijn tijdgenoot Empedokles geschreven te zijn. Hij steunde diens mening over de samenstelling van (dierlijk) sperma: een mengsel van de lichaamsstoffen, van de vier elementen. In sperma bevinden zich haren, nagels, bloedvaten, pezen, beenderen zegt Anaxagoras (naar Geurts (1941) verzekert), en al deze organen zijn door hun geringe maat aanvankelijk niet waarneembaar. Door groei nadien worden zij zichtbaar. 'Hoe zou uit niet-haar haar en uit niet-vlees vlees kunnen ontstaan?' Zo geïnterpreteerd was Anaxagoras géén grondlegger van de preformatieleer, maar doelde hij op de elementenleer en de wet van de *homoioimerai*, die dwingt tot samenvoeging van hetzelfde met hetzelfde (zegt Geurts en weerspreekt daarmee de conclusie die algemeen door latere auteurs werd getrokken). De *spermata*, onzichtbare kiemen, van planten ontstaan in de atmosfeer door samenballing van luchtdeeltjes en die van dieren uit *aither*, uit bovenlucht, daar waar het goddelijke of het bezielde verblijft.

Anaxagoras, Demokritos en Alkmaïoon constateren allen dat na copulatie bij dieren merg, vet, vlees en andere lichaamsbestanddelen in hoeveelheid verminderd zijn. Hippoon droeg een experimentele bevestiging bij. Hij doodde een aantal dieren onmiddellijk na coïtus en meende te zien dat de hoeveelheid ruggemerg geringer dan normaal was. Sperma is niet trofisch, zegt Hippoon, maar integendeel ruggemergvocht, waterig van aard, het oersubstraat dat Thales aanwees als levendrager (I.3) brengt bevruchting teweeg.

Aansluitend op de leer van de arrenospermie stelde Anaxagoras met nadruk vast dat sperma uitsluitend van de ♂ ouder afkomstig is en dat het ♀ uitsluitend de kweekplaats voor het embryo verschaft. Aischylos vatte dit samen (*Eumenides* vs 658): 'De moeder brengt haar kind niet voort. Zij verzorgt en draagt het gezaaide zaad slechts. De vader is de voortbrenger.' Op zijn 20e-eeuws: het ♀ organisme is draagmoeder. De door het ♂ organisme aangevoerde levenskiem draagt zijn toekomst mee en het ♀ organisme voedt de kiem en geeft de mogelijkheid tot groei, tot vergroting. Ploetarchos van Chaironea schreef in de eerste eeuw van onze jaartelling kort en krachtig: 'Dronkaards verwekken dronkaards.' (*Symp.I, quaest. 5*).

Hippokrates echter constateerde de voortzetting of handhaving van een verkregen, opgelegde wijziging van een eigenschap. Anaxagoras' standpunt ten aanzien van een volstrekte autonomie van de vaderlijke eigenschappen deelde hij niet. Zoals Demokritos veronderstelde hij dat sperma door alle lichaamsdelen gezamenlijk geproduceerd wordt. Elk lichaamsgedeelte, gezond of ziek, levert de bijdrage die overeenstemt met het betrokken lichaamsdeel. Het lichamelijke van de ouders op het moment van de sperma-overdracht of sperma-samenkomst bepaalt het lichamelijke van het kind. Daarom zal een volk dat *alle* kinderen langhoofdig maakt, langhoofdig worden, want het vervormde hoofd van de ouders vestigt langhoofdigheid in sperma. Het is niet nodig die praktijk te handhaven, want eenmaal gevestigd is de overdracht verzekerd. Als echter de vervorming gestaakt wordt – het is niet meer vereist – en bovendien vermenging met rondhoofdigen van elders plaatsheeft, zal de langhoofdigheid verminderen en ten slotte verdwijnen. Noch Lamarck, noch Darwin hebben een voorloper onder de Hippocratici inzake evolutie. Lamarck niet, omdat hij dacht dat nakomelingen andere vormen aannemen door endogene impulsen en Darwin niet, omdat diens theorie inhoudt dat door uitwendige invloeden opgelegde vormwijzigingen zich erfelijk handhaven (geholpen door selectie).

Andere opstellen in het *Corpus Hippocraticum* tonen aan dat de Hippocratici vererving met voorzichtigheid beoordeelden. Uiterlijkheden zoals littekens en verminkingen brengt het ouderlijke zaad (beiderzijds!) niet zo maar over, althans niet altijd, maar karakterei-

genschappen (*mores*), gedrag, neigingen en ziekten met veel grotere waarschijnlijkheid. Van de erfelijke ziekten is de heilige ziekte (*Peri Hierès Nousou*: epilepsie) het meest overtuigende voorbeeld (families aten van geslacht op geslacht het in meel verwerkte, giftige moederkoren).

De Knidische school aanvaardde 'ambospermie'. De andere medische school vertegenwoordigd in het *Corpus*, de Koïsche, werkte bij monde van Polybos, de ontwerper van de humoraal-fysiologie (p. 334), deze gedachte nader uit. In het artikel *Peri Fyseoos Anthropolou* (Over de Levenscyclus van de Mens) betoogde hij dat de vier elementen en de lichaamsvochten samen slechts op bepaalde voorwaarden een nieuwe mens kunnen voortbrengen. Beide ouders moeten soortidentiek zijn en overeenstemmende eigenschappen bezitten. Het spermatische begin in de uterus zal de kwaliteiten warm en koud, droog en vochtig, in de juiste verhouding beschikbaar moeten hebben.

Ieder lichaam vormt zich uit de bestanddelen die het sperma bevat en zal daardoor de eigenschappen van de zaadgever opnieuw realiseren. De vier genoemde kwaliteiten beginnen – twee aan twee gekoppeld aan de vier lichaamsvochten: bloed, flegma, gele en donkere gal – de embryonale groei; dat is 'bevruchting', en dit biologische concept in zijn meest oorspronkelijke vorm.

Hieraan verbond Polybos een merkwaardige theorie die steunde op een stelling van Alkmaioon (I.7) Deze luidt dat de herkomst van sperma tot de hersenen beperkt is (*egkefalou merou*): het is een uitscheiding van de hersenen.

Maar hoe wordt sperma naar de bestemde plaats getransporteerd? Door de zaadaderen (*spermatitides*). Iedere biofilosoof wist van de nauwe verwantschap tussen bloed en sperma. Alkmaioon, vermaard anatoom, beschreef het bloedvatstelsel (Diogenes van Apollonia liet ons daarvan weten; p. 21). Links en rechts van de ruggegraat doorlopen twee grote, verticale bloedvaten het hele lichaam, van hoofd tot voeten, door de hals en, links en rechts, met uitlopers naar de oren.

Van de verticale vaten uit gaan veel dwarsaderen naar alle organen (miltader, leverader enz.). Twee dunne zaadaderen lopen als bijzondere afvoer- en transportbanen vlak onder de huid door het vlees, van de hersenen naar de nieren en zij eindigen in de testes (σ) of in de uterus (\varnothing). Diogenes tekent aan dat $\varnothing\varnothing$ geen sperma produceren, maar signaleert nog een tweede paar zaadaderen, van de hersenen uitgaande, die het ruggemerg doorlopen en in de testes eindigen. Met deze mededeling ruimde hij alle mogelijke vragen uit de weg. Waarschijnlijk heeft Alkmaioon die bloedtransportbaan uit de hersenen naar de geslachtsorganen bedacht en beschreven.

Diogenes Laërtios (eerste helft 3e eeuw n. Chr.) berichtte over de fraaie toelichting van een naamloze Pythagoreër bij Alkmaioons spermatologie. Deze anonieme bioloog leerde ten tijde van Sokrates, in het begin van de 4e eeuw v. Chr., in Zuid-Italië. Sperma, zo zei de commentator, is een door een warme damp omsloten hersendruppel. De spermatische materie komt door de warme damp tot leven (denk aan de zojuist genoemde lucht-hypothese). Arrenospermie is biologisch de juiste opvatting, meende de Pythagoreër, maar na aankomst van (σ) sperma in de uterus dalen uit de hersenen van de vrouw *ichoor* (gal), *hygron* (vocht) en *haima* (bloed) neer en door dit voedend mengsel groeit het embryo. Het zijn de drie componenten die Filolaos (I.6) genoteerd had, wellicht op gezag van Pythagoras. Opgemerkt moet worden dat 'lucht' (het bezielde element) ontbreekt in de aanvoer naar het embryo afkomstig uit de \varnothing hersenen.

De levenwekkende damp brengt ook de geestelijke vermogens tot stand. De Zuiditaliaanse Pythagorese artsen van de 4e eeuw beschouwden sperma als een bezielde, met vor-

mende krachten toegeruste kiemstof waar epigenetisch een embryo uit opgroeit. Polybos kan nu met behulp van zoveel informatie meedelen, dat zaadaderen sperma naar de geslachtsorganen voeren, evenwel niet twee paar maar vier paar. Het eerste paar doorloopt merg en nieren naar de testes. Het tweede paar verlaat het hoofd, loopt langs oren, door de hals en aan weerszijden langs de wervelkolom, en ten slotte door de lendenen naar de testes. Het derde paar gaat door de voeten en dijen. Het vierde paar gaat door het voorhoofd en de hals, daarna heen en terug door de armen, vervolgens gaat één ader door de lever en de andere door de milt, en deze twee monden uit in het *aidoion* (geslachtsorgaan). Zodoende wordt sperma (Hippocratisch) uit alle lichaamsdelen aangevoerd, terwijl het een produkt van de vier lichaamsvochten is (humorale spermatologie). Overigens wordt in het *Corpus* elders nog verwezen naar slechts twee (en niet vier) vochten, namelijk slijm en gal.

De Cyprische arts Syennesis (aangehaald door Aristoteles) wist van twee dikke zaadaderen beginnend bij het oog, lopend langs de wenkbrauwen, die lever en milt aandoen en via de nieren de testes bereiken: een voorziening die goed bij Polybos' situatieschets aansluit.

Ook voor de functie van de zaadaderen was experimentele informatie voorhanden. Diogenes van Apollonia weet de onvruchtbaarheid van vele Skytische mannen – 'waarvoor zij zelf een god als oorzaak aanwijzen' – aan de Skytische geneeskunst. Skythen, zo zeggen Diogenes en het *Corpus Hippocraticum* – bestreden een gewrichtsziekte, die zij door het vele paardrijden opliepen door de zaadaderen achter de oren door te snijden. Daarom treft men in westelijk Klein-Azië zo vele eunuchen aan, die in dit geval shamanen genoemd worden.

De latere historie van de zaadaderen – zij functioneerden tot in de late Middeleeuwen – laat ik onbesproken om met een aantekening over botanische zaadaderen vermeld in het *Corpus* te besluiten. De plantkunde kreeg vooral onder Knidische artsen aandacht.

In *Peri Nousoon* (IV, c. 33, bij Littré) betoogt de Hippokratische auteur dat de vier humoren in zowel vast als vloeibaar voedsel aanwezig zijn en dat zij, uit voedsel voortgekomen, het lichaam samenstellen. Van dieren en van planten.

Een zeer jonge boom draagt nog geen vrucht, want de vette, verdikkende kracht (*dynamis*) onmisbaar voor vruchtzetting, ontbreekt. Op den duur worden de plantaderen wijder en een toevloed van dik en vet sap uit de bodem kan passeren. De zon bewerkt dat dit sap zich in alle richtingen door de plant verbreedt, zodat het ook in de toppen (van de stengels) aankomt. Daar, zondoorstoofd, wordt het sap tot rijpe vrucht omdat het dunne sap uit de jonge vrucht verwijderd wordt en het dikkere gedeelte achterblijft. Door aanhoudende verwarming en stoven wordt het dikke sap zoet. Uit gegevens in *Peri Fyseoos Paidiou* (VII, c. 22 516, c. 26 526–528, c. 34 544) blijkt dat bomen die geen vrucht dragen niet genoeg van het vette der aarde op konden nemen. De boekverzorgers in Alexandrië (of latere handelaren) konden niet steeds de teksten nauwkeurig hun ware plaats aanwijzen, zodat vrijwel dezelfde tekst in verschillende edities verschillend genummerd werd.

Een ent op de onderstam duwt zijn eigen wortels de grond in en die verschaffen de ent het hem passende vocht, zodat hij zijn eigen vrucht zal dragen. Het concept van de zaadaderen is dus in de Hippokratische plantkunde terug te vinden.

Tallose krachten (*dynamai*) schuilen in de aarde, die aangevoerd in het passende vocht aan al wat groeit van pas komen, vochten die elke plant in de bodem kiest en opneemt. Een roos, zo vernemen de lezers van *Peri Fyseoos Paidiou*, zuigt uit de aarde vocht dat

rooskwaliteit bezit. Knoflook doet niet anders en alle overige planten evenzo. Deze andere noemt de schrijver niet; hij verdient lof voor zijn keuze van de twee voornaamste gewassen. Indien de planten, zo vervolgt hij, anders zouden leven, zouden zij niet aan hun zaad (hun herkomst) gelijk blijven. Daarom ook was geen van de oorspronkelijk uit de aarde verschijnende gewassen aan een ander gelijk, tenzij door een zekere (vorm)verwantschap, besluit de auteur. Hij heeft (voor de planten) hiermee een vormvaste beginvegetatie omschreven die zich vierhonderd jaar later zonder enig bezwaar laat voegen bij de plantkunde in Genesis.

De vergelijkende studie van enige passages in het *Corpus* maakt aannemelijk dat de Hippocratici onderstelden dat de mens (dierlijke organismen) door vier verschillende vochten moet leven, maar dat planten één polydynamische vochtigheid nodig hebben. Kwalitatieve overeenstemming bewerkstelligt vereniging, dat is toeneming van dezelfde materie en het vormende plantesap houdt daarom het uiterlijk van de ouderplanten onveranderd in stand.

Zaadaderen (*flebes*) verwijden mettertijd, bij mensen en bij planten. Plantezaad is sterk geconcentreerd voedingssap. Geurts naar wiens studie (1941) – die mij zeer ten nutte was, ik verwijs voor veel meer gegevens – vermoedt dat Empedokles' geschriften de grondslagen geleverd kunnen hebben voor de Hippokratische inzichten over bevruchting en vererving in de botanie.

De warreling van meningen hier geschetst kuiste en ordende de grootmeester Aristoteles nog in de 4e eeuw voor onze jaartelling.

2. *Bevruchting en erfelijkheid volgens Aristoteles*

Hoe Aristoteles dacht over sexualiteit van planten kan niet met enige zekerheid blijken uit *Peri Fytoon*, een verhandeling in twee boeken die aan hem toegeschreven wordt. Indien al na Theofrastos' dood een manuscript over planten van Aristoteles is bewaard gebleven (p. 46–47, 73) dan werd het in het Arabisch vertaald, en die kreupele vertaling vervolgens in het Latijn en deze in het Grieks overgezet. De denkstijl en de schrijfrant van *Peri Fytoon* zijn zeker niet karakteristiek voor Aristoteles' geschriften, maar dit plantenopstel bleef voor biologische doeleinden vijftienhonderd jaar lang onomstreden gelden als botanisch werk van de Filosoof. Daarom is het gewenst hier de passage over de plant-seksen op te nemen, omdat de inhoud van geschriften van latere auteurs met behulp daarvan gemakkelijker toegankelijk wordt.

Peri Fytoon 817 a – 817 b 14: 'Wat echter de meeste en meest bijzondere aandacht verdient op dit gebied van kennis (*epistèmè*) is dat wat Empedokles aan de orde stelde, namelijk of in planten twee seksen aanwezig zijn, ♀ en ♂, of anders misschien een mengsel van de twee geaardheden (*genos*).

We zijn het eens dat als een mannetje voortbrengt, hij binnen in een ander [dier] voortbrengt en dat de twee seksen van elkaar verschillen. Wanneer dus bevonden wordt dat planten ♂ en ♀ geaard zijn en dat zonder uitzondering het ♂ ruwer, harder en onbuigzamer is, terwijl het ♀ zwakker (*asthenesteron*) is en meer geneigd tot vrucht dragen, dan moeten we nader onderzoeken of deze twee geaardheden (*genè*) in planten vermengd zijn, zoals Empedokles zei.

Ik denk dat de feiten anders zijn, want vermengde dingen moeten eerst zelf afzonderlijk bestaan en dus moeten ♂ en ♀ eerst een eigen bestaan voeren en daarna

gemengd worden, maar zo'n vermenging zal niet plaatshebben behalve ter wille van hun eigen voortbrenging. Als we Empedokles' veronderstelling geloven, zou een vermenging gebeurd zijn bij planten alvorens die vermenging plaatsvindt, en dat zou oorzaak en gevolg gelijktijdig maken bij de voortplanting. Echter zijn σ en φ niet gekoppeld in enige plant aanwezig. Als dit zo ware, zou een plant meer volkomen (*teleioteron*) dan een dier zijn. Dat kan niet, want een dier heeft geen uitwendige factor (*exooterikos*) nodig, welke dan ook, om zich voort te planten, maar een plant wel, en zij heeft dat nodig volgens de seizoenen van het jaar. Want een plant behoeft zonneschijn, een gunstige temperatuur en vooral de goede atmosfeer; deze factoren in het bijzonder tijdens zijn groei.

Het begin van de voeding der planten komt van de aarde, en een ander begin (*palin arche*), dat van de voortplanting, komt van de zon. Anaxagoras noemde daarom... de aarde de moeder der planten en de zon de vader.

We dienen ons evenwel de vereniging (*krasis*) van het σ en het φ van planten niet zo voor te stellen, maar eerder op een andere manier, te weten: het plantezaad is gelijkwaardig aan de kieminplanting bij dieren, zoals die voortkomt uit de vermenging (*mixis*) van σ en φ . En juist zoals binnen in het ei – als een jonge vogel ter wereld komt – genoeg is om als voedsel te dienen tot het uur van zijn voltooiing – als hij het ei uitkomt – en zoals een vrouwtje de jonge vogel in weinig tijd voortbrengt, is het gesteld met het zaad van een plant. Empedokles zei ook dat, ofschoon planten geen jonge vogels voortbrengen omdat wat door hen voortgebracht wordt de aard van een plantezaad bezit, toch daarin voeding beschikbaar is. Dat voedsel doet de wortel in zijn begin ontstaan. Hoewel dat wat [als dier] geboren wordt sinds het ogenblik van de geboorte zichzelf beweegt [en plantezaden niet], moeten we toch besluiten dat bij planten het σ en het φ zich vermengen zoals bij dieren.

De vermenging van de planten heeft plaats binnen aan hun eigen aard gestelde grenzen (*en diokèsei tini*). Als het dieren betreft, als die zich vermengen, worden de seksen (*genès*) en hun vermogens (*dunamei*) vermengd, die tevoren afzonderlijk waren, en uit twee komt één eenheid (*ti hen*) voort. Dit nu is niet het geval met planten, want bij hen zijn niet twee seksen vermengd terwijl daarna hun vermogens weer gescheiden worden. Evenwel, indien dan de bewegende natuur (*fysis*) σ en φ mengde en verenigde, dan is dit goed geslaagd, want behalve het voortbrengen van vruchten brengen planten geen enkele verrichting (*energeia*) tot uitvoering. Van dieren is immers het σ van het φ gescheiden steeds als geen copulatie plaatsheeft, en deze scheiding is ter wille van hun talrijke daden en ondernemingen.' (Vertaald met hulp van W.S. Hett, 1980.)

Hoe verleidelijk het ook is deze tekst te interpreteren als een bericht over het vermoeden van het genie Empedokles aangaande de bevruchting van planten zoals die in de 19e eeuw opgehelderd zou worden, ik laat het achterwege. Onbetwistbare Aristoteles-teksten over σ - en φ -geaardheid van planten sloten aan bij de bestaande tradities en werden vervolgens tot halverwege de 18e eeuw vrijwel algemeen onderschreven.

Aristoteles wees erop dat *ostrakoderma* (schaal- en schelpdieren) vastgehechte, bewegingloos levende wezens (*ousia*) wezenlijk aan planten gelijk zijn (*Gen. Anim.* 715 b. 19–24). Zodoende zijn zulke levende dingen noch σ noch φ ofschoon zij σ en φ genoemd worden wegens een overeenkomstigheid (*homoiotèta*) en wegens 'analogie', want 'zij verschillen in dit opzicht toch te weinig'. Wat planten aangaat komen immers van dezelfde soort (*genos*) exemplaren voor die vrucht dragen, terwijl de andere die zelf geen

vrucht dragen behulpzaam zijn bij de vruchtdracht van de andere. Voorbeelden hiervan zijn de vijg en de caprificus (vijgeboom met galwespjes).

Allerlei overeenstemming tussen dieren en planten ontging Aristoteles niet. Hij tekende aan, dat eieren van veel dieren klein beginnen en zich daarna groeiend vervolmaken; 'plant-eieren' (zaden en vruchten) ontwikkelen zich evenzo. Van dieren met zo'n eigroei moeten de eieren zich buiten het lichaam ontwikkelen, want de inwendige lichaamsruimte laat zo'n toenemende omvang niet toe. Van planten ontwikkelen de vruchten zich ook uitwendig (*Gen. Anim.* 718 b 8-15).

Aristoteles merkt op dat na één samenzijn (*mia sunousia*) sommige dieren talrijke nakomelingen voortbrengen en dat dit ook in het algemeen geldt voor planten, want uit één beweging (*mia kinèsis*) komen alle vruchten voort die de plant draagt (*Gen. Anim.* 723 b 12-14). We mogen veilig besluiten dat Aristoteles hiermee niet de bevruchting bedoeld heeft zoals die in de 19e- en 20e-eeuwse biologie begrepen wordt, evenmin als Platoon doelde op spermatozoïden (p. 39). Aristoteles dacht aan de versmelting van de ♀ geaardheid (*to thelu*) met de ♂ geaardheid (*to arren*), die als gevolg daarvan een vrucht oplevert, zo men wil 'zaden'. Het ♂ en het ♀, gescheiden geaardheden bij dieren, zijn samen aanwezig in (de meeste) planten.

Hiervan uitgaande signaleerde Aristoteles opnieuw een gelijkheid van dier en plant: om zich te vermeerderen hebben beide bevruchting nodig, dat is vermenging of versmelting van de twee geaardheden.

Toch heeft Aristoteles – dit wil ik verdedigen – de vruchtvormende functie van stuifmeel begrepen. Malpighi en Grew, om slechts twee namen te noemen, steunen mijn mening, want zij hebben hun gedachten over stuifmeel aan Aristoteles ontleend. Kortom: zij zijn alle drie van mening dat stuifmeel voedende materie aanvoert, zodat de groei van de reeds aanwezige kiem mogelijk en in gang gezet wordt. Aristoteles legde uit (*Gen. Anim.* 728 a 25-30) dat *menstruum* van ♀ dieren een residu is, een bloedachtig uitgescheiden overschot, maar bovendien groeimaterie, voedingsstof voor het embryo. Stuifmeel is het equivalent daarvan bij planten (Malpighi herhaalt dit nauwkeurig).

Uitvoerig lichtte Aristoteles toe dat, indien het ♂ en het ♀ in levende wezens niet gescheiden zijn (*mè kechooristai*), het sperma zoiets als een *kuèma* (kiemsel) is, een oermengsel (*protoon migma*) van het ♂ en ♀, kortom: een vruchtbeginsel. Zo kunnen we begrijpen, lichtte Aristoteles toe, dat één zaad slechts één lichaam vormt, één stengel uit één kiemende graankorrel ontstaat, zoals één dier uit één ei. Zijstengels verschijnen zodra een overschot aan voeding uit de bodem de plant binnen is gekomen.

Dieren van gescheiden geslacht, ♂ en ♀ duidelijk verschillend in uiterlijk, brengen toch heel dikwijls talrijke jongen voort uit één spermadosis. Dit feit bewijst dat het vermogen te doen bewegen (*fysis*) van dierlijk sperma een ander is dan dat van planten (*Gen. Anim.* 729 a 33-37).

Aristoteles, hiervan uitgaande, bouwde een biofilosofisch betoog op dat hier niet wordt samengevat. Hij besloot dat planten 'leven' krachtens de aanwezigheid van de ♂ en de ♀ geaardheid, eigenschappen die beslissen of een voorwerp levend of dood is (*Gen. Anim.* 732 a 12-13). Nog verdient opgemerkt te worden dat sommige planten *automata* zijn, niet ontstaan uit een *kuèma*, bij voorbeeld de Maretak (*Viscum album*).

Voor planten had Aristoteles overigens wel veel belangstelling, maar incidenteel. Hij nam ze vaak in beschouwing – als groep levende wezens – maar gewoonlijk vergelijkenderwijs, een bijkomstigheid, een der factoren in het grote verband van zijn betoog.

Voor Aristoteles stond vast dat sperma de oorsprong is van nieuwe, roodbloedige orga-

nismen en verder dat het de nakomelingen voorziet van ouderlijke eigenschappen. De opvallende overeenstemming tussen voortbrenger en nageslacht komt voort door de gelijkheid van lichaamsstructuur en dus moet de gehele organisatie van het toekomstige volwassen dier in zijn sperma aanwezig zijn (in potentia; *Gen. Anim.* I, 722 a, b; 726 b).

Deze algemene wetmatigheden behoeven nader onderzoek en toelichting; Aristoteles overdacht de vraagstukken jarenlang. Vóór hij zijn verhandeling over voortplanting schreef (p. 48) had hij in zijn Zoölogie (*Historia Animalium*) voorlopige notities gemaakt (tussen 347 en 335 v. Chr.). Vererving laat zich niet met zekerheid voorspellen. Ik citeer (met hulp van d'Arcy Wentworth Thompson (1910) en J. Tricot (1957)):

Hist. Anim. VII, 585 b 29 - 586 a 4: 'Uit misvormde ouders komen misvormde kinderen voort, manke uit manke, blinde uit blinde, en in de regel erven kinderen van allerlei dat opvalt bij hun ouders, en overeenkomstige kenmerken zijn hun aangeboren, zoals pukkels of vlekken. Men heeft zulke verschijnselen bij drie opeenvolgende generaties zien optreden. Zo was er een man met een litteken op de huid van zijn arm, maar die vlek had zijn zoon niet, terwijl zijn kleinzoon dat litteken op dezelfde plaats had al was dat niet erg duidelijk.

Toch zijn zulke gevallen zeldzaam . . . 'want de kinderen van manke ouders zijn gewoonlijk welgeschapen en hiervoor is bijgevolg geen strenge regel. Gewoonlijk lijken kinderen hetzij op hun ouders, hetzij op hun voorouders, en toch komt het voor dat zo'n gelijkenis uitblijft. Zo'n overeenstemming met voorouders kan zich echter na enige generaties weer aandienen, zoals bij de vrouw in Elis die overspelig was met een neger. Haar dochter geleeke in niets op een negerin, maar het kind van die dochter was zwarthuidig.'

Hier moet ik eraan herinneren, dat de σ geaardheid immaterieel is, actief en bewegend, vormend, de φ daarentegen is passief en stoffelijk van aard (*Hist. Anim.* VII, 716 a 6). Aristoteles sluit hier later op aan (vertaald met hulp van A.L. Peck (1942)).

Gen. Anim. 738 b 20-37: 'Steeds verschaft het φ (*to thèlu*) de materie (*hulè*). Het σ verschaft dat wat de materie van vorm voorziet. Dit, menen wij, zijn de vermogens (*dunamis*) die elk van beide seksen eigen is en wat het σ - of φ -zijn bepaalt. Dus is het onvermijdelijk dat het φ organisme het lichamelijke levert, met andere woorden een hoeveelheid materie, en dat het σ organisme dit achterwege laat, opdat niet de gereedschappen in het voorwerp dat zij samen vervaardigden zouden moeten achterblijven, evenmin overigens als de ambachtsman die ze hanteerde.

Van het φ is dus het lichaam (*sooma*) afkomstig en van het σ de ziel (*psyche*), terwijl van elk [dier]lichaam de ziel het wezenlijke (*ousia*) is. Om die reden zullen, als een mannetje en een wijfje van verschillende soortelijke afkomst copuleren, de directe nakomelingen uiterlijk even veel op de vader als op de moeder lijken. Zulke paringen slagen bij dieren met een gelijksoortige levenscyclus, die ongeveer even lang drachtig zijn en niet in grootte verschillen. Voorbeelden hiervan zijn de jongen van vos en wolf, en van patrijs en kippen. Gaandeweg echter, als zowel de een als de ander herhaaldelijk nageslacht voortbrengt, zal dat nakroost de gedaante van de moeder (*thèlu*) aannemen. Zaden in vreemde grond ontwikkelen zich evenzo tot planten in overeenstemming met de aard van de bodem, omdat de bodem het materiaal [voor het plantelichaam] verstrekt.'

Merk op dat, getoetst aan onze huidige opvattingen, Aristoteles vererving aan interne (sperma) en externe (bodem) agentia toeschrijft; voor ons een tegenstrijdigheid, niet voor Aristoteles die consequent de veronderstelde uitwerking en het karakteristieke vermogen

van het ♀ en het ♂ toelicht en in overeenstemming brengt met zijn waarnemingen. Aristotelische erfelijkheid is enerzijds aan materie gebonden, anderzijds immaterieel.

Hoewel Aristoteles in zijn redeneringen zeer zelden kwantificeert omdat hij kwaliteit voorrang gaf boven kwantiteit, stelde hij toch budgettering vast in het natuurlijk beloop van de voortplanting. Grote dieren brengen één jong voort, kleine talrijke en middengrote daar tussenin. De oorzaak is, legde hij uit, de voedseltoevoer naar het embryo. Grote lichamen, die zelf al veel voeding gebruiken, kunnen nog genoeg voeding beschikbaar stellen voor één jong, en bij kleine dieren is de voedseltoevoer toereikend voor veel kleine jongen (*Gen. Anim.* 771 a).

Enige vroegere auteurs en de Hippocratici waren van mening dat het hele lichaam zou bijdragen aan de samenstelling van sperma op grond van vier argumenten die Aristoteles samenvat en daarna kritisch zal bespreken (*Gen. Anim.* I, xvii, 721 b).

1. Het hele lichaam neemt deel aan de lustgevoelens bij coïtus.
2. Verminkte ouders brengen verminkte nakomelingen voort, want van het ontbrekende orgaan ontbreekt de bijdrage aan het sperma.
3. De overeenstemming tussen ouders en nakomelingen betreft het lichaam in zijn geheel.
4. Als een geheel of volkomen organisme voortkomt uit een geheel, volkomen organisme, dan moet redelijkerwijs ondersteld worden dat de afzonderlijke delen van het nieuwe organisme elk uit de overeenstemmende delen van de voortbrenger voortkomen.

De vier argumenten kunnen, verzekert Aristoteles (*Gen. Anim.* I, xviii), gemakkelijk ontzenuwd worden en zij dwingen bovendien tot foute gevolgtrekkingen.

Gelijkheid aan de ouders bewijst niet dat sperma uit het hele lichaam afkomstig zou zijn. Een boorling heeft geen grijs haar of een baard die de vader, in later jaren, kan bezitten (en de nakomeling ook maar een directe overdracht kan niet hebben plaatsgevonden). De vrouw in Elis bewees eveneens dat directe overdracht niet plaatsheeft, want eerst in een volgende generatie verscheen de voorouderlijke eigenschap.

Gen. Anim. 722 a 12–16: ‘Die zelfde natuurwet (*logos*) geldt voor planten. Zouden we moeten zeggen dat het zaad uit de hele plant voortkomt, precies zoals bij dieren? Vele planten missen gedeelten. Men kan desgewenst stukken wegsnijden, maar sommige daarvan groeien later weer aan. Bovendien wordt niets van de zaadomhulling (*perikarpion*) aan het zaad meegegeven en toch heeft de nieuwe plant die zaadomhulling in dezelfde vorm.’

Uit Aristoteles’ andere argumenten kies ik dat weliswaar de lichaamsmaterie van voortbrenger en nakomeling dezelfde blijft, vererfd wordt, maar niet de constructie van die lichaamsmaterie, niet de verdeling in *homoiomere* en *anhomoiomere* organen, niet hun onderlinge samenhang en juist die samenhang is beslissend voor de overeenstemming van voortbrenger en nakomeling.

Zowel mannetje als vrouwtje leveren sperma maar, als het sperma zowel van mannetje als van vrouwtje de replica’s van alle organen bevat, moeten twee nakomelingen, een mannetje zowel als een vrouwtje tegelijkertijd ontstaan. Empedokles loste dit vraagstuk op, schamperde Aristoteles, door te beweren dat mannetje en vrouwtje elk een aan elkaar passende spermatische helft van het nieuwe organisme bijdragen. Onmogelijk, want een gehalveerd organisme is niet levensvatbaar of het nu volgroeid of heel klein is. Het model van Empedokles is onzin (*aloga*).

Na een afweging van verschillende mogelijkheden voor het ontstaan van sperma, besloot Aristoteles dat het een *peritooma* moet zijn, een overschot afkomstig van nuttige voedselstoffen (*Gen. Anim.* 725 a 3–5). Sperma resteert als laatste produkt uit de laatste

fase van de omzetting van voedende materie en is dus geen excrement. Dit eindprodukt doorkruist het hele lichaam en verzamelt zich in de uterus, de geslachtsorganen en de borsten. Voor deze zienswijze noemde Aristoteles gegevens ter ondersteuning (*Gen. Anim.* 727 a).

Van ♀ organismen zijn *katamenia* gelijk te stellen (*analogon*) met sperma van ♂. Zij zijn vanwege hun oorsprong met sperma vergelijkbaar, want het zijn voedselbestanddelen die omgezet en in het bloed werden opgenomen. Het is ten dele veranderde materie die bij lange na niet de perfectie bereikt heeft die ♂ sperma eigen is.

Dank zij de vormende kracht die ♂ sperma op *katamenia* uitoefent, kunnen en zullen zij de lichaammaterie worden van een nieuw levend wezen dat zij, zelfstandig, nimmer kunnen vormen.

Kortom, het ♂ sperma is actief, effectief, maakt en doet (*poiètikon*). Het ♀ sperma is passief, lijdzaam (*pathètikon*), niets anders dan ontvankelijk, onmisbaar materiaal (*Gen. Anim.* 729 a 22).

Gewoonlijk verschijnen *katamenia* bij afnemende maan, want dierlijke lichamen koe-len in die periode steeds sterker af (bij nieuwe maan is de lucht het koudste). Aristoteles kon de periodiciteit van *katamenia* causaal-mechanistisch verklaren. Boven in het menselijk lichaam treffen we twee grote bloedvaten aan, de holle ader en de aorta (*aortè*). Zij vertakken zich herhaaldelijk en eindigen als talrijke kleine bloedvaatjes bij de uterus. Omdat het door de afnemende maan kouder werd, kan de verminderde warmte het verterende voedsel niet meer zo doorstoven en grondig mengen, opdat alles volkomen door het lichaam opgenomen wordt. Als de uterale bloedvaatjes overvuld raken met in het bloed thans half omgezette voedseldeeltjes, komt het ogenblik waarop zij het bloed en half omgezet voedsel niet meer kunnen bevatten. Een bloeding heeft plaats. Een nog meer gebrek-kige omzetting van voedseldeeltjes heeft kleurloze *katamenia* tengevolge.

Evenzo zal, omdat mannetjes warmer en vrouwtjes kouder van aard zijn, copulatie bij noordenwind meer mannetjes dan vrouwtjes opleveren, en bij zuidenwind omgekeerd, want de zuidenwind is veel kouder dan wind uit het noorden. Deze koude veroorzaakt dat tijdens zuidenwind de spermatische afscheidingen minder goed doorstoofd en dus dunner vloeibaar zijn, hetgeen vrouwtjes doet ontstaan.

Enige experimentele steun ontving Aristoteles van schaapherders die hem verzekerden dat copulatie terwijl de dieren de kop noordwaarts gericht houden meer rammen, en in-dien zuidwaarts meer oaien opwekt (*Gen. Anim.* 767 a 10).

Twee aantekeningen. Zowel ♂ sperma als *katamenia* verliezen door een lagere tempera-tuur aan kwaliteit, want het minder goed doorstoofde voedsel laat meer halfklare restan-ten (*perittooma dyspepton*) over en dat benadeelt zowel de ♂ als de ♀ zaadvloeistof. Tevens planten niet alle levende wezens zich door sperma voort, bij voorbeeld wilg (*itea*) en populier (*aigeiros*) niet. Deze bomen missen enerzijds het vermogen, de *dynamis*, om voedsel te kunnen doorstoven en anderzijds hebben zij de voedselstoffen geheel en al no-dig om zo sterk te worden als ze zijn.

De Natuur laat de uitstorting van de veredelde voedselstoffen op de juiste plaats gebeu-ren, zodat zij kunnen bijdragen aan hetgene waarvoor zij bedoeld zijn. Bij mannetjes ontbreekt het sperma soms (jeugd, ouderdom, ziekte). Soms ook omdat mannetjes war-mer zijn en de voedselstoffen daarom wel eens zo volkomen doorstoofd en verwerkt wor-den dat zij geheel en al door het lichaam opgenomen worden. Bij de koudere vrouwtjes ontbreken *katamenia* door laatstgenoemde oorzaak nooit. De Natuur gedraagt zich ook hier weer conform in analoge situaties: een ambachtsman en zijn gereedschap zullen niet

altijd daar aanwezig zijn waar bewerkbaar materiaal (in dit geval *katamenia*) beschikbaar is.

Aristoteles voegde hieraan toe dat vrouwtjes vloeistof kunnen afscheiden die niet tot embryovorming bijdraagt en bevestigde daarmee wat Pythagoras en Zenoon van Elea (ca. 500 – ca. 425) al bekend hadden gemaakt. Deze opmerking van Aristoteles werd door latere auteurs dikwijls veronachtzaamd waardoor vergissingen ontstonden. Het juiste inzicht van Aristoteles bleek in 1677, toen C. Bartholin (p. 322) de *glandulae Bartholini* ontdekte als oorsprong van een vaginale afscheiding.

Het pseudo-sperma komt uitsluitend voor, leerde Aristoteles, bij roodbloedige, niet-eierleggende dieren waarvan de uterus niet dicht bij het middenrif ligt (*Gen. Anim.* I, xx, 728 b). Hij was zeker van zijn conclusie, omdat de Natuur slechts het noodzakelijke te-weegbrengt en twee zaadvloeistoffen in één organisme (het ♀) zou met die wet in strijd zijn.

Alle dieren bezitten twee uteri (*hysterai*), ook indien het schijnt dat slechts één aanwezig is (zoals bij Koppotigen). In anatomische verhandelingen tot de zeventiende eeuw duidt de term *uterus* de huidige ‘uterus’, het oviduct en het ovarium te zamen, aan.

Om de functie van testes te begrijpen, verklaarde Aristoteles (*Gen. Anim.* 717 13–25), moeten we niet vergeten dat alles wat de Natuur (*fysis*) verricht zowel het noodzakelijke als het beste is. Noodzakelijk voor de voortplanting zijn testes niet, want noch bij slangen noch bij vissen worden testes aangetroffen. Dan zullen testes slechts terwille van het betere aanwezig zijn. Zij dienen, besloot hij na enige overwegingen, om het spermatransport meer gelijkmatig te maken (en hij verwees voor een gedetailleerde toelichting naar *Hist. Anim.* 510 a 20, 718 a 15). Voor meer bijzonderheden over de Aristotelische spermatologie zie p. 339–342.

De overdracht van eigenschappen van voortbrenger op nakomeling is voornamelijk te danken aan vermogens van het ♂ sperma. Dit bezit drie vormende krachten (*dynamet*). a. vormend tot een zelfde individu, b. vormend tot ♂ of tot ♀, en c. vormend tot mens. Als bij de vorming van het nieuwe organisme a. te zwak is, komen alternatieve, voorouderlijke eigenschappen op de voorgrond. Als c. te kort schiet, ontstaat een misgeboorte. De dynamis waar b. op doelt is een vermogen dat levende wezens bezitten en is minder eenvoudig dan het lijkt. De volgende notitie uit Aristoteles’ uitvoerige beschouwingen licht dit toe.

Ook als de ♂ kwaliteiten de overhand hebben in het ♂ sperma kan het gebeuren dat enige van die kwaliteiten gewijzigd of verminderd zijn. Niettemin zal nog wel een man ontstaan, hetzij zoals Koriskos (Jan Publiek), hetzij zoals Sokrates. De voortbrengende man is echter niet slechts een man met de eigenschappen van Koriskos of van Sokrates, maar tevens een menselijk wezen. De bijzondere en persoonlijke trekken van de voortbrenger komen bij zijn kroost in verschillende mate tot uiting, in overeenstemming met de spermakwaliteiten. Koriskos is zowel menselijk als dierlijk, ofschoon het menselijke meer kenmerkend voor Koriskos is dan het dierlijke. Beide eigenschappen zijn echter betrokken bij de vorming van de nakomeling. Een mens ontstaat en het individuele van de voortbrenger is het actuele van het kind, en het dierlijke (*genos*) dat tevens overgedragen wordt, is een abstractie.

Problemen over vererving blijven Aristoteles boeien; hij stelt ze in het vierde boek over de Voortplanting der Dieren (*Gen. Anim.*) nogmaals aan de orde.

Hoe komt het dat kinderen soms wel en soms niet op hun ouders lijken? Zelfs niet eens op hun familie bijwijken en zij kunnen misvormd zijn. Eigenlijk zou iedere nakomeling

die niet aan zijn ouders gelijk is als een misvorming, als een ontsporing van de natuurlijke voortzetting opgevat mogen worden.

Als een vrouwtje geboren wordt en dus niet een mannetje is dit, strikt genomen, een eerste ontsporing, want het ♂ sperma zou van nature goed doorstoofd ♀ sperma (*kata-menia*) tot een ♂ dier moeten vormen. Toch is die ontsporing evenzeer van nature noodzakelijk, want ♂ en ♀ zijn onmisbaar om een diergroep (*genos*) te laten voortbestaan. Het schijnt een tegenstrijdigheid, maar wij moeten bedenken dat de natuur het noodzakelijke verricht: zowel ♂ en ♀ zijn noodzakelijk en dus natuurlijk. De ontsporing is een regelmatig, natuurlijk proces.

Fysiologische oorzaken ontnemen ♂ sperma soms zijn volle vermogens (jeugd, ouderdom) en misvormingen kunnen, naar men moet erkennen, buiten de *causa finalis* om, ontstaan, een toevalligheid. Een overmaat van ♂ of van ♀ sperma kan invloed hebben en zelfs koud, hard water, dat machteloos als vormer (*ateramna*) is, kan steriliteit veroorzaken of de geboorte van vrouwtjes.

Het individuele bepaalt of een Koriskos of een Sokrates geboren wordt, want die twee verschillen niet voor zover zij dierlijke organismen zijn. Nakomelingen lijken steeds op een van de twee ouders: òf op de vader, òf op de moeder. Het hangt van de *dynamei* (de kentekenvorming) af wie van beide ouders de overhand krijgt.

Omdat in ♂ sperma de *dynamei* actief en in ♀ sperma slechts in potentia aanwezig zijn, kan een ontregeling van de ♂ spermatische vermogens veroorzaken dat voorouderlijke eigenschappen opnieuw verschijnen. Stel dat de vaderlijke vormende *dynamei* te kort schieten, en het tekort is slechts gering, dan zal het kenmerkende van de vader van de voortbrenger in de nakomeling overheersen, en als het tekort nog wat groter is, diens grootvader. Voor vrouwtjes geldt hetzelfde en het is van toepassing voor het hele lichaam en voor de lichaamsdelen afzonderlijk.

De diversiteit in het dierenrijk is veroorzaakt door kruisingen en milieufactoren. De vroegst bekende uitspraken van Aristoteles over hybridisatie zijn in *Historia Animalium* te vinden. Hij schreef dat door kruising van verschillende dieren andere vormen ontstaan, bij voorbeeld van wolf en teef (die vruchtbare nakomelingen oplevert), terwijl de honden van Lakonië (in het zuidoosten van de Peleponnesus) voortkomen uit de paring van vos en hond. De Indische hond is kroost van de tijger en een teef, niet de eerste afstammelingen, maar de derde generatie. De eerste generatie zijn ontembare bastaarden, naar men verzekert. Om deze te verkrijgen brengt men een teef naar een eenzame plaats en bindt haar daar vast. Ofschoon zij dikwijls verslonden wordt, kan het gebeuren dat de tijger zich in de vereiste goedstoestand bevindt om de teef te dekken (*Hist. Anim.* VIII, xxxvii, 607 a).

Hier voegde Aristoteles nog aan toe dat de streek waar de dieren huizen hun natuurlijke geaardheid beïnvloedt. Dieren uit bergachtige en woeste streken zijn van nature anders geaard dan die uit de laagvlakte en gematigde klimaten. In Azië zijn, over het algemeen, de wilde dieren woester en in Europa stoutmoediger. In Libië tonen de dieren de grootste verscheidenheid aan vormen, zodat men pleegt te zeggen dat Libië altijd iets nieuws te bieden heeft. Er is reden te geloven dat zeker voor zover het planten betreft de geografische opmerkingen van Aristoteles aan werk van Theofrastos ('over de met de verblijfplaats verbonden verschillen') ontleend zijn en beide verwijzen zij wel eens naar Kleidemos (misschien de 4e-eeuwse geschiedschrijver van die naam wiens werk verdween).

Hist. Anim. VIII, 605 a 27 – 606 a 5: 'Dieren hebben een verschillend verspreidingsgebied en bijgevolg treft men sommige dieren in een bepaalde streek niet aan, op

andere plaatsen daarentegen leven dezelfde dieren als elders, maar zijn kleiner, of ze leven kort, of ze gedijen er niet. Soms treden verschillen van deze aard op in zeer dicht bijeenliggende streken. In de provincie van Milete treft men in een streek talrijke krekels aan terwijl in een aangrenzende streek geen enkele gevonden wordt. Ook is er in Kefallinia [eilandje in de Ionische Zee] een rivier waar op de ene oever een krekkel voorkomt die op de andere oever ontbreekt. Op Pordoselene is een grensweg tussen twee provincies waar aan de ene zijde de wezel wel voorkomt, maar in het geheel niet aan de andere. In Boëtië wemelt het van mollen in de streek van Orchomenas, maar in Lebadia ontbreken zij ofschoon het vlakbij ligt, en als een mol daar van de ene streek naar de andere overgebracht wordt, zal hij niet meer in de grond willen graven. Op Ithaka kan de haas niet leven als hij erheen gebracht wordt. Hij zal dood worden aangetroffen zijn neus naar de plek op het strand gericht waar hij aan land gezet werd.'

Mijn overzicht laat niet toe de lotgevallen van Aristoteles' berichten over milieu en dier-verspreiding bij latere auteurs (Theophrastos, Plinius, Aelianus en de middeleeuwse compilatoren) na te gaan. De wijzigingen in de loop van de tijd zijn een terrein voor boeiende studies in biohistorie.

In *De Generatione Animalium* somt Aristoteles zijn conclusies op. Hier is een voorbeeld:

Gen. Anim. 746 a 29 - 746 b 15: 'Van nature (*kata fysin*) copuleren gepaarde dieren van dezelfde oorsprong (*homogenesis*). Echter, dieren die door hun natuurlijke geaardheid nauw verbonden zijn en in uiterlijk (*eidè*) niet veel verschillen, paren als zij in grootte overeenstemmen en de periode van dracht dezelfde is. Bij de meeste dieren zijn zulke kruisingen toch uitzonderingen, maar zij komen voor bij honden, vossen, wolven en [?]jakhalsen. De Indische honden komen voort uit de vereniging van een hond en een wild, hondachtig dier.

Het werd waargenomen dat dit ook bij vogels plaatsheeft, bij voorbeeld patrijzen en kippen. Een voorbeeld met betrekking op de grijpvogels betreft de haviken met uiteenlopend uiterlijk (*diaferontes tooi eidei*) die onderling paren, naar men gelooft; hetzelfde verschijnsel doet zich voor bij andere vogels.

Ons staat geen geloofwaardige waarneming over zeedieren ter beschikking, maar een krachtig vermoeden bestaat dat *rhinobates* [zeeduivel] zoals hij genoemd wordt, uit de paring van een *rhinè* [gitaarvis] met een *batos* [rog] voortkomt.

Voorts beweert men dat de oorsprong van de zegswijze over Libië, die inhoudt 'Libië brengt altijd iets nieuws voort', zou zijn dat daar dieren van verschillende afkomst paren, het gevolg van de waterschaarste, zodat zij alle samenkomen op de weinige plaatsen waar bronnen zijn, en zo paren zelfs degene die niet tot hetzelfde taxon behoren (*mè homofyla*).

Het blijkt dat slechts met één uitzondering alle dieren die als gevolg van zulke paringen voortgebracht worden, weer met elkaar paren en zich verenigen en in staat zijn jongen van de twee seksen voort te brengen. Muil dieren zijn de enige uitzondering.'

Bevruchting is het thema van het 10e boek van *Historia Animalium*, de natuurlijke historie van veel diergroepen afzonderlijk is de tekst van het 9e boek. Beoordeeld naar de biologische inhoud, mogen deze twee boeken niet geheel of grotendeels niet aan Aristoteles worden toegeschreven (p. 47). De beweringen dat kruising tussen een kameel en een luipaard een giraffe, van een kameel en een mus een struisvogel zouden opleveren werden

in de oude literatuur dikwijls aan Aristoteles toegeschreven, ik dacht ten onrechte. Zulke kruisingen zouden in tegenspraak zijn met de voorwaarden die hij zelf noemde. Ik vond niets over deze vreemdsoortige bevruchtingen in Aristoteles' overige zoölogie.

Bij Aristoteles en andere voor-christelijke auteurs zijn, in tegenstelling met de vroege fysiologie en taxonomie, geen connecties of parallelen met bijbelse teksten inzake vererving aanwijsbaar. Bijbelse gegevens over afstamming met wijzigingen zijn zeer schaars. God is de Vormer en de Maker (Psalm 139, vs 13-16), niet één of meer psyche's en slechts in het apocriefe boek van de Wijsheid van Salomo, dat tussen 150 en 50 v. Chr. geschreven werd, is misschien enige invloed van Aristoteles te bespeuren.

Sap. Sal. 7 vs 2-3: '... ik ben in het lichaam mijner moeder tot vlees gebeeld, in tien maanden tijds, zijnde bloed geronnen (*coagulatus*) door zaad eens mans...'

Genesis 30 verhaalt hoe eigenschappen visueel bij afstammelingen kunnen worden verwekt. Effen gekleurde, parende dieren, die gevlekte takken zien, werpen gevlekte jongen.

Jakob krijgt vee van Laban in beheer, zwarte en witte geiten en witte schapen, geen gevlekte dieren (want die zijn van Laban). In Jakobs kudde verschijnen gevlekte nakomelingen. Zodoende zou Laban op den duur al Jakobs dieren krijgen, maar hij laat de beste dieren paren in het goede seizoen en teelt dieren voor Laban in het slechte voortplantingseizoen. Jakob levert de nakomers aan Laban. Jakob behoudt de beste en floreert.

De Nederlandse bijbelvertalingen geven biologische teksten gewoonlijk sterk verminkt weer, zodat een betere biologisch-historisch aanvaardbare versie van de vrij slordig vertelde geschiedenis hier volgt.

Genesis 30 vs 37-43: 'Jakob nam groene takken van populieren en amandelbomen en van platanen en ontschorste ze ten dele. Een witte kleur verscheen op de plekken waar zij ontschorst waren, terwijl de onbeschadigde plekken groen bleven, en door die bewerking werden de takken bont. Hij plaatste de takken in de watergoten waarin het water toestroomt, opdat als de kudden zouden komen drinken zij de takken voor ogen zouden hebben en bevrucht zouden worden terwijl zij ze zagen. En het geschiedde dat de dieren de takken zagen toen zij bronstig geworden, paarden, en ze wierpen gevlekte jongen met allerlei verschillende kleuren.

Jakob verdeelde nu de kudde en hij plaatste de takken in de watergoten voor de ogen van de dieren. Er waren enige wit en zwarte van Laban, de overige waren echter van Jakob en zij werden in de kudden van elkaar gescheiden.

Wanneer nu de dieren in het beste seizoen paarden, zette Jakob de takken voor de ogen van de bokken en de geiten, opdat zij die ziende bevrucht zouden worden.

Wanneer echter een te late dekking plaatsvond en de bevruchting ternauwernood mogelijk was, zette hij die takken niet neer. Zodoende werden de nakomertjes Labans dieren en die van het beste seizoen Jakobs. Hij werd een zeer welgesteld man en bezat veel kudden, dienstmaagden en slaven, kamelen en ezels.'

3. Kosmisch zaad en voorbestaan

Dat Anaxagoras in de 5e eeuw v. Chr. de theorie van de *spermata* opstelde, werd vermeld (p. 332-333). In de 5e eeuw na Chr. erkende Augustinus dat *spermata* alomtegenwoordig zijn. Na hun schepping als levende materie blijven de *spermata* voortbestaan tot, laat zich veronderstellen, het einde der tijden. Biologen behoren, ook als zij weinig geneigd zijn

zich in de geschiedenis te verdiepen, Anaxagoras' en Augustinus' meningen niet als lang vergeten en versleten, antiek mediterrane puin te beschouwen. Zij speelden immers in de biohistorie niet alleen honderden jaren een belangrijke rol, maar ook nog heden ten dage zijn zij gemoderniseerd en van nieuwe namen voorzien, nog altijd aanleiding tot uitvoerig biologisch onderzoek. Sommigen van onze tijdgenoten ontdekken *spermata* in meteoren. Met verwijzing naar wat reeds over Anaxagoras werd meegedeeld (1.10) nog het volgende.

Een oorspronkelijk homogene kosmos, zegt hij, was een chaos van onvergankelijke, verschillende en onzichtbaar fijne materiedeeltjes en deze heelaalvulling werd heterogeen omdat agglomeraties ontstonden door het samenklonteren van talloze, onderling gelijke deeltjes. Het zijn 'zaden' (*spermata*) die ononderbroken bewegen volgens natuurwetten die een ordenende intelligentie, *Noes*, ze voorschrijft. *Spermata* mogen niet worden verward met de *atomoi* van Demokritos. Weliswaar zijn *spermata* eveneens onvatbaar kleine deeltjes, maar elk samenstellend partikeltje bevat toch iets van alle andere (vgl. Leibniz' monadenleer).

Of volgens Anaxagoras' mening *Noes* slechts natuurwetten instelde die voor mensen doorgrondelijk zijn is mij niet bekend. Ook niet of hij nog andere, volstrekt onbegrijpelijke wetten of zelfs onvoorspelbare voorvallen mogelijk achtte. Mensen vinden dat natuurverschijnselen verklaard of verklaarbaar zijn indien zij door meettechnieken begrensd kunnen worden; zij begrijpen gebeurtenissen pas zodra zij gekwantificeerd zijn en gevolgen zijn van aanwijsbare oorzaken. Het schijnt goed mogelijk dat Anaxagoras uitsluitend op deze laatste opvatting doelde.

De leer van de *spermata* is de grondslag voor de hypothese van het kosmisch zaad (*panspermie*) en ook van de voorbestaan-theorie (preëxistentie). Deze laatste is van Platonische huize. Het is de onderstelling dat elk levend organisme een tot wasdom gekomen levenskiem is. Zo'n kiem is een groepje atomen of moleculen, geschapen (Augustinus) of ontstaan door aaneensluiting op eigen kracht, en aanwezig sedert materie levensvatbaar werd en misschien nog wel eerder.

Tekstfragmenten steunen de mening dat Anaxagoras dode materie (lucht, *aithèr* (bovenlucht), water, aarde, rotssteen) als *panspermiai* beschouwde en dat wil bij hem niet meer betekenen dan zeer vele, uiterst kleine, onderling gelijkgeaarde deeltjes bijeen. Zulke agglomeraten zijn, volgens Anaxagoras, *homoioimeirai*. Er zijn zowel dode als dierlijke (vlees, been, merg, en in het algemeen wat wij weefsels noemen) en plantaardige *homoioimeirai* (schors, hout).

Belangrijk voor het ware begrip van biologische teksten uit de Oudheid en de vroege Middeleeuwen is te onthouden dat Anaxagoras kwaliteiten of eigenschappen van materie, als een deel van de materie zelf beschouwde. Het weke, het slappe, het warme, het koude, het glanzende enzovoorts – eigenschappen die ik in mijn verslag als geaardheid aanduidde – hebben bij Anaxagoras (en later bij de alchemisten) een stoffelijke zowel als een onstoffelijke natuur. Hier dienen zich fysisch-metafysische historische en moderne problemen aan die mijn onderwerp verre te buiten gaan.

Het woord *panspermia* nam de auteur van *Timaios* (p. 44) van Anaxagoras over. Platoon stelde *panspermia* en merg gelijk en besprak in onmiddellijk verband daarmee vlees en been (dus *homoioimeirai* samen). Anaxagoras betoogde dat *Noes* steeds en overal *fysis* beheerst, alle levende dingen, en verder dat *Noes* beslist of een zaad (sperma) dat, hoe dan ook, altijd uit het volledige spectrum van alle bestaande stoffen samengesteld is, zich bij voorbeeld tot een gras of tot een eik zal ontwikkelen (*kata taxin*). In het laatste geval krijgen houtkiemdeeltjes de overhand.

Optredend als een biologische kracht voegt *Noes* de Platonisch rondcirkelende deeltjes samen, ordenend en vormend (het is het model waarin Descartes *Noes* door 'toeval' vervangt) en in elk deeltje is, zoals gezegd, van al het bestaande iets aanwezig. In een bot zijn vlees, been, haar, schors, hout, warmte, koude, zoet, bitter enzovoorts vertegenwoordigd. Een hard wit bot bevat meer been, meer wit en meer hard dan andere dingen die geen hard wit bot zijn. Geen van deze bestanddelen laat zich van de andere scheiden. Ook het onzichtbaar fijnste botsplintertje bevat alle bestanddelen van de kosmos: het is compleet en het kon daarom, tengevolge van zekere verhoudingen binnen de *spermata*, hard wit bot worden. Géén haar kan uit niet-haar ontstaan, verzekerde Anaxagoras. Niets nieuws, slechts wijzigende overwichten.

Bij het concept *panspermie* zullen preëxistentie en daarna preformatie zich na kerstening door Augustinus aansluiten (XI.13).

Gelijke materiedeeltjes naderen elkaar en gaan samen. Alle voedseldeeltjes bevatten alle stoffen. Een embryo zal zich uit de *spermata* ontwikkelen als de omstandigheden, de plaats van samentreffen, daartoe geschikt zijn. Voedsel verstrekt het ouderdier of de ei-inhoud. Na de 'geboorte' dragen water en lucht alle stoffen aan die voor plantaardige en dierlijke lichaamsontwikkeling vereist zijn. Deze stoffen zijn *spermata*; ze worden aan het voedsel onttrokken. Dit slaagt niet geheel en al, niet alle gelijken troffen gelijken, want excrementen blijven over, die weer alle stoffen bevatten, *spermata* in gewijzigde verhoudingen: de opstap naar *generatio spontanea*.

Empedokles, tijdgenoot van Anaxagoras, bedacht een ontwerp van kosmische reikwijdte, dat eveneens een verbazend grote, veelzijdige en langdurige invloed uitoefende op de ontwikkeling van de biologie. Zijn vier *rhizomata*-theorie ter verklaring van alle, en in het bijzonder van fysiologische levensverschijnselen, kan ongedwongen als ondersteuning van de *panspermie*- en preëxistentie-theorieën begrepen worden (I.10).

In de 4e eeuw v. Chr. spitste Platoon in *Timaios* panspermie toe op de biologie. Toen werden de *spermata* levende materie, voorzien van alle soorten ziel (*psyche*). Hier volgt de tekst (vertaald met hulp van Apelt, 1922; Bury, 1929; Rivaud, 1970).

Timaios 73 b-e: 'Wat de beenderen en het vlees, en al het andere van dezelfde natuur (*toiautès fyseos*) aangaat, is dit de staat van zaken. Met het ontstaan van het merg ontstond de oorsprong van al de lichaamsdelen gezamenlijk. De levensbanden die de ziel (*psyche*) aan het lichaam vastmaken, ontspringen hier, in dit merg, ankerplaats voor alles wat sterfelijk is (*thnèton genos*). Het merg zelf [de mergmaterie] ontstond uit andere stoffen. Uit de eerste driehoeken koos de god degene die regelmatig en gelijkbenig waren, zodat zij door hun gave vormen het meest geschikt waren om zuiver vuur, water, lucht en aarde voort te brengen. Hij heeft deze [elementen] elk naar eigen soort (*genos*) afgezonderd en hen met elkaar in passende verhoudingen gemengd.

Aan deze mengsels ontsproot een universele zadenmassa (*panspermia*) voor alle sterfelijke wezens. Hiervan maakte hij merg. En daar heeft hij vervolgens alle zielsoorten in geplant en aan bevestigd. Al dadelijk voorzag hij het merg van alle gedaanten (*eidōs*) die elk levend wezen naar zijn soort zou moeten aannemen.

Het gedeelte van het merg dat in het bijzonder – zoals een baarmoeder – het goddelijk zaad (*theion sperma*) zou moeten ontvangen, heeft hij rondom bolvormig gefatsoeneerd en dit merggedeelte kopmerg of hersenen (*engkefalon*) genoemd, zodat bij het vervaardigen van elk levend wezen (*zooion*) dit deel in de kop van de bevestigde een goed passende plaats zou kunnen krijgen.

Het gedeelte dat het overige, het sterfelijke deel van de ziel moest herbergen, heeft hij daarom tegelijkertijd een ronde en een langwerpige vorm toegekend en al die delen gaf hij de naam [verlengde en rugge-]merg.

Aan het hele merg meerde hij de ziel in zijn geheel, zoals met ankertouwen, en hij vervaardigde het gehele lichaam rondom het gehele merg na een benen beschutting daaromheen te hebben geboetseerd.'

De term en de omschrijving van *panspermie* zoals in deze tekst zullen we nader uitgewerkt en toegepast aantreffen bij Augustinus en andere kerkleraren, bij de biologen van de 16e en 17e eeuw en zelfs nog, krachtig verdedigd, in de 18e eeuw. Begrijpelijk, want *panspermie* verklaart bevruchting, voortplanting en erfelijkheid afdoende. Met behulp van *panspermie* en preëxistentie kunnen, tweeduizend jaar lang na Platoon, opvattingen over levensuitingen die 20e-eeuwers warrig en oppervlakkig toeschijnen, dikwijls beter naar waarde geschat worden.

Hersenen en merg bleven – ook nadat in de 17e eeuw de ziel van zijn ankers was losgeslagen – een nooit uitgeputte bron voor biologische theorieën. Daarbij teken ik nog aan dat het 'goddelijk zaad' voor alle levende wezens bestemd is, niet slechts voor de mens, want Platoon beschouwt het als het begin van alle levende organismen met een kop en spreekt niet alleen van de mens. Zijn driehoeken en andere wiskundige figuren als bron en grondslag voor de levende natuur roepen een echo op bij Galilei's uitspraak over de natuurtaal (p. 279). Leer de taal en de letters van het boek der natuur, raadde Galilei alle natuuronderzoekers aan, 'want die taal is wiskunde en de letters zijn driehoeken, cirkels en andere geometrische figuren.'

Heeft Platoon aan Anaxagoras gedacht toen hij de mergtheorie opstelde? Is zijn verwijzing naar 'goddelijk zaad' bewijs voor een verwantschap of zelfs identiteit met Anaxagoras' kosmische *spermata*? Het is mogelijk dat Platoon de Anaxagoraanse *spermata* concentreerde in elk levend wezen, in ieder individu, en dat daarentegen Anaxagoras vast wilde houden aan een buiten het organisme gelegen regelende kracht die de opeenhoping en coördinatie van *spermata* voert tot het ontstaan en de voltooiing van een levend wezen. Volgens Platoon bezit het merg binnen het organisme die regelende kracht nadat de eerste individuen door goddelijke bedrijvigheid gevormd werden. De mergkracht is een erfelijk vermogen; bij groei en vermeerdering is, volgens het betoog van *Timaios*, *Noes* overbodig.

Hoe dit ook zij, als middel om het erven van ouderlijke eigenschappen te verklaren zijn Anaxagoras' en Platoons (Hippokrates') theorieën even doelmatig.

Toen hij de meningen over de oorzaak van erfelijke gelijkheid die in de Oudheid in omloop waren behandelde, schreef Aristoteles het volgende:

Gen. Anim. 769 a 26 – b 3: 'Een andere verklaring voor die gelijkheid blijft nog over, een betere. Sommigen zeggen dat het bevruchtende (*gonè*) een eenheid is die toch uit veel zaadkiemen samen bestaat, een *panspermia* is, alsof men, veel vochten mengend, een enkele vloeistof maakte. Verder zou een kleine hoeveelheid onttrokken aan dit mengsel niet steeds evenveel van elk vocht, maar nu eens van het ene meer en dan weer van het andere meer, kunnen bevatten of ditmaal niets dan het ene en andermaal niets dan het andere kunnen zijn. Het bevruchtende, menen zij, is een mengsel van veel componenten. De nakomelingen lijken op de meest bijdragende voortbrenger.

Deze gedachtegang mist voldoende duidelijkheid en is in veel opzichten een bouwsel (*plasmata*) van gissingen. Nochtans probeert de *panspermie*-onderstelling beter tot uitdrukking te brengen dat iets in feite, in actu, niet bestaat, maar wel het

vermogen daartoe (*dynamis*). In actu bestaan [van de nakomeling] is immers onmogelijk [in het gonè], maar in potentia kan dat wèl.'

Na zijn kritiek op Anaxagoras (die Aristoteles in de zojuist geciteerde tekst niet met name noemde) benutte hij dit thema om tevens op Platoons mergtheorie verder te bouwen. Kan Augustinus deze passage gelezen hebben? Zijn standpunt vertoont treffende overeenkomsten, bij voorbeeld de vochtige aard van de Augustijnse levenskiemen (zie ook Boyle, VIII.4).

Omdat Aristoteles de vier Empedokleische elementen aanvaardde (p. 53), werden zijn *homoioimerai* andere dan die van Anaxagoras. Bij Aristoteles was een *homoioimerè* een weefsel of orgaan dat door samenvoeging van de vier elementen ontstond zodat elk deeltje of gedeelte ervan gelijk is aan het geheel. Vlees is een *homoioimerè*, want elk vleesdeeltje is gelijk aan elk ander, maar elk hartdeeltje is niet gelijk aan een hart en daarom is een Aristotelisch hart *anomoioimerè*. Een levend wezen vereist een doelmatig samenstel van beide. Anaxagoras' *spermata*-leer is niet aan die voorwaarde onderworpen om tot levende organismen te geraken.

Theofrastos vermeldde Anaxagoras' theorie.

Peri Fytoon Historias III, i 4 (vertaald met hulp van Hort, 1916): 'Anaxagoras zegt dat de lucht (*aer*) de zaden (*spermata*) van al wat groeit bevat en dat uit degene die samen met de regen omlaag komen, planten opgroeien. Diogenes [van Apollonia] zegt dat uiteenvallend water met aarde gemengd, dit veroorzaakt. Kleidemos houdt vol dat planten van dezelfde stoffen als dieren gemaakt zijn, maar voor dieren onderdoen in zoverre als hun samenstelling minder gestructureerd en kouder is.'

Theofrastos noemde deze meningen bij wijze van informatie en koos geen partij. (Kleidemos was een auteur van landbouwkundige vraagstukken in de 4e eeuw v. Chr. en het enige dat van hem en zijn werk bekend is, is bij Theofrastos te vinden.)

Nog enige biofilosofen in de Oudheid hielden zich met vraagstukken als *panspermie* bezig, maar brachten geen ingrijpende wijzigingen aan. Omstreeks het begin van onze jaartelling dacht men over *panspermie* en preëxistentie zoals boven geschetst.

De theologie was, na het leven van Christus, in hoge mate in *panspermie* geïnteresseerd, weliswaar niet vanwege een biologische nieuwsgierigheid. Enige korte notities over de eerste vijftien eeuwen zijn hier genoeg.

Genesis is het bijbelboek dat de herkomst en ontstaanswijze van het leven op aarde behandelt. Het boek bestaat uit twee scheppingsverhalen en de gegevens van het ene vergeleken met die van het andere zijn voor biologen strijdig. Voor theologen vereisen zij opheldering. Augustinus was dit niet ontgaan en hij wijdde een uitvoerige verhandeling aan Genesis (*De Genesi ad Litteram*; 12 'boeken') om de scheppingsverslagen toe te lichten.

Men moet de zesdaagse schepping (Genesis 1, i-2, 4a) leert Augustinus, in bredere en ook in diepere zin verstaan dan de letterlijke tekst. De uitspraak van Prediker (xviii-1): '*Qui vivit in aeternum creavit omnia simul*' is onweersprekelijk juist. De Eeuwige heeft alles tegelijk geschapen. Dat doelt, legde Augustinus uit, op het allereerste scheppingsbegin, toen alle planten, dieren en de mens in een oogwenk geschapen werden, welbegrepen, als *causae seminales*. Deze kiemen verschillen niet van de *spermata* die de voor-christelijke biofilosofen onderstelden.

Augustinus' toelichting werd een hoeksteen voor de preformatieleer van de 17e en 18e eeuw, onderwerp van veel biologische discussies en dikwijls een leidende gedachte bij embryologisch onderzoek.

Ofschoon Augustinus bij de leer van Anaxagoras in zijn argumentatie steun zocht en

de *spermata*-theorie door tussenkomst van de Stoa en Plotinus overnam, verdedigde hij toch een herziene, christelijk hervormde interpretatie. De *spermata* zullen, had Anaxagoras gezegd, organismen vormen zoals en wanneer *Noes* dit bepaalt. Augustinus echter, gedachtig aan Genesis, besloot tot een schepping van alle levende organismen die in twee trappen geactualiseerd werd. Eerst, in het allereerste begin, alles tegelijk, alle kiemen van alle organismen, alle kiemen levend. De kiemen, die vochtig van aard zijn, worden door de daarop volgende scheppingsdaad tot levende wezens van het formaat dat de levende natuur en wijzelf heden bezitten. De volgroeide organismen samen met de overblijvende voorraad levende kiemen zijn de voltooide schepping.

Als het tijdstip gekomen is, zo verklaarde Augustinus nader, dat een levenskiem zich tot het volgroeide organisme zal ontplooiën waarvan het de kiem is, dan kan hij zich zelfstandig ontwikkelen dank zij *rationes seminales*, waarmee de kiem bij zijn schepping werd toegerust. Die zekerheid had Augustinus verkregen uit de geschriften van de Stoïcijnse filosofen en van Plotinus, Platoons volgeling. Zodoende kon Augustinus de levenskiemen een voorbestemming toeschrijven. De *rationes*, op zijn Grieks de Stoïcijnse *logoi spermaticoi*, bewerkstelligen datgene waartoe de levenskiemen geschapen werden. Het groeiproces noemde Augustinus 'evolutie' (*evolutio*), hetgeen 'ontrolling' of 'ontwikkeling' betekent van hetgeen gevormd is. Omstreeks het midden van de 19e eeuw kreeg evolutie een geheel andere, vrijwel tegengestelde betekenis: afstamming met gewijzigde nakomelingen. Darwin aanvaardde de term in die zin in zijn laatste levensjaren en daarna heeft deze de oorspronkelijke betekenis volkomen verdrongen.

De *rationes* vormen. Anaxagoras had de materiedeeltjes van de *spermata* vormend vermogend toegekend dank zij de wetgevende *Noes*. Aristoteles wees als bewerkers van embryonale vorming vier inwendige *causa's* aan (p. 54-55). Augustinus daarentegen concludeerde dat na Gods bevel de gevormde, zo geschapen kiemen tot wasdom komen. Zij zijn en blijven steeds dezelfde volmaakte organismen en worden in die staat van klein groot. Zij ontvangen ziel als God de tijd gekomen acht. Merk op dat preëxistentie verschilt van preformatie. De preformatieleer (Malebranche, p. 763) veronderstelt een gevormde en bezielde kiem die aanwezig is in de voortbrenger(s), een volstrekt verschillende situatie.

Toen in de late Middeleeuwen de Aristotelische *causa finalis* onder biologen van lieverlede aan gezag inboette, naarmate het leergezag van de Kerk (schepping en voorzienigheid) zich waakzaam en dwingend meer deed gelden, kreeg de *causa formalis* meer aandacht. Het was de *causa* die de doelmatige vormen van levende organismen organisch actualiseert.

Biotheoretisch stond zo'n verschuiving in de hiërarchie van de *causa's* niets in de weg. De vormende *causa* was van oudsher steeds aan de *causa finalis* onderworpen geweest, maar ten overstaan van theologische bezwaren kon de *causa formalis* de taak van de *causa finalis* stilzwijgend overnemen en deze laatste naar een vergeten hoek verdwijnen. Immers, om doelmatigheid te verwerven kunnen en moeten de organen zelf en in onderlinge saamhorigheid zich ontwikkelen en dat kan onmogelijk anders dan doelgericht zijn. Ergo: de vormende *causa* moet in de materie schuilen, zo men wil als een door God opgelegd of ingeplant vermogen, maar, hoe dan ook, onverbreeklijk verbonden met de levende stof en leidend tot een volmaakt schepsel. De Middeleeuwse geleerden besloten eendrachtig dat Thomas van Aquino de juiste formulering gevonden had. Hij schreef in *Summa Theologiae: formae educuntur e potentia materiae*, dat is: de vormen komen uit het vormend vermogen van de materie voort. Deze formule stelde Anaxagoras, Platoon, Aristoteles, Augustinus, kortom iedereen, tevreden.

Nochtans wees Thomas Platoons Idee – een abstracte ideale vorm voor elk levend ding die aanwezig is buiten dat ding – af, terwijl Augustinus dat concept in de *spermata*-leer toch had toegelaten. In de 13e eeuw zei Thomas nadrukkelijk dat materie zelf werkzaam is, de eindvorm in zijn lendenen en ingewanden draagt en tevens dat die eindvorm geen afzonderlijk denkbaar of zelfstandig begrip is. Geen vorm zonder materie, zoals Aristoteles terecht had opgemerkt. Thomas stond veel nader tot Aristoteles dan Augustinus, die duidelijk meer aan Platoons meningen hechtte.

Roger, aan wiens uitvoerige studie ik veel te danken heb (1963: 326–439), wees op een karaktertrek van ‘Sint Thomas’ die zich hier kenbaar maakt en die ik in ander verband elders signaleerde (XI.17). Thomas gaf zich voortdurend rekenschap van de scheidslijn tussen theologie en biologie, bovennatuur en natuur.

De klassieke zielen, *causa's*, *dynameis* enzovoorts, werkzaam in levende planten en dieren, liet Thomas binnen die organismen hun eigen, wereldlijk bedrijf ongemoeid en niet nader bestudeerd uitoefenen. Zijn levendig bewustzijn van die scheidslijn die tevens de limiet van zijn biologische belangstelling is, laat zich verstaan als men bedenkt dat zijn leermeester en vriend, Albertus Magnus, zijn keuze mocht doen en deed (p. 159). Voor christenen bepaalde Thomas welke wetten, welke materialen en welk werkkerrein de biologie ter beschikking kreeg. Albertus nam het onderzoek van dat werkkerrein ter hand. Beide theologen schreven de christenziel een geïsoleerd, elitair bestaan op aarde toe en een verblijf dat met de sterfelijke klassieke zielen moest worden gedeeld, samenwoning, maar geen saamhorigheid. Nog geen eeuw daarna bundelde Dante de levenskrachten, christelijke en voor-christelijke, in het levende lichaam, een hereniging van alle zielen in een herborren wereld (XI.18). De nieuwe veelvoudige christenziel zal vervolgens (in 1543) *causa formalis* zijn.

Thomas had, kortom, begrepen dat God zijn schepping deels in actu, compleet en feitelijk, en deels potentialiter had ingericht. Levende wezens kunnen zich, na de scheppingsperiode, in de loop der tijden uit geëigende materie ontwikkelen onder geëigende omstandigheden. Pas dan verkrijgt die materie al groeiend ‘vorm’, de vorm die de materie *in potentia* bevatte en die nu, na Gods bevel, door de materie zelf tot expressie wordt gebracht. Augustinus kende die geëigende – zo men wil voorbeschikte – materie ook, maar hij kon verzekeren dat deze reeds (tijdens de schepping) tot een mini-organisme was gevormd. Thomas en René Descartes zijn elkaar, wat het ontstaan en het zich vormen van dieren en planten aangaat, welgezind. Augustinus is veel meer verwant aan Boyle, aan de aanhangers van de preformatie-leer, aan Perrault.

Preëxistentie en *panspermie* waren symbolen, onderstellingen, motieven in het werk van talrijke filosofen, theologen, kaballisten, litteraten, geleerden en kunstenaars vóór, tijdens en na de Renaissance. Hier krijgen slechts enige 17e- en 18e-eeuwse auteurs met biologische belangstelling wat aandacht.

4. In de 17e eeuw maken levende wezens zichtbaar wat was, wat is en wat worden zal

In Engeland nam de preëxistentie-leer een belangrijke plaats in in het denken van de 17e-eeuwse neo-Platonische biologen; zij waren geestverwanten van Van Helmont, ofschoon zij diens archaëussen gewoonlijk buiten spel lieten. In de bloeiende tuin der wetenschappen te Oxford en Cambridge wijs ik slechts Highmore en Boyle aan.

Een paar maanden na het verschijnen van Harveys boek over voortplanting (p. 273) verscheen *The History of Generation*, een boekje over hetzelfde onderwerp van minder dan 150 bladzijden, door Nathaniel Highmore (1613–1684). Hij was arts. Het trok veel lezers, want het was goed geïllustreerd (Harvey illustreerde niet). Het was in het Engels en Harvey schreef Latijn (de Engelse vertaling dateert van 1653). Highmore's verhandeling had enige belangrijke kwaliteiten die de belangstelling wettigden.

Hij was een toegewijde materialist en tegelijkertijd een mysticus, aanhanger van theorieën over *panspermie*, preëxistentie, preformatie, maar tegenstander van emboïtement (IX.13). Zijn boekje is een voorbeeld van de verdraagzaamheid van denkbeelden in de geest van een 17e-eeuwer. Highmore had geen moeite met de synthese van materialisme en mystiek (alchemie!) en van *panspermie* met de daarmee verwante theorieën.

Met de beste microscopen die hij kon bemachtigen bekeek Highmore kuikenembryonen in detail en slaagde erin, als eerste, reeds bij een embryo van vier dagen de ontwikkeling van de hersenholten waar te nemen en de groeve tussen de hersenhelften. In de *cicatricula*, verklaarde hij, liggen de organen al dadelijk, van het eerste begin af, op de plaats die zij in de volgroeide vogel zullen innemen, maar zij zijn aanvankelijk te klein om al zichtbaar te kunnen zijn. De chalaza-theorie was dus fout, maar voor het overige volgde hij Fabrizio (p. 266). Een navelstreng treft men zowel bij plant- als bij dierembryonen aan.

Sperma vervoert de alomtegenwoordige 'seminal Atomes'. Deze bezielde atomen bewegen zich voortgestuwd door de ziel die hen begeleidt, bestuurt en regeert, en nadat zij zich op een gunstige plaats aangeland daar gevestigd hebben, neemt elk atoom de juiste positie in en de embryonale ontwikkeling begint, zoals Platoon in *Timaios* had beschreven.

Highmore's *panspermie* is dus een Empedokleïsche variant op de Augustijnse. De seminal Atomes zijn kiemen van organen en de te vormen organen zijn niet afhankelijk van een gunstig toeval om een levensvatbaar, welgevormd dier samen te stellen, zoals bij Empedokles, maar zij zijn al in den beginne goed geplaatst, zoals Augustinus meegedeeld had. Highmore is niet alleen materialist, hij is ook christen.

Zowel hane- als hennenzaad, vervolgt Highmore, bevinden zich in de *cicatricula* en beide samen groeien uit tot een perfect exemplaar, een kip of een andere diersoort.

Dwaasheid is het te geloven dat het koppel warmte/koude zo maar dieren en planten kan vormen: zo eenvoudig gaat dat niet (Descartes!). De leer van de seminal Atomes verklaart integendeel alle verschijnselen tijdens de groei van het embryo bevredigend. Daarbij moet aangetekend worden, dat de ziel van zowel planten als dieren stoffelijk is en bestaat uit de allerfijnste atomen.

Het bloed extraheert die atomen uit de voedingsstoffen. Zij worden vervoerd en verzameld in de testes (σ en φ). Eierleggers ontvangen zodoende zielatomen in de *cicatricula* terwijl zij bij levendbarenden beide in de uterus samenkomen en hun plaats kiezen. Daarna heeft met behulp van een bijzondere warmte die het gevolg is van een fermentatie (Van Helmont) de ontwikkeling plaats. Een overwicht aan σ zaad levert een σ dier en een overwicht aan φ de andere sekse. *Generatio spontanea* (XII.2) is het resultaat van een atomencombinatie die zonnewarmte teweegbrengt (Darwin).

Is nu elke menseziel een bijzondere schepping Gods of een overdracht, een zielgift die van de ouders afkomstig is? Over deze stekelige vraag wilde Highmore geen uitsluitsel geven. Hij wees er echter wel op dat een zelfde materie, als het *generatio spontanea* betreft, steeds dezelfde beestjes zal opleveren (dat hadden Aristoteles (p. 60) en Augustinus ook opgemerkt).

De lezer kan niet anders dan concluderen dat de voortplanting een onveranderlijk lichamenlijk dupliceren is, dank zij de constante, voorgevormde seminal Atomes, en met de ziel zal het – mag men met zekerheid veronderstellen – niet anders gesteld zijn.

Robert Boyle (IX.11), christen-chemicus, oordeelde het mechanistisch-corpusculaire model à la Descartes het meest bevredigend om op fysisch-chemische wijze de levensverschijnselen te verklaren. Om nu echter te beweren, zoals Descartes, dat levende wezens uit wervelende materiedeeltjes ten gevolge van natuurwetten, botsingen, ontstaan, ging Boyle te ver.

Hij merkte geen wezenlijk verschil op tussen de ontmoetingen van de vallende atomen die Epikoeros veronderstelde en de botsingen van wervelende atomen die Descartes bedacht had. Evenals talrijke tijdgenoten wilde Boyle evenmin geloven aan vorm in potentia, in aanleg binnen de materie. Naar zijn overtuiging is elk organisme in zijn vorm geschapen, voltooid op de zevende scheppingsdag. Sterren, planten en dieren werden geschapen zoals ze zijn en bleven, en de preëxistente kiemen zijn eveneens gevormd. Atoombewegingen hebben, hoe dan ook, geen vormend vermogen. Van de universele materie heeft God gedeelten afgezonderd en deze bijzondere 'seminal principles' gevormd en gestructureerd, en vervolgens in de daartoe bestemde 'receptacles' opgeslagen, in het lichaam van planten en dieren (The Origine of Formes; 1667). Alles heeft God geschapen en nu ontstaan in de levende natuur steeds nieuwe lichten levende wezens uit de voorgevormde kiemen. Aan *panspermie* geloofde Boyle dus niet, aan preëxistentie wel.

Dit behoeft, in de 17e eeuw, toch nog een mechanistische toelichting. Van Helmont (en zijn vriend Gassendi) hadden water als het eerste en voornaamste groeielement aangewezen en zij riepen, als ware alchemisten, een ferment (p. 373) te hulp om de transmutatie van water in organismen te verklaren (water wordt wilgeboom; p. 375-376). Nu verklaart echter, geïnspireerd door Thales en Augustinus, Boyle dat de kiemen vochtig van aard zijn. Hij voegt toe dat zij, gestimuleerd door water, alleen daardoor al tot volle wasdom komen. Geen fermentfantasieën. Boyle was een verklaarde vijand van de alchemistische rookgordijnen (The Sceptical Chymist; 1661) en in de schoonste Griekse traditie voegt hij gelijke stoffen bijeen, zodat uit de vochtige kiem van nature het levende organisme zijn afmetingen verkrijgt.

Door de geschriften van Claude Perrault, de geestdriftige bioloog te Parijs (p. 325, 396) kreeg de leer van de *panspermie* een krachtige impuls.

Zoals zo velen van zijn tijdgenoten brak Perrault zich het hoofd over de aard van de *causa formalis, vis formatrix*, dat wat materie tot levende organismen maakt. Hij was de mechanistische visie op groei en leven toegedaan, maar die vormende drift bleef onbegrepen. Descartes had Perrault duidelijk gemaakt dat levende wezens niets anders dan machines zijn, maar te menen dat een dier zich vormt door toevallige ontmoetingen van materiedeeltjes, zoals Descartes verzekerde, *spermata* die zo maar voorbestemd zouden zijn om verschillende maar doelmatige vormen aan te nemen door verdunning, verdichting, uitdroging enzovoorts, betekent dat raadselachtige en onduidelijke processen levende lichamen vormen. Perrault doet een andere verklaring aan de hand.

Dieren werden en worden dieren door Gods scheppende kracht. Hij schiep enerzijds de elementen, de materie, en anderzijds levensvatbare en oneindig kleine kiemen, zo klein dat zij zelf niet in staat zijn ook maar enige levensfunctie zelfstandig te beginnen. Vermengd met dode materie zal, op een zeker ogenblik, een uiterst fijne stof (substance assés subtile) de minibuisjes (conduits étroits) van deze micromachientjes binnendringen, zodat zij passend voedsel zullen opnemen en groeien, dat wil zeggen de vorm en afmetingen

gaan aannemen waartoe zij zijn gevormd. Dat is 'génération', het tot-stand-komen van levende organismen zoals we ze kennen.

De 'petit corps', de levenskiemen van alle soorten dieren en planten, zijn vrijwel talloos, overal ter wereld verbreid, ook in de organismen zelf en bij voorbeeld ook in inuus. Zij bevinden zich eveneens in de homogene vloeistof die in ieder ei, in iedere *conceptus* te vinden is. Deze zal in gisting geraken bij bevruchting, zodat nakomelingen met stelligheid verwacht mogen worden. Een 'principe que l'on appelle âme' maakt de organen tot de instrumenten van het leven. Vraag de Natuur niet, maande Perrault, hoe en waarom dit geschiedt, want dit voltrekt zich buiten bereik van de Natuur en daarom zal de Natuur die vragen niet beantwoorden.

Het jaar is 1680, het boek *Mechanique des Animaux*; wij zijn terug bij Augustinus en bij datgene wat Highmore in 1651 had uitgelegd, zij het dat Perrault de onderdelen van de machine des levens wat duidelijker kon beschrijven. Hij was een uitmuntend anatoom.

Blijft nog de herkomst van de onontbeerlijke 'substance assés subtile'. Die ontstaat door gisting of rotting, een fermentatie, en dat voert ons weer naar Van Helmont en de alchemisten. Nu laat zich *generatio spontanea* (XII.2) gemakkelijk begrijpen, want het is de transmutatie van dode naar levende materie bewerkstelligd door een mysterieus poeder (zoals ook de Steen der Wijzen een wonderpoeder is).

Voor planten, voegde Perrault nog toe, geldt een eenvoudiger procédé. De sappen en de stengels bevatten een oneindig grote hoeveelheid miniplantjes die opzwellen nadat een uiterst verfijnd bestanddeel hen binnendringt. Dit gaat gepaard met het kiemen van het zaad, maar de wortels van de kiemplant kunnen pas in de aarde, met behulp van bodemvocht tot ontwikkeling komen. Planten hebben voor hun levenscyclus geen ziel nodig, dieren wel.

Roger, die Perraults boeken uitkamde, citeerde een bekoorlijke conclusie van deze gevoelige en dichterlijke bioloog. Een ei, bij voorbeeld van vogels, had Perrault gezegd, bevat binnen de vliezen een homogene vloeistof (Anaxagoras) die gist als hij met het in de ♂ organen gerijpte vocht in aanraking komt. Dit vocht verkreeg zijn hoogste vervolmaking door de daadwerkelijke invloed van de verbeeldingskracht (l'action de l'imaginati-on). En dit doet ons begrijpen, besloot Perrault, 'waar zoveel verschillende dwaasheden toe dienen die de liefde bij talrijke dieren oproept. Die moet men zeker niet als nutteloze uitingen beschouwen evenmin als het ontluiken en de bloesemende vreugde van rozen (non plus que les épanouissemens et la gayeté des roses)'. Het is bio-alchemie op zijn schoonst. Bij Buffon vond zo'n getuigenis een warme waardering; dikwijls brengen Buffons uiteenzettingen over *panspermie* en embryologie gedachten van Perrault in herinnering.

Bij Darwin ontmoeten we dezelfde poëzie – zij het zo droog als immortellen – als hij de natuurlijke teeltkeus bij vogels uiteenzet. De ♀ vogels worden bekoord en willig door de schoonheid van de mannetjes en ziedaar, de reden waarom die vogels zo mooi zijn.

5. Panspermie: Redi ontkent, Hartsoeker bevestigt en Buffon componeert

Vele animalculisten en ovisten van de 17e eeuw hadden bezwaren of twijfelden aan *panspermie*. Francesco Redi, bij voorbeeld, die *generatio spontanea* als bijgeloof ontmaskerd had (VI.19). In Esperienzi (1688) verzucht hij: 'Nog een andere groep wijze mannen verdedigt de mening dat levende wezens ontstaan uit bijzondere, heel kleine agglomeraties

van atomen die het zaad van alle levende dingen in zich bergen. Deze mannen verklaren ook dat het zaad door God aan het begin van de wereld geschapen en naar alle zijden verstrooid werd om de elementen vruchtbaar te maken, terwijl zij van Hem geen tijdelijke maar een blijvende vruchtbaarheid ontvingen, even duurzaam als de elementen zelf. Op deze wijze, zeggen zij, moeten de woorden van de Heilige Schrift begrepen worden: God schiep alle dingen te zamen.' Redi laat *panspermie* voor rekening van anderen, van wijze mannen, hij is ovist en al wat leeft komt uit een ei. Dat moet voldoende zijn, maar, let wel, binnen de grenzen van het bezielde leven.

In 1671 had hij willen erkennen dat het hem niet ongeloofwaardig toescheen dat dezelfde kracht die bloemen en vruchten uit planten te voorschijn roept, ook de wormen die planten bewonen, kan doen verschijnen. Hij neigt ertoe te denken dat ingewandswormen (dikwijls) uit organische materie kunnen ontstaan, maar wat ook het geval mag zijn, bij Redi komt *panspermie* niet in aanmerking als een verklaring voor voortplantingsverschijnselen.

Hartsoeker (p. 294, VIII.10) beschouwde in 1706 *panspermie* als een voldongen feit. Onzichtbare kiemen zweven in eindeloze hoeveelheid in de atmosfeer, en komen met de ademhaling en het voedsel naar binnen. De 'force plastique intelligente' heeft alle soorten als kiemen gevormd en de kiemen die met de soort overeenstemmen gaan, als zij het lichaam zijn binnen gegaan, naar de genitalia en daar ontwikkelen zij zich verder (men kan het zien aan de *animalcula*; Conjectures Physiques).

Hoe Leibniz de *panspermie*-theorie ontwikkelde tot zijn monadenleer blijkt uit het eerder gegeven overzicht van zijn biofilosofie (VII.1). In Buffons beschouwingen over voortplanting kregen Leibniz' stellingen een ruime plaats, maar betreffende *panspermie* zijn Buffons uitlatingen niet zelden voor tweeërlei uitleg vatbaar. Toch moet hij zeker (omstreeks 1748-1750) tot de aanhangers van de *panspermie*-leer gerekend worden.

Om erfelijk gelijk blijven te verklaren, wendde Buffon zich allereerst tot de monaden theorie. Het eerste middel om organismen te herhalen, schreef Buffon, 'naar onze mening het eenvoudigste', is een organisme uit een oneindig groot aantal overeenkomstige organismen bijeen te voegen en zijn substance zo op te bouwen dat aan geen bestanddeel een kiem van dezelfde samenstelling ontbreekt.

Zo'n opvatting voert ons tot de ontdekking van een overeenstemming tussen planten en dieren enerzijds en mineralen anderzijds. Zouten en enige andere mineralen immers zijn uit dezelfde deeltjes samengesteld. Onderling zijn deze aan elkaar gelijk en zij zijn gelijk van vorm met het geheel dat ze gezamenlijk zijn. Een kristal zeezout is een kubus die uit oneindig veel andere kubussen bestaat, duidelijk zichtbaar onder de microscoop. Deze kleine kubussen bestaan weer uit nog kleinere kubussen, zichtbaar onder een betere microscoop, en zo is er redelijkerwijs geen twijfel over mogelijk dat de oorspronkelijke bestanddeeltjes van dit zout evenzo kubussen zijn, maar zo klein dat zij aan ons gezichtsbereik ontsnappen en zelfs aan ons voorstellingsvermogen. Het brengt ons ertoe te geloven dat in de natuur inderdaad oneindig vele, organische levende deeltjes bestaan van dezelfde makelij als de levende organismen (Oeuvr. Compl. Hist. Nat. ed. 1822, II: 308-309).

Het is hoogst aannemelijk, vervolgt Buffon, dat in de natuur een oneindig aantal kleine, gestructureerde wezentjes aanwezig is, volkomen vergelijkbaar met de volgroeide organismen die we op aarde zien. Zij bezitten dezelfde orgaantjes als de levende planten en dieren. Die orgaantjes zijn onvergankelijke bestanddeeltjes en samengevoegd treffen we ze als organismen aan.

Reproductie of voortplanting is niets anders dan een nieuwvorming, tot stand gekomen

en bewerkt door de bijeenvoeging van gelijke deeltjes terwijl het te gronde gaan van organismen het gevolg is van het uiteengaan van die deeltjes (His. Nat. ed. 1822, II: 313).

Empedokles, Descartes en Newton helpen Buffon nu verder op weg. Door het opnemen van voedsel, zo zegt hij, dringen organische moleculen van allerlei slag, gedreven door een kracht die lijkt op die kracht die gewicht veroorzaakt, in alle delen van het organisme door. Omdat elk onderdeelje van het organisme een inwendige mal (*moule*) bezit die slechts de daarin passende moleculen toelaat, komt een duplicaat tot stand. Als ten slotte de ontwikkeling en vergroting vrijwel voltooid zijn, keert het overschot van de organische moleculen, die tevoren op die plek bruikbaar zouden zijn geweest, terug naar een of twee plaatsen (*endroits*) binnen het haast volgroeide levende wezen. Daar ontmoeten zij elkaar weer en vormen samen opnieuw een of meer mini-organismen die, vanzelfsprekend, weer een duplicaat van het nauwelijks volgroeide dier zullen zijn. Dit heeft immers de overschotten van de samenstellende moleculen niet verbruikt voor de betreffende organen ter plaatse en zo komen in de 'endroits' geheel gelijke organismen tot stand, zij het in uiterst kleine afmetingen (Hist. Nat. ed. 1822, II: 336).

Als bewijs kan Buffon uit een overvloed aan voorbeelden kiezen. In de kinderjaren zijn alle organische moleculen nodig voor de lichaamsopbouw. Geen overschotten. Is de groei voltooid, dan vloeien de overtollige organische moleculen in de gereed gekomen reservoirs, de testes (♂) en de zaadblaasjes (♀): de puberteit begint.

Wat later zal het organisch moleculaire vocht van mannen zich mengen met dat van vrouwen. De moleculen die het meest aan elkaar gelijk zijn, treffen elkaar en verenigen zich tot een klein organisme dat lijkt op de ene of de andere ouder. Dit vestigt zich in de uterus (Hist. Nat. ed. 1822, II: 343-344).

Een ander voorbeeld zijn eunuchen (en overeenkomstig verminkte dieren). Deze kunnen de overtollige moleculen niet meer lozen en nu worden de heupen en de knieën van eunuchen dikker.

Ook wijst Buffon erop dat de pijpbeenderen aan de einden het langste zacht en sponzig blijven en zodoende zullen de overbodige moleculen deze einden sterk in omvang doen toenemen, want het tussenliggende bot is te zeer verbeend om nog te kunnen zwellen.

De aandachtige lezer heeft de toelichting die Buffon gaf om de gelijkenis van kinderen en ouders die voortkomen uit de overdracht van organische moleculen niet meer nodig om die erfelijke wetmatigheid te begrijpen. Minder voor de hand ligt de verklaring voor de geografie van de olifant die slechts in Afrika en Indië voorkomt. De voorradige olifantskiemen zijn daar alle verbruikt, zodat de overige werelddelen vrij van olifanten bleven. In streken zonder olifanten – waar de temperatuur laag is – zijn andere grote dieren tot ontwikkeling gekomen als gevolg van gunstige klimaatsomstandigheden voor de synthese van de daarvoor noodzakelijke organische kiemen.

Panspermie raakte in de 19e eeuw op de achtergrond van de biologische belangstelling, maar toen de volgelingen van Darwin begrepen dat diens leer *generatio spontanea* logisch noodzakelijk maakt en Pasteur bewezen had dat uit dode stof geen leven ontstaat, wendde men zich tot *panspermie* als een mogelijke uitweg. Enige gegevens hierover staan vermeld in XII.16–XII.19. Erfelijkheid was voor de panspermisten geen vraagstuk: er was niets dan de actualisering van geschapen kenmerken, in de biologie een eeuwige herhaling van het eens gegeven kenmerkenbestand.

6. Erfelijkheid beoordeeld in de eerste twee eeuwen van onze jaartelling

Aanhangers van de preformatieer volgden dus de erfelijkheidsleer van Aristoteles niet, want voor hen was vererving geen vraagstuk. De levende natuur maakt niets anders dan het reeds gevormde zichtbaar. Van deze leer was in de eerste eeuw Seneca's vertoog een voorbeeld (IX.12).

Zijn stad- en tijdgenoot Plinius (II.15) had een volstrekt andere mening. Hij wijdde boek VIII–XI van zijn standaardwerk *Naturalis Historia* aan de zoölogie (VIII: zoogdieren, reptielen; IX: waterdieren; X: vogels; XI: insecten). Boek VIII herhaalt voornamelijk Aristoteles' gegevens, maar Pliniaans bijgepenseeld. Plinius noemt diens werk als eerste bron en vertelt hoe Aristoteles, de topman in alle wetenschap (*summo in omni doctrina viro*), hulp ontving van Alexander de Grote die duizenden personen vertrouwd met dieren in Azië en in Griekenland beval Aristoteles in te lichten over alles wat dieren betrof, zodat hij zijn bijna vijftig beroemde boeken (*praeclara volumina*) over zoölogie kon schrijven (*Nat. Hist.* VIII, xvii 44). Niettemin vraagt Plinius zijn welwillende lezers hem te volgen op een wijdere zwerftocht door de hele natuur (*in universis rerum naturae operibus*).

Plinius herhaalde Aristoteles en vermeldde dezelfde en nog andere kruisingen veel kleuriger. Leeuw en luipaard hybridiseren dikwijls en in Libië – het land van nieuwigheden – paren de mannetjes met wijfjes van allerlei slag (*genus*) hetgeen de veelvormigheid van de Libische dierenwereld verklaart. De gegevens die Plinius overigens vermeldt over de voortplanting van dozijnen dieren bewijzen dat sinds Aristoteles de natuurhistorische kennis en fantasie verbaasd in omvang toegenomen zijn.

Terwijl Aristoteles noteerde, dat men zegt (*legontai*) dat op Kreta merries door de wind bevrucht zouden worden en elders herhaaldelijk verzekert dat wind bij zoogdieren geen levende nakomelingen verwekt en bij vogels slechts (steriele) windeieren (C. Zirkle, in *Sarton's Isis* 25, 1936: 95–130), deelt Plinius mee dat merriebevruchting door lucht plaatsheeft in de streek van Lissabon, nabij de Taag. Merries gaan daar, als de westenwind waait, met de neus naar de wind staan waardoor zij levensgeest (*spiritus*) ontvangen hetgeen een veulen oplevert dat weliswaar zeer snel loopt, maar niet ouder dan drie jaar wordt.

Plinius acht milieu-invloeden op de vererving veel directer en belangrijker dan Aristoteles. Wie een zwartogig kind wenst, die ete een spitsmuis (*Nat. Hist.* XXX, xlvi 134).

Nat. Hist. XXV, xviii: 'Linozostis of parthenion werd door Mercurius ontdekt en daarom noemen veel Grieken het Hermesgras. Wij echter spreken allen van *Mercurialis*. Twee van dit slag (*genus*) zijn er, de ♂ en de ♀, laatstgenoemde de meest krachtige (*efficacior*). De stengel is een el hoog en soms in het bovenste deel sterk vertakt. De bladeren zijn smaller dan die van *ocimum*, de knopen staan dicht bijeen en veel stengels zijn hol. Het overvloedige zaad van het vrouwtje hangt uit de knopen omlaag, van het mannetje staat het naast de knopen rechtop, is schraler, kort en ineengedraaid; van het vrouwtje is het minder opeengedrongen en lichtkleurig.

De bladeren van de ♂ plant zijn donkerder, van de ♀ plant lichter van kleur. De wortel is volstrekt voos en heel dun. Het groeit op akkers.

Beide planten hebben een verwonderlijke reputatie: dat de ♂ plant bewerkt dat jongens en de ♀ plant dat meisjes geboren worden.'

Plinius laat nu een aantal *Mercurialis*-recepten volgen: de vrouwen moeten de mengsels en kooksels drinken om het begeerde resultaat te krijgen (de mannen blijven buiten spel). Meermalen vermelden latere auteurs (bij voorbeeld Dodoens) het geslachtbepalende vermogen van *Mercurialis annua* (een bingelkruid).

Aulus Gellius, de graecofiele Romein die in Athene werkte, maakte de opvattingen over erfelijkheid tijdens de 2e eeuw bekend door in *Noctes Atticae* (XII, c. 1) een opstel op te nemen van Favorinus, een bevriende en bewonderde filosoof uit Arelate (Gallië) geboortig. De passage (vertaald met hulp van J.C. Rolfe, 1968) is te illustratief om achterwege te mogen blijven.

Noct. Att. XII, c. 1: 'In mijn aanwezigheid kreeg de wijsgeer Favorinus eens bericht dat de vrouw van een van zijn toehoorders en aanhangers heel even tevoren op de slaapbank gelegd was en dat een zoon diens gezin vergroot had. 'Laten we op bezoek gaan,' zei hij, 'om het jongetje te zien en de vader geluk te wensen.'

De vader wordt gelukgewenst: de moeder niet. Het is de Aristotelische leer in de praktijk (lang gehandhaafd; zie bijvoorbeeld de 16e-eeuwse romans van Rabelais). Aulus vervolgt: 'Deze behoorde tot de senatoren en stamde uit een adellijke familie. Samen met onze gastheer gingen wij, het hele gezelschap, naar het huis waar hij heen wilde en wij traden gezamenlijk binnen. Nadat hij de man allereerst omhelsd en gefeliciteerd had bij het binnenkomen, ging de wijsgeer zitten.'

Na de gebruikelijke kraambabbel informeert Favorinus naar de voeding van de boreling waarop de moeder van de kraamvrouw meedeelt dat een min hem zal zogen. Dat geeft Favorinus aanleiding tot een betoog waaruit moet blijken dat zoiets niet hoort, dat het tegennatuurlijk is. Hij citeert daarbij de mening van andersdenkenden.

'Men zegt dat het er niets toe doet door wiens melk het kind gevoed wordt opdat het zal leven . . . Is het bloed dat nu in de borsten is, omdat het door veel levensgeest en warmte wit geworden is, niet meer hetzelfde als het bloed dat in de baarmoeder was? Komt de bedrevenheid van de natuur ook in deze aangelegenheid niet duidelijk aan het licht omdat zodra het bloed ambachtelijk vormend (*sanguis ille opifex*) het hele menselijke lichaam in zijn verborgen werkplaats gemaakt heeft en het tijdstip voor de geboorte gekomen is, zich naar de hoger gelegen lichaamsdelen begeeft, gereed om het eerste begin van leven en levenslicht te koesteren en een boorling te voorzien van het bekende en vertrouwde voedsel?

Warempe! om goede redenen gelooft men dat evenals de kracht en de aard (*vis et natura*) van het zaad in staat zijn de gelijkheden van het lichaam en de geest (*corporis atque animi similitudines*) te bewerkstelligen, ook de kwaliteiten en eigenschappen van de melk toereikend zullen zijn voor een overeenkomstig resultaat.

Niet alleen bij mensen laat zich dit vaststellen; voor huisdieren geldt het ook. Als jonge geitjes met de melk van ooiën gevoed worden, of lammetjes met geitemelk, is het zeker (*constat ferme*) dat de wol van laatstgenoemden zachter en de haren van eerstgenoemden weerbarstiger zullen zijn.

Wat bomen en graan aangaat overtreffen de kracht en het vermogen van het water en de aarde die hen voeden die welke het zaad herbergt en dikwijls ziet u een frisse en kerngezonde boom die na verplanting op een andere plek komt te staan door het sap van een minderwaardige bodem te gronde gaan. Met welk een onheil hebben wij bijgevolg te maken als de adel van lichaam en geest van een pasgeboren menselijk wezen voortgesproten uit nobele kiemen (*primordiis*) door vreemdsoortig en ontaard voedsel, melk van een vreemdeling, bedorven wordt? Vooral als de vrouw die u zult nemen om de melk te verschaffen een slavin of van slavenafkomst is en, zoals in de regel het geval is, tot een uitheems of ongeciviliseerd volk behoort. Of als zij oneerlijk is, of lelijk, of een dronkelap? Want gewoonlijk wordt iemand die op het goede ogenblik zogen kan, aangesteld en geen onderscheid wordt gemaakt.

Zullen we dan toestaan dat dit kind van ons met een of andere gevaarlijke aandoening besmet wordt, een geaardheid (*spiritus*) in zijn geest en lichaam binnenbrengen die uit een lichaam en geest van het minste allooi voortkomt?’

Na nog naar Homeros en Vergilius verwezen te hebben, die voorbeelden van zo'n rampzalig beleid bezingen, zegt Favorinus: dat het karakter van de zoogster en de aard van haar melk de persoonlijkheid van de gezoogde grotendeels zullen vormen: 'al heeft de zaadmaterie van de vader van het eerste begin af de boorling doordrenkt, toch vormt de moederlijke materie lichaam en geest ook' (*quae iam a principio imbuta paterni seminis concretione, ex matris etiam corpore et animo recentem indolem configurat*).

Favorinus zet zijn toespraak nog enige tijd voort en geeft adviezen voor babyverzorging die heden ten dage volop bijval krijgen. Aulus maakt ten slotte de opmerking dat hij Favorinus' in het Grieks gehouden betoog bijwoonde.

Plinius, Romein, had voor metafysica geen belangstelling en hoezeer hij Aristoteles ook bewonderde, hij reduceerde de Aristotelische erfelijkheidsleer tot gevolgen van directe, externe beïnvloeding. Favorinus, een Graeco-Romein, handhaafde Aristoteles' model, maar vergrootte het aandeel van externe beïnvloeding, een duidelijk meer materialistische erfelijkheidsleer, vierhonderd jaar na *Peri Zoo'oon Geneseos* (p. 48). De nakomeling verwerft prenataal eigenschappen van beide ouders (door *concretio* niet alleen door *psyche*) en het zogen brengt, extern, het erfgoed tot voltooiing, eventueel met wijzigingen. Het bloed (sperma en *katamenia* (VIII.3)) vormt intern, en een ander bloedprodukt, de (moeder)melk, bepaalt extern en supplementair de eigenschappen van de nakomeling.

Cato, die voorbeeldige Romein (p. 235), begreep de biosociologische betekenis van moedermelk en liet zijn echtgenote boorlingen van zijn slaven zogen, zodat zij 'groot geworden, hem en zijn goederen zouden liefhebben en beschermen.'

Tegen overschatting van de invloed van (moeder)melk waarschuwde Soranos van Efeze (ca. 98–138) die in Alexandrië gestudeerd had en in Rome prakticeerde. De melk van zogende dieren met talrijke jongen laat de ♂♂ en de ♀♀ dezelfde blijven en door voor alle dezelfde melk aarden de jongen toch niet meer naar hetzij het ♂ hetzij het ♀ dier. Soranos schreef een leerboek voor vroedvrouwen, dat door zijn goede en veelzijdige informatie (anatomie) een gezaghebbend handboek bleef, nog tot na de Middeleeuwen.

7. Bestuiving, vruchtzetting en geaardheid; van Theofrastos naar Cesalpino

Tweehuizige, dat wil zeggen ♂ en ♀ planten, werden sinds ten minste 25 eeuwen v. Chr. onderscheiden: in het Midden-Oosten dadelpalmen en vijgen. In zijn *Kurze Geschichte der Genetik* geeft H. Stubbe (1965) de afbeelding van een Assyrisch reliëf uit de 9e eeuw v. Chr., dat de kunstmatige bestuiving van dadelpalmen toont (p. 8). Priesters of vogelgeesten verrichtten, volgens de voorstelling, die handeling bij palmen, die zo extreem gestileerd en gesymboliseerd uitgebeeld zijn dat zonder kennis van die overoude boerepraktijk de identificatie 'dadelpalmen' niet mogelijk zou zijn. Deze afbeelding leert dat de palmbevruchting een bovennatuurlijk verschijnsel was voor de Mesopotamiërs in de eeuwen vóór onze jaartelling. Goden of hun vertegenwoordigers bewerken de vruchtzetting, niet de dadelkwekers.

Nakomelingen voortbrengen door paring is aan dieren voorbehouden. Dieren kunnen zich verplaatsen, elkaar ontmoeten, bezitten zintuigen en zijn ontvankelijk voor driften die partners verenigen. Planten missen die eigenschappen. Toch brengen ze nageslacht



Fig. 51. Dadelpalmen in de palmentuin van Elche (Illicium) aan de Spaanse Oostkust waar de Grieken, Romeinen en Noordafrikanen zich vóór onze jaartelling vestigden en Arabieren in de vroege Middeleeuwen dadelpalmen invoerden en aanplantten.

Van de stamvoet omhoog kijkend wordt duidelijk hoe de palmen eeuwen lang bezongen en beschreven werden als ♂ en ♀ bomen die zich smachtend naar elkaar bogen en trachtten te omarmen. Als de bevruchtende ♂ bomen in de nabijheid ontbraken, bleef de ♀ boom steriel (dat is tegenwoordig niet meer zo).

Terwijl de dadelpalm zonder bedenken alom als voorbeeld van sexualiteit van planten aanvaard werd en het volksgeloof sinds de vroegste tijden ♂ en ♀ planten onderscheidde, werd pas in de 18e eeuw deze opvatting bewezen geacht (*Experimentum Berolinense*, p. 655).

Sexualiteit van mens en dier had, in biologische zin, nimmer verontwaardiging of ontsteltenis teweeggebracht. Die eigenschap was 'natuurlijk' en overigens voor de theologie even onmisbaar als voor de biologie.

Planten en dieren werden sinds de biologie begon, overal fysiologisch en dus ook functioneel en morfologisch gelijkgesteld. Aristoteles had de sexualiteit van planten al besproken (p. 598-599). Niettemin veroorzaakte de nadere toelichting op, en consequenties van plantaardige sexualiteit (Vaillant, Linnaeus) in de 18e eeuw een Euroschaandaal. (Foto J.H.C. de Wit.)

voort. Empedokles besloot dat een plant zowel ♂ als ♀ is.

Vermeerdering na het samentreffen van twee geslachten is dierlijk, niet plantaardig, oordeelde Aristoteles. De wijze van vermeerdering is gebonden aan het niveau van de organisatie van de levende wezens. Op de inerte, dode mineralen (die zich niet vermeerderen) volgen 'dierplanten', zoöfyten, min of meer levend (enigermate in staat zich te vermeerderen), dan planten (vruchtvormend) en ten slotte dieren (twee gescheiden geslachten die beide bijdragen, elk op eigen wijze, aan de nakomelingen). Planten kunnen daarom niet vanwege het vermogen vrucht te dragen als ♂ en ♀ onderscheiden worden, dieren daarentegen wel. Een ♂ of ♀ geaardheid van planten zal, in overeenstemming met de eventuele overmaat aan ♂ of ♀ natuur, kenbaar zijn aan hun uiterlijk. Als gewassen géén vrucht zetten, zoals de dadel en vijg, dan is de aanvullende stimulans van de anders geaarde plant voldoende om toch de vruchtzetting op te roepen. Mensen brengen daarom de mannelijke plant naar de gelijksoortige vrouwelijke plant.

Omstreeks 450 v. Chr. verwarde Herodotos de manier van kunstmatige bestuiving bij de dadelpalm en bij de vijg (Hist. I: 193). Het wekt het vermoeden dat in zijn tijd de cultuur van de dadel en de vijg in Hellas zo niet onbekend dan toch ongebruikelijk was. Honderdveertig jaar later was Theofrastos goed geïnformeerd (p. 69; *Peri Fyt. Ait.* II, ix 5-15). Hij maakte een verrassend nauwkeurig verslag van de vijgbestuiving (caprificatie) met inbegrip van de galwespjes en hun parasieten en hij beschreef de dadelpalmbestuiving.

Peri Fyt. Hist. II, viii 4: 'Wat dadels aangaat, het is nuttig de ♂ naar de ♀ palm te brengen, want de ♂ of ♂ bewerken dat de vrucht blijft en rijpt, en deze werkwijze noemt men wel de 'bijstand van de wilde plant' [herinnert aan caprificatie]. Men doet als volgt. Als de ♂ palm bloeit wordt de bloeische (spathè) waar de bloem op staat, dadelijk in zijn geheel afgesneden en het pluis (chnoun), de bloem (anthos) en het stof (konortion) over de vruchtzettende bloeiwijze uitgeschud, en als dit zo gebeurt zal deze de vrucht vasthouden en niet laten vallen. Zowel bij de vijg als van de dadel schijnt het (fainetai) dat het ♂ het ♀ te hulp komt - want de vrucht dragende boom pleegt men ♀ te noemen - maar bij deze [de dadel] heeft een menging (mixis) plaats en bij gene [de vijg] is wat anders in het spel.'

Het was voor Theofrastos onmogelijk de verschijnselen nader te onderzoeken, maar hij sprak het vermoeden uit dat de bevruchting van visseieren door sperma van ♂ vissen hetzelfde proces zou zijn (*Peri Fyt. Ait.* II, ix 15).

Natuurlijk heeft Theofrastos - gedachtig aan Aristoteles' inzichten en in overeenstemming met zijn eigen ervaring - de verschijning van bloemen niet strikt gekoppeld aan vruchtzetting. De dadel geeft weinig, en de vijg in het geheel geen aanleiding om bloemen in verband met vruchtdracht te brengen. Passende voeding doet vruchten groeien en daarom zal dezelfde vruchtboom hier wel en ginds niet vruchten dragen.

Peri Fyt. Hist. III, iii 5: 'Een groot verschil brengt de aard van de groeiplaats (typoon fysis) teweeg, bij voorbeeld bij perseae (?*Mimusops schimperi*) en bij de dadelpalm. Eerstgenoemde draagt vrucht in Egypte en in allerlei naburige landen, maar op Rhodos brengt hij slechts bloemen voort. In de streek van Babylon is de dadelpalm verbazingwekkend vruchtbaar, maar in Hellas worden de vruchten niet rijp en hier en daar verschijnt in het geheel geen vrucht.'

Ik wil hierbij opmerken dat het citaat schijnt te bevestigen, dat de dadelpalm in Theofrastos' tijd in Hellas nog nauwelijks ingeburgerd was.

Peri Fyt. Hist. III, iii 6-7: 'Hoe dan ook, men moet besluiten dat ook van andere planten met dezelfde afkomst (homogenos), die dus alom met dezelfde naam be-

kend zijn, sommige vruchtloos blijven en andere vrucht dragend zijn. De ene *prinos* [*Ilex aquifolium*, Hulst] is vrucht dragend, de andere vruchtloos en hetzelfde geldt voor klèthra [*Alnus glutinosa*, Zwarte Els], maar zowel de een als de ander draagt bloemen.'

Gewoonlijk identificeerde men *prinos* als *Quercus coccifera*, de stekelbladige Middellandsezee-eik, maar dat is in tegenspraak met *Peri Fyt. Hist.* III, viii 3, waarin meegedeeld wordt dat *prinos* rode bessen (*Phoinikon kokkon*) draagt. Deze rode bessen wil men als de rode gallen van *Q. coccifera* identificeren. Mogelijk maar onwaarschijnlijk. Ik veronderstel dat Theofrastos Hulst (*Ilex*) en de Zee-eik (*Q. coccifera*) samen als *prinos* heeft aangeduid. Klèthra zou Els bedoelen; ik laat het erbij, want voor Theofrastos' betoog zijn de identificaties niet van belang.

Zeker is dat Theofrastos verduidelijken wilde dat bloemen niet altijd aan vruchtzetting vooraf gaan. Planten bloeien gewoonlijk en dragen soms vruchten, en dit geldt voor zowel de ♂ als de ♀ planten. Anders gezegd: vruchten kunnen verschijnen uit het stengelmerg als de voeding en de levenskracht van de plant toereikend zijn. Bloemorganen zijn niet betrokken bij een vrucht dracht, al wist Theofrastos toch een uitzonderlijk geval: de citroen (p. 68).

Over het voorkomen van veel variëteiten (soorten) oordeelde Theofrastos:

Peri Fyt. Hist. II, ii 9-10: 'Wijzigingen als gevolg van voeding [bemesting] en anderzortige invloeden veroorzaken dat wilde planten cultivars worden; voorbeelden zijn de granaatappel en de amandel. Men beweert wel eens dat tarwe uit gerst voortgekomen zou zijn, en gerst uit tarwe, of zelfs dat beide op dezelfde stoel ontsproten (*tou autou puthmenos amfo*). Dergelijke beweringen zijn verzinsels (*mythodesteraï*). De zo veranderde planten veranderen op eigen kracht (*automatoos*) en in verband met de standplaats, zoals we vermeld hebben over de granaatappel in Egypte en Cilicië, en niet door de een of andere kunstgreep.'

De verslaglegging en de conclusies van Theofrastos handhaven zich tot de 17e eeuw en zijn teksten worden niet meer geëvenaard. Geen auteur bevrijdt zich zozeer van fabels of bereikt binnen tweeduizend jaar daarna de natuurwetenschappelijke kwaliteit en nauwkeurigheid die Theofrastos' verhandeling kenmerken. Als voorbeelden citeer ik de 1e-eeuwer Plinius en verwijs ik naar de 4e-eeuwer Basileios (p. 121).

Nat. Hist. XIII, vii 31: 'De bomen, en eigenlijk alle dingen die de aarde voortbrengt, met inbegrip van de kruiden, zijn van beiderlei sekse; hier ter plaatse mag het voldoende zijn dit gezegd te hebben, echter van alle bomen treedt dit nergens duidelijker aan de dag (*nullius manifestus*) dan bij palmen. Een ♂ palm bloeit in het hart van de kroon (*palmite*), een ♀ brengt een bloem voort die op een korenaar lijkt (*spicae modo*). Bij beide komt eerst het vlees van de vrucht tot groei en daarna het inwendige hout [de pit] (*lignum intus*). Dat is het zaad (semen) van deze boom, hetgeen bewezen wordt (*argumentum*) omdat in dezelfde bloeiwijze (*palmite*) kleine vruchten zonder die kern aangetroffen worden. Het zaad is langwerpig en niet afgerond zoals een olijfepit, en bovendien heeft het op de rugzijde een groeve met gezwollen randen...'

Over de zaadloze vruchten had Plinius bij Theofrastos gelezen maar het niet begrepen. Plinius zet zijn verslag voort met een goede beschrijving van de zaden, van de kieming en de omhulling van de zaden en vertelt iets over dadelvariëteiten (meer in XIII, ix). Hij heeft overduidelijk het voornemen de nuttige van dadels op te sommen en zich zeker niet te verdiepen in bevruchttingsverschijnselen.

Nat. Hist. CIII, vii 34: 'Voor het overige houdt men staande dat in een natuurlijk palmbos de ♀ palmen geen vrucht voortbrengen zonder ♂ bomen, en dat rondom elke ♂ palm enige ♀ bomen haar meer bekoorlijk gebladerte naar hem neigen en uitstrekken. De ♂ palm met bossige, omhoog gerichte bladeren huwt de andere door zijn uitwaseming (*adflatus*), door zijn aanblik (*visu*) en ook door zijn stuifmeel (*pulvis*), en tevens - zegt men - worden de weduwpalmen steriel (*sterilesce*) als de ♂ boom gekapt wordt. Zelfs heeft men hun relatie seksueel verklaard, en de mens bedacht een manier om een copulatie (*coïtus*) te laten plaatshebben door de ♀ bomen met de bloem en het dons van het mannetje, soms zelfs slechts met het stof te bepoederen.'

Möbius oordeelde (1937: 340) dat Plinius de seksualiteit en bevruchting (van palmen) beter dan Theofrastos begrepen had. Het tegendeel is waar. Theofrastos benaderde de ware staat van zaken zo goed als vierhonderd jaar voor Plinius mogelijk was. Plinius had geen vermoeden van, en geen belangstelling voor bestuiving en bevruchting; een analyse van zijn teksten wijst dit uit.

Noteer echter in het bovenstaande citaat de vermelding van de 'zaadlugt', *aura seminalis*, bij Plinius die de term *adflatus* gebruikte (p. 273, 275, 316; XI.20).

De eerste die na de Middeleeuwen de eeuwenoude, warrige verhalen nader in beschouwing nam en Aristoteliaans uitwerkte, was Cesalpino (1583; IV.20). Hij overwoog dat zaadvorming het doel is waartoe planten geschapen werden. Zij nemen deel aan *fysis*, de natuurlijke voortgang. Stekken en enten zijn dan ook van minder allooi dan voortplanting door zaden.

Plantezaad ontstaat zoals een dierlijk ei ontstaat, dat wil zeggen door voedselderivaten en door uit het hart afkomstige levenswarmte. Bij planten verricht het merg dezelfde taak als een dierehart, besloot Cesalpino. Een daadwerkelijke bevruchting is bij planten overbodig, want binnen de veel eenvoudiger planteziel zijn levenswarmte en de substantie die levenswarmte tot zaad/ei vormt niet van elkaar te onderscheiden.

Vocht uit de bodem maakt de in zaden verankerde warmte los, zoals de werking van water op ongebluste kalk. Aristoteles had gerapporteerd dat jonge plantezaden met een melkachtige vloeistof gevuld zijn, zoals eieren, gelijkend op moedermelk. Cesalpino zei dat het bodemvocht zich met de melkachtige zaadinhoud mengt, de voedende vermogens nemen toe en zo zullen de zaadlobben, wortel en stengel gaan groeien.

De groei van een gestekte wilgetak bewijst dat ziel-in-potentia in de hele wilg huist. In de planteharten (*corcula*; p. 363-364) wordt de ziel daadkrachtig, ziel-in-actu.

Vruchten of zaden, kortom het voortplantingsorgaan, heeft verschillende omhulsels: de bloem, de vruchtwand, de peul enzovoorts. De bloem is *ex necessitate* aanwezig, want hij ontstaat door de afscheiding van materie, die de *spiritus* welke de vruchtvorming bewerkstelligt, niet verbruikt en overlaat. Zo'n materiële afscheiding ontstaat ook bij dieren waar de zaadvermogens evenzo tot activiteit komen en vergezeld gaan van uitscheidingen en spirituele drift. Bij planten veroorzaakt een overeenkomstig proces de geurige, honing bevattende, snel vergankelijke bloemen. Bovendien zijn bloemen van nut omdat zij de zaadbeginsels beschermend omsluiten. De eerstgenoemde situatie (bloemvorming) is een noodzakelijk gevolg van een oorzaak, de laatstgenoemde (beveiliging) een toevallig nut.

Cesalpino volgde Aristoteles. Door voedseltoevoer ontstaan vruchten en het 'zaad' dat de vrucht voorafgaat, is een produkt van het takmerg.

Met de éénslachtige bloemen van Bingelkruid (*Mercurialis*), Wonderolieplant (*Ricinus*), Tamme Kastanje (*Castanea*) en Walnoot (*Juglans*) was Cesalpino vertrouwd. Hij

noemde de stamperloze bloemen ♂ en die met stamper ♀. Niettemin, met bevruchting heeft dit verschil niets te maken. De dadelpalmvruchtzetting leerde hem hoe vruchtvorming tot stand komt. De ♀ bloemen van de dadelpalm beschikken niet over voldoende (levens)warmte om vrucht te kunnen zetten. De ♂ bloemen voeren door hun uitwaseming (*habitus*) warmte naar de ♀ bloemen, zodat nu vruchtzetting volgen zal. Deze gedachten vonden in de 17e-eeuwse biologie veel bijval, vooral onder ovulisten (p. 273) en degenen die *aura seminalis* een bevruchtend vermogen toekenden (XI.20).

Omdat tot in de 16e eeuw de ♂ dieren unaniem als de voortbrengers en vormers van nageslacht werden beschouwd (IX), handhaafde zich de mening dat ♂ en ♀ geaardheden zouden zijn, herkenbaar aan het uiterlijk dat vergezeld gaat van verschillen in kwaliteiten en vermogens, en dat mannetjes en vrouwtjes niet als gelijkwaardige deelhebbers aan voortplanting beoordeeld mogen worden, een zonder bezwaar en algemeen aanvaard concept. Van Linschoten (Paludanus) kende in 1595–1596 ♂ en ♀ papaya (IV.27), die Clusius ook vermeldde (*Carica papaya*, 1605), hetgeen niet meer zeggen wil dan dat de ene plant wél en de andere geen vrucht draagt en zij in hun uiterlijk dienovereenkomstig verschillen. Groter, ruwer, steviger kenmerken ♂ planten, kleiner, gladder, tenerder ♀; veel soorten ♂ planten kunnen vrucht dragen. Deze mening, die zich in de wetenschappelijke plantkunde meer dan 20 eeuwen handhaafde is een voortzetting van overoude volkstradities. Onder boeren golden in de 18e eeuw de ♂ hennepplanten als ♀, want ze blijven wat kleiner dan ♀ hennep (die men als ♂ beschouwde; p. 403).

8. *De Réaumur, een voorbeeldige 18e-eeuws-christelijke natuuronderzoeker*

René Antoine Ferchault de Réaumur (1683, La Rochelle – 1757, Saint-Julien-du-Terroux) ging school bij de Jezuïeten en vervolgens in Parijs rechten studeren, maar zwaaide om naar wiskunde en natuurwetenschappen (1703). In 1708 benoemde de Académie hem als lid. Hij bracht zijn leven, na zijn studietijd, door op zijn landgoed in Bas-Poitou (la Bermondrière), waar hij in alle rust kon waarnemen en experimenteren.

Hij nam proeven met ijzer (smelten, smeedbaarheid, magnetisering, van gietijzer staal maken) en begon microscopische metaalonderzoekingen (Sidérotachosie; 1722), bestudeerde de uitzetting van gassen en vloeistoffen, en soortelijke warmte. Verder maakte hij de alcoholthermometer (het temperatuurverschil tussen het vriespunt van water en het kookpunt van alcohol in 80° verdeeld).

Hier volgt een verslag van zijn biologische werk. Terzijde daarbij stonden hem zo nu en dan Mlle du Moutier en de Abbé J.A. Nollet (1700–1770) bij zijn kikkeronderzoek en M.J. Brisson (1723–1806), die de microscoop gereeder en bekwamer hanteerde dan zijn werkgever. Brisson beheerde de zoölogische verzameling die, samen met de collectie in het Cabinet du Roi, na De Réaumurs dood de grondslag werden voor de dierkundige collecties in het Muséum national d'Histoire naturelle.

Een dozijn artikels door De Réaumur verscheen in de Mémoires van de Académie, die ook zijn nagelaten manuscripten en briefwisseling bewaart. Twee standaardwerken schreef De Réaumur: *Mémoires pour Servir à l'Histoire Naturelle des Insectes* (6 delen, 1734–1742) en *Art de Faire éclore et d'élever en Toute Saison des Oiseaux Domestiques de Toutes Espèces* (2 delen, 1749; 2e druk 1751).

Daarnaast schreef De Réaumur enige incidentele publikaties: over spindraden (1710), over de wijze waarop schelpen van weekdieren afgescheiden worden en over parelvorming

in zoetwatermossels (1709), over de elektrische eigenschappen van roggen, over koraalvorming en de eigenaardige *Lithophyta* (Plantes Pierreuses; 1727). In de laatste wees hij Peyssonel's theorie van de hand (p. 925), maar ten onrechte naar hij later erkende. In 1720 verklaarde De Réaumur dat de fossiele Ammonieten in zeearmen leefden die in open verbinding met de Atlantische Oceaan stonden en door katastrofale veranderingen van het milieu uitstierven (zoals A. de Jussieu twee jaar tevoren had verklaard). Aanleiding waren de schelpmassa's in de 'faluns' van Tourraine die opgegraven als kalkmeststof gebruikt werden.

De Réaumur maakte na zorgvuldig waarnemen accurate beschrijvingen van algen (*Nostoc*; 1722), in het bijzonder van de 'bloemen en zaden' van *Fucus*-soorten (1721, 1722) die Simonneau ('Filius') voor hem illustreerde. Omdat De Réaumur bij de Cryptogamen dezelfde organen verwachtte aan te treffen als bij de Fanerogamen, beging hij ernstige vergissingen. De haren in de asexuele cryptostomata van *Fucus* hield hij voor helmraden, achtergebleven na het afvallen van de helmknoppen en de conceptacula met de geslachtsorganen beschouwde hij als ♀ bloemen. De oögonia en antheridia zag en omschreef hij, maar dacht dat dit de zaden zouden zijn die door de poriën uit het conceptaculum konden ontsnappen. Zijn bekwame en correcte waarnemingen en hun foute interpretatie zijn schoolvoorbeelden van de gevolgen van een vooroordeel.

Simonneau beeldde natuurgetrouw af, en ook zelfs een *Fucus*-hybride, A.D. de Virville, aan wie ik gegevens over De Réaumur's Phycologie te danken heb (1954: 91), vroeg zich af of dit een toeval was, want De Virville geloofde niet aan voortekenen: De Réaumur voerde jaren later klassieke kruisingsexperimenten uit.

Proeven over spijsvertering ondernam De Réaumur volgens methoden die tijdgenoten en vroegere onderzoekers ook toegepast hadden. Hij liet kippen sponsjes aan draadjes doorslikken om ze daarna, vol maagsap naar hij hoopte, weer naar buiten te trekken en onderzocht de invloed van het sap op voedingsstoffen. Ook gebruikte hij met voedsel gevulde, geperforeerde metalen cilindertjes. Deze passeerden de darm en De Réaumur controleerde veranderingen in de inhoud. Maagsap werkt op vlees en been bij wijze van spreken zoals koningswater op goud, besloot De Réaumur, en spijsvertering is de uitwerking van een oplosmiddel gevolgd door gisting (fermentation). Niemand overigens, die na Boerhaave's experimenten daar nog aan twijfelde.

Voor zijn levenswerk volgde De Réaumur het voorbeeld van Swammerdam (V.27). Als anatoom kon De Réaumur zijn voorganger niet evenaren, maar als natuurhistoricus, waarnemer van de levenscyclus en het gedrag van insecten, bleef hij onovertroffen.

Zijn Mémoires behandelen rupsen en vlinders (vol. I, 1734), rupsen, vlinders en rupsparasieten (II, 1736), bladmineerders, motten en verwanten, bladluizen en verwanten, gallen en galinsekten (III, 1737), galinsekten en verwanten en tweevleugelige vliegen (IV, 1738), tweevleugelige vliegen (vervolg) en een keuze van viervleugelige vliegen, te weten sprinkhanen, krekels en bijen (V, 1740), viervleugeligen (vervolg) met een supplement over tweevleugeligen (VI, 1742). De boeken zijn geïllustreerd en bevatten naast de voortreffelijke beschrijvingen veel biotheoretische beschouwingen. Posthuum verscheen een 7e deel (over kevers) in 1955.

De twee grootste coryfeeën, De Réaumur en Swammerdam, waren het eens: de metamorfose van insecten is schijn, niet wezenlijk (p. 314). De Réaumur stelde de vraag, hoe moeten de schijnbare gedaanteverwisselingen begrepen worden: 'à quoi de réel se réduisent les transformations apparentes' van rupsen en poppen, die eigenlijk als geharnaste vlinders beschouwd mogen worden. Ongetwijfeld zijn er grote morfologische en fysiolo-

gische verschillen. Een rups heeft zestien poten, tien gaan in de pop verloren en de zes resterende hervormen zich tot geheel verschillende vlinderpoten. De rups voedt zich met gekauwd blad, de vlinder met opgezogen nectar. Niettemin, verzekerde De Réaumur, zijn alle vlinderorganen in de rups aanwezig, ook al zijn zij onzichtbaar. Er is geen epigenese, geen nieuwvorming, noch ontogenetisch noch ook door gedaanteverwisseling. Preformatie (IX.12) is een metafysische wetmatigheid, geen materiële werkelijkheid, geen actualiteit. De Réaumur's uitspraak brengt Aristotelische en Leibniziaanse gedachten over levende-materieeigenschappen in herinnering.

Biotheoretisch is De Réaumur's stelling onaantastbaar, maar voor een 18e-eeuwse bioloog die causaal-mechanistisch zoekt te verklaren (zoals De Réaumur per slot van zaken zelf poogde te doen) blijft zijn uitspraak een standpunt dat niet zo maar bevredigt. Hij brengt, hoe dan ook, de kwestie – gevormd in metafysische zin dan wel gevormde preëxistentie – vele malen, direct of zijdelings, ter tafel.

In 1736 (Mém. vol. II) stelde hij vast dat, vergeleken bij hogere temperaturen, het uit de pop komen als het ware vertraagt bij lagere temperaturen. Dat leidt tot een biofysische verklaring voor de ontwikkeling van voorbestaande kiemen.

Om de eerste vorming van organismen (*êtres organisés*) te verklaren, schreef De Réaumur, kan men op grond van koude-vertraging onderstellen dat zij sedert het begin van de wereld bestaan hebben en zich slechts ontwikkelen als de omstandigheden dit bevorderen. Een insect kan als ei, verbazingwekkend klein, maandenlang in leven blijven en niet groeien. Misschien dat dit eeuwen voort kan duren (denk aan planten).

Hij ontzegde Descartes de bevoegdheid over *generatio spontanea* te oordelen (XII.1–6). Indien men tracht zich voor te stellen hoe organismen zich voor het eerst gevormd hebben, bemerkt men weldra dat de kracht van onze redenering en de omvang van de kennis waarover we kunnen beschikken ons nimmer een verklaring zullen geven. We moeten ons beperken tot de studie van de bestaande levende wezens. (Dat was Swammerdams conclusie ook geweest.)

Met de hypothese van een voorbestaan moet onze menselijke weetgierigheid genoeg nemen, dacht De Réaumur, want een ieder die over een kiem, een dier, nadenkt zal niet proberen de vorming daarvan te verklaren: onze vermogens schieten te kort. Droogjes besloot De Réaumur zijn betoog met de opmerking, dat Descartes de kracht van zijn genie minder behoefde in te zetten om het ontstaan van het universum te verklaren dan toen hij ondernam het ontstaan van de mens op te helderen.

Roger (1971: 383) komt na zijn overzichtelijke uiteenzetting tot de slotsom, dat De Réaumur (evenals Vallisneri en Perrault) zich gedwongen zag voorbestaande kiemen te onderstellen omdat menselijk begrip nu eenmaal niet toereikend is voor een inzicht in de vormingsprocessen van de organismen. God vormde de kiemen, want scheppen is Hem voorbehouden. Hij vormde ze alle slechts één keer en gelijktijdig. De natuur bezit de krachten om de kiem tot volle wasdom te brengen. Zó moest De Réaumur besluiten.

Ik teken aan dat de ontwikkelingsgang als volgt verliep. De Réaumur's standpunt is gelijkwaardig aan het 4e-eeuwse Augustijnse standpunt, maar verschilt omdat, veertienhonderd jaar later, niet God en God alleen beslist wanneer de voorbestaande kiem tot wasdom komen zal, maar de natuur en fysische factoren. Voorts dat de preformatie (IX.12) vererving reduceert tot de starre herhaling van de geschapen vormen, van generatie op generatie. De theorie lijkt probleemloos, maar in feite zag De Réaumur zich geconfronteerd met raadselachtige verschijnselen.

Dikwijls was in de loop der tijden het regeneratievermogen van planten en dieren ge-

constateerd en besproken. Organismen zijn niet zelden in staat na amputatie een lichaamsdeel in de oude staat te herstellen of zelfs nieuw te vormen. In de 17e eeuw begon men deze gebeurtenissen gericht te onderzoeken en te overdenken.

M. Thévenot (1620–1692, p. 311, 326) verwijderde de staart van een groene hagedis en controleerde de hergroei (1686). Ontwikkelt zo'n nieuw staartstuk zich uit een reeds aanwezige kiem? Anatomisch onderzoek door Perrault wees uit dat het inwendige van de nieuwe staart bij lange na niet de oorspronkelijke staartbouw herkrijgt.

Een publikatie van Homberg in 1698 was de aanleiding voor nieuw onderzoek door De Réaumur.

W. Homberg (1652–1715) had dezelfde weg in de wetenschappen gevolgd als De Réaumur. Geboren in Batavia kwam hij naar Holland, studeerde er rechten en chemie. In Maagdenburg deed hij natuurkundig onderzoek (met Otto von Guericke) en had hij een rechtspraktijk. Colbert nodigde hem uit naar Parijs te komen; hij werd lid van de Académie en vertrok later naar Rome, waar hij de medicijnen beoefende. In 1691 kwam hij naar Parijs terug. Daar begon hij met biochemisch onderzoek, deed pionierswerk over anorganische chemie, werd in 1704 lijfarts van een natuurliefhebber (de hertog van Orléans) en stierf in 1715 te Parijs.

Homberg, zeer geïnteresseerd in Van Leeuwenhoeks nieuws (hijzelf maakte goede microscopen), schreef een artikel over de *animalcula*. De Académie publiceerde het niet. In Engeland was men weinig gelukkig met Van Leeuwenhoeks zaaddiertjes (de Royal Academy was ovist). Frankrijk was anti-Van Leeuwenhoek, misschien vanwege Hartsoeker en zeker omdat de twee leidende Académiciëns over zaken der levende natuur, Buffon en De Réaumur, de *animalcula*-theorie verwierpen. Homberg publiceerde toch in de Mémoires zijn artikels over insecten (1699) en spinnen (1707), onderwerpen waar zijn mede-lid De Réaumur op gesteld was.

Hoe dit ook geweest kan zijn: Homberg had in 1698 gerapporteerd dat hij een krab-schaar had geamputeerd en dat daarna op dezelfde plaats een nieuwe schaar verschenen was, weliswaar wat kleiner dan de oorspronkelijke maar goed ontwikkeld. Voor De Réaumur werd dit het begin van veel onderzoek. Hij amputeerde poten, geheel of gedeeltelijk van zoetwaterkreeftjes, volgde de hergroei, en amputeerde het nieuwe orgaan opnieuw.

In 1712 publiceerde De Réaumur zijn resultaten (Sur les Diverses Reproductions qui se font dans les Écrevisses...). De gebeurtenissen beschrijvend, vraagt hij zich af hoe van nature zo'n aanvullende plaatsvervanging in zijn werk gaat. Een poot is immers, overweegt hij, niet minder hoog georganiseerd dan de overige lichaamsdelen. De nieuwe vorming is niet gemakkelijker te begrijpen dan de vorming van een geheel nieuw organisme. Is de mens, die dit regeneratievermogen mist, niet te kort gedaan? Neen, want mensen hebben geen ledematen zo breekbaar als die van kreeftjes en ze hebben dat vermogen dus niet nodig. De natuur verschaft levende wezens het noodzakelijke en niets overbodigs, had Aristoteles geleerd.

Nauwkeurig wordt datgene vervangen dat verloren ging, niets anders en niets meer.

'Maar waar is de oorzaak te vinden die de geledingen indeelt door enige gewrichten, die inwendig de zenuwen vormt, de spieren en allerlei pezen?'

Dezelfde sappen die eens dat verloren lichaamsdeel voedden en deden groeien, bewerkstelligen dat na amputatie de pootjes die we opnieuw zien verschijnen, hergroeien. We moeten onderstellen dat elk pootje als een kiempje aanwezig was en toen de aanleiding zich voordeed, tot ontwikkeling kwam. Nu komt zo'n onderstelling ons wel goed van pas (commode), erkent De Réaumur, maar het betekent wel dat in een kreeftepoot van begin

tot eind geen plekje is of er bevindt zich wel een kiempje of eitje dat een reservepoot omsluit of zelfs, 'en dat is nog wonderbaarlijker', een eitje dat het resterende van de poot bevat, de rest van de poot van de plaats af waar het eitje zich bevindt tot aan het uiteinde van de poot. De inhoud van alle pootkiemen zou dus onderling steeds een beetje verschillen, in overeenstemming met het op de plaats van het pootkiempje nog ontbrekende deel van de kreeftepoot (1712).

Vreemder nog. Als de nieuwe poot afgesneden wordt, verschijnt weer een poot op dezelfde plek en als van een vernieuwde poot een deel afgesneden wordt, groeit hetzelfde stuk weer aan, hetgeen wil zeggen dat de vernieuwde poot op dezelfde manier van reservepootkiemen voorzien moet zijn als de oorspronkelijke. We kunnen niet verwachten dit ooit te zullen doorzien (*voir clair*), verzuchtte De Réaumur; zo'n theorie is onaanvaardbaar, even absurd als de opvatting dat uit de *animalcula* (vers spermatiques) organismen zouden ontstaan. Hij weet geen antwoord, verwacht het ook niet, maar het vraagstuk laat hem niet los.

Dertig jaar later leidde Trembleys zoetwaterpoliep (XI.28) tot een briefwisseling (1741). Het regeneratievermogen van de Polype d'eau douce à bras de cornes liet alles wat de zoetwaterkreeftjes te zien gaven, ver achter zich. 'Ik had moeite mijn ogen te geloven en kan er nog altijd niet aan wennen, ook nadat ik het nu gezien en honderd keer opnieuw gezien heb', schreef De Réaumur, verrukt en verbijsterd.

In heel West-Europa sneed men na Trembley allerhande snijdbare (water)dieren aan stukjes (zeesterren, aardwormen, *Tubifex*, water- en landslakken) en talrijke slachtoffers bezitten regeneratievermogens zoals de groene poliep. De Réaumur, die de pootsubstitutie van schaaldieren even weinig verklaarbaar achtte als de vorming van een compleet organisme, merkte op dat een volgende, even grote moeilijkheid zich voordoet: twee halve dieren worden twee hele dieren (1741). Poten van salamanders groeien weer aan en zelfs de kop van een slak. Hoe meer men experimenteert, hoe groter de raadsels worden. Hij liet het probleem voorlopig rusten.

Een onderzoek dat evenmin tot duidelijke uitkomsten voerde was de bevruchting van kikkereieren (kikkers hadden al eerder Swammerdams volle belangstelling). De ♂ kikkers omklemmen in het voorjaar de ♀♀. Terwijl een ♀ kikker eieren 'par paquets' legt, stoot een ♂ kikker zaad (*semence*) uit, zoals een rookwolkje uit een pijp. Juffrouw du Moutier had het zo gezien. Om vast te stellen of ♂ materie inderdaad met de eieren in contact komt, vervaardigde men goed sluitende broekjes van blaasmembraan om te beletten dat zaadvloeistof het legsel zou kunnen bereiken. Handschoentjes van tafzij waren ook nodig om eventuele bevruchting via de duimen (Mentzels vermoeden, zie IX.16) onmogelijk te maken. De kikkers slaagden er echter steeds in om de bretels en broekjes, en de handschoentjes uit te trekken. De abbé Spallanzani gelukte het, jaren later, De Réaumurs idee met succes toe te passen en de kikkers degelijk aan te kleden (waarover men zich niet behoeft te verbazen).

Charles Bonnet (IX.18) was zestien jaar en vervuld van de wonderen der levende natuur toen hij *Mémoires* in handen kreeg; het boek maakte hem onherroepelijk bioloog en een bewonderaar van De Réaumur. Deze had in 1737 opgemerkt dat ♂ bladluizen niet te vinden waren en dat, zodoende, paring uitblijft terwijl de luizen zich verbazend snel vermeerderen. Hij zette meermalen een luis gevangen, in isolement, maar de dieren stierven al spoedig zonder nakomelingen. Werkend met koolbladluizen had De Réaumur geen succes gehad. Aangemoedigd door De Réaumur probeerde Bonnet op zijn beurt bladluizen van de Kardinaalsmuts (*Euonymus*) geïsoleerd in leven te houden en slaagde (1740). Het geluk-

te Bazin, Lyonet, Trembley en De Réaumur (1742) nu ook (Mém. vol. VI). Het doorslaggevende bewijs voor de parthenogenese van bladluizen werd geleverd door Bonnet. Opnieuw zag De Réaumur zich voor een verschijnsel geplaatst dat wellicht met behulp van voorbestaande, alomtegenwoordige kiemen (*panspermie*) moest worden verklaard, want hoe zou één dier zelfstandig nieuwe levende wezens kunnen maken die aan hemzelf gelijk zijn? Een preëxistente kiem die voor voortplanting vereist is, moet òf in het mannetje òf in het vrouwtje aanwezig zijn. Dieren die door zichzelf vruchtbaar zijn, moeten zulke kiemen inwendig bezitten, embryo's (embryons) die later huns gelijke zullen worden (1742).

Men moet concluderen dat voor dieren twee seksen, ♂ en ♀, regel is, maar geen wet. Bladluizen tonen aan dat kiemen voorbestaan en twee geslachten overbodig kunnen maken (*panspermie*). Ofschoon Bonnet en Lyonet luizen zagen paren en de vrouwtjesluizen daarna eieren legden, had dit plaats, verklaarde De Réaumur, toen de winter nabij was. De eieren zijn luiskiem, kiemen die wegens de lage temperatuur onvolgroeid bleven (zie hierboven). De vrouwtjesluizen ontdoen zich van die abortieve embryo's.

De Réaumur plaatste een hen en een rammelaar samen in een kast (garde-robe). Het ♂ konijn bejegende de hen zoals hij een voedster gedaan zou hebben, verzekert De Réaumur in het verslag van zijn proeven (die in iedere biologiegeschiedenis vermeld worden), en de hen stond hem toe wat zij een haan zou hebben toegestaan. Hoewel de toch sterk verschillende dieren wederzijds een grote genegenheid toonden, legde de kip slechts onvruchtbare eieren.

Teleurgesteld erkende De Réaumur dat, indien men de invloed van ♂ en ♀ in het nageslacht wil opsporen, het beter schijnt om dieren van dezelfde soort te paren die toch van vorm verschillen.

Hij wist twee kiprassen in handen te krijgen die zich onderling duidelijk onderscheidten en kon hennen met vijf tenen paren met viertelige hanen, en omgekeerd. Tevens kon hij hanen zonder kam met gekamde hennen paren en omgekeerd. De kuikens zouden aantonen of de haan dan wel de hen de kiem (germe) had geleverd.

F. Jacob analyseerde het experiment en merkte op:

Logique du Vivant 1970: 81: 'Het nieuwe van dit onderzoekprogramma (originalité de ce projet) is het oogmerk om het gedrag van één kenmerk afzonderlijk vast te stellen, of van twee na kruising, en niet van veel kenmerken tegelijkertijd. Dit is precies wat Mendel, meer dan een eeuw later, onderneemt als hij de wiskundige grondslagen legt voor de erfelijkheidsleer.'

Na enige jaren van kipexperimenten, waarbij alle mogelijke voorzorgen genomen worden om vermenging met andere kiprassen te vermijden, merkte De Réaumur verslagen op: 'Ik heb de keuze heel wat ruimer genomen dan ik zojuist mededeelde. Bovendien zou alle proeven die ik deed in detail te bespreken, alle resultaten te vermelden, en alle aantekeningen en overwegingen te rapporteren die daaruit voortkwamen, dit artikel dat al veel te lang is, nog eens dubbel zo lang maken. Het zal de stof voor een andere publikatie worden. Voordat die verschijnen kan, zullen de experimenten die het punt van uitgang waren nader bevestigd moeten worden door overeenkomstige experimenten gedaan door degenen die er plezier in hebben in hun hoenderhof een tijdpassering te vinden welke bijdraagt aan de voortgang van de natuurwetenschap.'

Hierna (1749) zweeg De Réaumur. Misschien, schreef Rostand (1930: 120) – die mij bovenstaand citaat verschafte – schuilen in de nagelaten papieren van De Réaumur nadere gegevens.

Over zesvingerigheid van mensen berichtte De Réaumur nog in 1751. De commandant van Malta, Godeheu de Riville, had hem gegevens verschaft over de Maltezer familie Kalleja. Enige jaren tevoren had Maupertuis (VIII.9) uitvoerig zesvingerigheid bestudeerd, maar De Réaumur kwam (evenmin als Maupertuis) niet verder dan de slotsom dat de afwijking zowel naar ♂ als naar ♀ voorouders kan worden herleid.

Zijn aantekening over de *scala naturae* (X.15) typeert zijn denken. De voortgang naar hogere organisatie die de opwaartse natuurreeks suggereert, is een voze kunstgreep. De niveaus van de organismen bemeten aan hun uiterlijk en inwendige bouw, zijn niet peilbaar en dus niet vergelijkbaar. Terwijl De Réaumur's biologie de grondslagen legde voor latere methoden, was zijn biofilosofie een vleug neo-Platonisme verbonden aan een onvoorwaardelijk christelijke natuurbeschouwing.

‘Wat bedoelt men toch met die bewering dat de natuur met onmerkbaar kleine stappen voorwaarts gaat, dat zij geleidelijk van de ene naar de andere soort gaat, zelfs dikwijls van het ene genus naar het volgende, met ondefinieerbare nuances? Wenst men daarmee te zeggen dat, in het tafereel dat de natuur ons voorhoudt, zij ons een reeks planten en dieren aanbiedt waarbinnen de volkomenheid van organisatie telkens vermindert, zodat wij geneigd zijn de laagste diersoorten met planten te verwarren? ... Ik begrijp het wel, maar bespeur in die theorie niets geheimzinnigs. Mij maakt hij duidelijk dat onze ogen de werken der natuur niet ten volle kunnen doorzien. Niemand zou mij toch wijs willen maken dat een Polype à bras [Hydra] die op een plant lijkt, of een zee-anemoon die op een bloem lijkt, ongeveer evenzo gebouwd en van dezelfde aard zou zijn als een plant of als een bloem?’

Neo-Platonisme dient zich nog duidelijker aan als hij de overeenstemming tussen menselijke en dierlijke bekwaamheden uiteenzet (XI.12). Bijen hebben, zoals mensen, begrip van architectuur en materiaalbesparing.

‘Omdat ik overtuigd was dat bijen een zoals een pyramide gevormde bodem bij voorkeur toepassen, vermoedde ik dat de reden, of een der redenen, die hen daartoe bewegen, een besparing van was zou zijn. Cellen met gelijke inhoud en pyramidevormige bodem vergen als zij twee hoeken van 110° en twee van 70°, ongeveer, hebben, de geringste hoeveelheid materie [was].’ (1737).

Geloven aan voorbestaande kiemen lost de kernproblemen van de biologie niet op. *Mém.*, vol. VI, 17:1 xvii: ‘Kunnen zielen deelbaar zijn? Welke soorten zielen (sortes d'âmes) zouden het zijn die zich zoals lichamen in stukjes laten snijden, en aan zichzelf gelijk daarna weer herstellen? Indien de dierziel een eigen plekje bezet houdt, waar het zich bevindt zoals zielen plegen te doen, indien dat plekje zich in de kop bevindt, moeten we ons dan voorstellen dat elk deel van het lichaam niet alleen aan het vooreinde van een kopkiem voorzien is (germe de tête), maar dat bovendien zo'n kopkiem een ziel bevat? Dit wil zeggen dat aan de kiem voorbestemd een kop te worden een ziel gehecht is die slechts in staat is te functioneren nadat de kopkiem zichzelf tot ontwikkeling heeft gebracht, nadat hij het vermogen (puissance) verkregen zal hebben de kopfunctie te vervullen en hij de ziel van een volgroeid dier zal zijn geworden.’

Het zijn onontkoombare en ongeloofwaardige gevolgtrekkingen; Augustinus kon dezelfde vraagstukken ook niet binnen de grenzen van de natuurwetenschappelijke logica oplossen (XI.13). Ziel is ontoegankelijk voor natuurwetenschappelijk onderzoek. De Réaumur zag zich genooddaakt zijn toevlucht te zoeken bij ‘ziel-interventie’, omdat met behulp van voorbestaande, alomtegenwoordige kiemen regeneratie niet verklaarbaar

wordt.

Het is de voor de biologie karakteristieke botsing tussen de causaal-mechanistische methode en de autonomie van de levensverschijnselen. Levende materie is, zo moest De Réaumur en zo moeten talloze medebiologen besluiten sinds de eerste dagen van biologisch onderzoek, meer dan materie. De ware levensverschijnselen, zoals vorming, organisatie, gedrag, worden veroorzaakt door dat 'meer', door ziel (XI). De Réaumur, levenslang gedreven door een genietende verwondering, verwierp de gemakkelijke uitweg door ziel zo maar al datgene toe te schrijven wat hem onverklaarbaar bleef. Hij verkoos de erkenning dat leven en ziel werkelijkheden, waarheden zijn, die menselijk vernuft niet kan ontraadselen en die misschien juist daarom de aandacht trekken en vasthouden en tot een nimmer eindigend geboeid waarnemen inspireren.

Waar toe schiep de 'Auteur de l'Univers' de levende natuur? Ongetwijfeld met met een oogmerk en allerlei doelstellingen, maar hoe zullen wij die kunnen opsporen? Het oog werd gemaakt om te zien, de mond om te eten, maar zijn vleugels gemaakt om te vliegen? Sommige vlinders vliegen nooit.

Mém., vol. I: 15: 'Uiterste behoedzaamheid is geboden bij het zoeken naar de bedoelingen van degene wiens geheimen ondoorgrondelijk zijn. Dikwijls loven we bij vergissing een wijsheid die ver boven onze lofprijzingen verheven is. Laten we zo nauwkeurig als we kunnen de voortbrengselen van die wijsheid beschrijven, want dat is de wijze van lofprijzing die ons het beste past.'

Voor Buffon had De Réaumur niets dan minachting en afkeer. Hij gaf die gevoelens zelden openlijk te kennen, maar steunde Buffons critici zo veel hij kon. Een goede vriend, de abbé J.A. Lelarge de Lignac (1710-1762), schreef (anoniem) *Lettres à un Américain sur l'Histoire Naturelle...* de Buffon, een kritiek op Buffon die vervolgens warm door De Réaumur werd geprezen. De Lignac was een veelschrijver, een gladder advocaat van een starre orthodoxie, en vermoedelijk heeft De Réaumur hem daarom toch niet bij de compositie van zijn aanvallen geholpen. Het eerste deel (van vijf delen) *Lettres* kwam in 1751 van de pers, het jaar waarin De Réaumur (samen met Brisson en de Lignac) de microscopische onderzoeken van Buffon en Needham (IX.18) herhaalde en tot de overtuiging kwam dat hun werk niet deugde. Buffons theorie van de 'molécules organiques' wees hij van de hand en hij oordeelde de *Histoire Naturelle* een onzinnig werk (deraisonné) 'dat de biologie en de natuurwetenschap in het algemeen slechts kan schaden'. Hallers aanval op Buffon (IX.17) oogstte De Réaumurs hartelijke bijval.

Van De Réaumurs leerlingen of volgelingen noemde ik Bonnet. Ik wil hier nog verwijzen naar J. Guettard (1715-1786), die de veelzijdigheid van zijn leermeester benaderde door goed werk over plantenfysiologie, geologie en floristiek. Tussen 1745 en 1750 publiceerde hij over de taxonomische waarde van klieren en over *Cuscuta* in de *Mémoires* van de Académie.

Een grote reputatie verdiende en verwierf K. de Geer (1720-1778), een in Zweden geboren Nederlander die bij familie opgevoed in Utrecht natuurwetenschappen studeerde. Hij erfde een ijzersmelterij in Zweden die hem tot grote welvaart bracht en bekleedde hoge posten, o.a. als 'vrijheer'. Hij stond Linnaeus ter zijde bij de stichting van de Koninklijke Zweedse Academie van Wetenschappen in Stockholm (1739). Geheel in de stijl van De Réaumur schreef hij zeven delen *Mémoires pour Servir à l'Histoire des Insectes* (1752-1778). Vooral lagere insecten hadden zijn belangstelling. Hij volgde de Linneaanse methode niet, maar hield vast aan de oude diagnostische en beschrijvende nomenclatuur bij zijn behandeling van omstreeks 1500 soorten.

9. *Maupertuis en het instinct van de materie*

Een albino-negerkind werd in de Parijse salons getoond aan de op nieuwtjes beluste bezoekers en prompt verscheen (1744) een *Dissertation Physique à l'Occasion du Nègre Blanc*, een boekje met kritiek op de preformatieer en gedachten over erfelijkheid. Een jaar later volgde *Vénus Physique*. Het was een vrijwel letterlijke herdruk van *Dissertation* waar een verhandeling over mensenrassen en erfelijkheid aan was toegevoegd. Vooral Vénus trok grote belangstelling. De auteur was wiskundige van aanzien, maar had over biologie nauwelijks gepubliceerd; in 1727 een artikelje over salamanderproeven (was de oude traditie van hun vuurbestendigheid juist?) en in 1731 een notitie over scorpioenen.

P.L. Moreau de Maupertuis (1698, St. Malo – 1759, Bazel) was behalve wiskundige ook geograaf, filosoof en 'homme d'esprit'. Van 1714–1716 studeerde hij wiskunde en filosofie in Parijs, nam dienst in het Franse leger in 1718 en werd in 1725 benoemd als toehoorder (voor de aardmeetkunde) bij de Académie. Hij was leermeester en vertrouweling van Madame de Châtelet, maakte studiereizen naar Londen en Bazel (1728) en werd bevorderd tot 'pensionnaire' van de Académie. Om de lengte van 1° van de meridiaan vast te stellen ter hoogte van de poolcirkel leidde hij een expeditie naar Lapland (1736–1737). De afplating van de aarde aan de polen die Newton berekend had, kon hij daarna bevestigen.

Zijn bezoek aan Frederik I en zijn Pruisische hof in Berlijn (1740) liet sporen na. Na in 1743 als gewoon lid van de Académie te zijn benoemd, werd hij in 1746 president van de Academie van Wetenschappen in Berlijn, een post die hij tien jaar vervulde.

Ofschoon Maupertuis vriendschappelijke relaties met Voltaire had – hij maakte hem op de betekenis van Newton opmerkzaam – en in 1750 tijdens Voltaires bezoek aan Berlijn hem warm ontving en krachtig behulpzaam was, verhinderde dit niet dat hij in latere jaren door Voltaire ongenadig op de hak genomen werd (*Histoire du Docteur Akakia*; 1752). Voltaire schreef honend over dokter Akakia, lijfarts van de paus, die 'openbaringen had over de kennis van de ziel als hij apen ontleepte'.

In en rond zijn huis had Maupertuis veel honden, katten, papegaaien, parkieten en in- en uitheems gevogelte; dieren die zich binnen en buiten in vrijheid konden bewegen en gedragen en volop gelegenheid boden om over bevruchting, kruising en erfelijkheid na te denken.

Vénus Physique, anoniem verschenen maar iedereen wist wie de schrijver was, bleek een succes. In 1751 kwam de 6e druk in omloop. In 1752 volgde La Mettrie's *Vénus Méta-physique*, Over de Oorsprong van de Ziel van de Mens (XI.30).

Levensuitingen, zo meende Maupertuis, moeten van bijkomstigheden (symptômes) bevrijd overdacht worden om de wetmatigheden te kunnen benaderen die ten grondslag liggen aan de verschijnselen. De levende natuur gedraagt zich niet volgens vaste algemene wetten die rechtstreeks kenbaar zijn en onze rede bevredigen. Het schijnt dat onze rede (esprit) zich uitsluitend oriënteert volgens zintuiglijke waarnemingen. De zintuigen hebben wij van nature en om natuurwetten op te sporen zijn zij dus de ware middelen. Microscopen gebruike men zo min mogelijk, want zij brengen ons in verwarring door waarnemingen die ons natuurlijk bereik te buiten gaan.

Voorbestaan (preëxistentie) is een onhoudbare hypothese, strijdig met bastaardering, met misvormd nageslacht, met erfelijkheid. Preformatie, ovisme en animalculisme: het zijn drogbeelden, dwalingen. Een simultane schepping roept voor de biologie geen vragen op. God is tijdloos en zodoende is Zijn schepping tijdloos. Al dan niet simultaan is een schijnvraag.

Het zich vormen van een organisme, een foetus, is onbegrijpelijk. Harvey heeft echter de epigenetische vorming van de dierlijke organismen goed beschreven, en Descartes heeft gelijk als hij bevruchting baseert op de menging van twee zaadvloeistoffen (semences), maar overigens is het uitblijven van een verklaring voor een onverklaarbaar levensproces te verkiezen boven een verklaring van verschijnselen die men duidelijk gelooft te zien en die allerminst duidelijk zijn. Degenen die de vorming van een organisme verklaren door een voorbestaan van geschapen vormen (création) verklaren niets. Al is epigenese een raadselachtig proces, dat begrip geeft althans enig antwoord op de vraag hoe een organisme zich vormt. Echter:

Vénus I, ch. XVI: 'Ofschoon ik Descartes oneindig hoogacht en ik, zoals hij, geloof dat het foetus uit het mengsel van de twee zaadvloeistoffen gevormd wordt, kan ik niet geloven dat iemand, wie dan ook, tevreden kan zijn met de verklaring die hij geeft noch ook dat foetusvorming door een begrijpelijk mechanisme (mécanique intelligible) verklaarbaar zou kunnen zijn, hoe een dier uit het mengsel van twee vloeistoffen ontstaan kan. Al moge dan de drijfveer waardoor dit wonderbaarlijk proces (prodige) zich voltrekt voor ons verborgen blijven, ik geloof er niettemin onwankelbaar aan.'

Of planten en dieren op dezelfde wijze een embryo vormen is een vraag die Maupertuis stelt en niet beantwoordt. Kiemen in plantezaden zijn gevormd zichtbaar, maar vóór die ontwikkelingsfase, hoe was het toen?

Waarom rangschikken de foetuskiemen (germes seminales) in beide zaadvloeistoffen zich tot de vereiste organen in de vereiste samenhang? Descartes beschouwde levende en levenloze materie (matière vivante et matière brute) terecht als wezenlijk gelijk, maar zijn verklaring voor embryovorming faalde (IX.10).

Chemische en levensverschijnselen lijken echter dikwijls op elkaar. Maupertuis herinnert aan de boom van Diana die E.F. Geoffroy (1672–1731) als 'végétation chimique' bij een vergadering van de Académie gedemonstreerd had (Mém. 1706: 415) en aan de Table van de Rapports en Chimie die hij in 1718 had opgesteld. Het staat vast dat sommige stoffen zich tot een nieuwe stof verbinden, dank zij een aantrekkingskracht (affinité) en dat bij contact met een derde stof, indien deze een grotere affiniteit met een van beide eerste stoffen heeft dan die twee onderling, zij elkaar weer loslaten en een van beide een verbinding met de derde stof aangaat. Dergelijke krachten en gebeurtenissen zouden in de zaadvloeistoffen plaats kunnen vinden.

Vénus I: 89: 'Als er in elk van beide zaadvloeistoffen deeltjes zijn bestemd om het hart, het hoofd, de ingewanden, de armen en benen te vormen, en als die deeltjes elk voor zich een grotere neiging hebben tot vereniging (rapport d'union) met de deeltjes die ter wille van de vorming van het dier hun burens moeten worden dan met alle andere, zal het foetus zich vormen. Ook al zou het nog duizend keer meer georganiseerd zijn dan nu het geval is, zou het zich nog vormen.' (citaat in Roger 1971: 478).

Twee oorzaken voor ontsporing: een te weinig of een te veel. Te weinig als deeltjes (particules seminales) van weerszijden slecht bij elkaar passen, of te ver van elkaar verwijderd zijn, of een te zwakke affiniteit bezitten. Als gevolg een gebrekmisvorming (monstre par défaut). Een overmaat van sommige deeltjes veroorzaakt een monstre par excès.

De Van Leeuwenhoekse *animalcula* roeren, mag men wel zeggen, de zaadvloeistof om, zodat ver verwijderde zusterdeeltjes elkaar naderen. In het algemeen bevorderen zij een regelmatige foetusvorming.

Vénus II, ch. V: 'Wat de ervaring ons klaarblijkelijk dwingt toe te geven, moeten we als feiten aanvaarden.

1. Dat de zaadvloeistof van iedere diersoort een ontelbaar aantal deeltjes bevat die geschikt zijn om door hun samenkomst dieren van dezelfde soort te vormen.

2. Dat in de zaadvloeistof van iedere diersoort de deeltjes geschikt om de overeenstemmende kenmerken (*traits semblables*) te vormen gewoonlijk in meerderheid aanwezig zijn en dat deze onderling de meeste aantrekkingskracht bezitten (*le plus d'affinité*), ofschoon er vele andere deeltjes zijn voor de andere kenmerken.

3. Wat de materie aangaat waarvan in de zaadvloeistof van ieder dier de delen (*parties*) gevormd worden die met dat dier gelijk zijn, zou het een zeer gedurfde maar toch niet van alle waarschijnlijkheid ontblote gedachte zijn, dat elk lichaamsdeel de bijbehorende kiemen verschaft.'

Soorten zijn, naar Maupertuis' overtuiging, onveranderlijk. Echter zou dezelfde verminking, toegebracht van generatie op generatie, misschien oorzaak zijn dat langzamerhand van niet-verminkte nakomelingen zulke lichaamsdelen kleiner worden, zelfs zouden zulke organen na lange tijd mogelijk in het geheel niet meer tot ontwikkeling komen.

Hoogstwaarschijnlijk hebben Chinese vrouwen thans kleinere voeten dan in de tijd die aan het traditionele voetbinden voorafging. Frederik de Grote heeft door zijn voorkeur voor lange grenadiers zijn landgenoten groter van stuk gemaakt.

Varianten zijn erfelijk, maar verdwijnen door kruising met normale soortgenoten. Aanvankelijk waren die variëteiten toevalsexemplaren (*individus fortuits*). De kwekerskunst (*l'art*) en de opeenvolgende generaties hebben er soorten van gemaakt (en ont *fait des espèces*). Nieuwe soorten ontstaan dus door toedoen van mensen. Voorouderlijke eigenaardigheden, enige generaties lang verdwenen, worden soms opeens weer zichtbaar. De albino-neger mag als bewijs gelden dat de eerste mensen blank geweest zijn. Aldus Maupertuis.

Het proefschrift van Dr. Baumann aan de universiteit van Erlangen, *Dissertatio Inauguralis... Naturae Systemate* (1751) werd net als Vénus veel gelezen. Heruitgaven volgden (waaronder een Franse vertaling); die van 1754 heet *Essai sur la Formation des Êtres Organisés*. Het was een publiek geheim dat Baumann het pseudoniem van Maupertuis was. In *Dissertatio* (beter bekend als *Système de la Nature*) belooft de auteur dat hij de natuurverschijnselen van *nà de schepping* zal onderzoeken en bespreken. Hij herhaalt dat preëxistentie, preformatie en *panspermie* dwalingen zijn; met de neo-Platonische 'nature plastique' is het niet beter gesteld.

Alle thans levende dieren zouden nakomelingen zijn van één oerdier (prototype) dat zich onbegrensd variërend voortplantte – een veronderstelling die tevoren door Buffon uitvoerig besproken was – maar de uniformiteit van het dierenrijk is een veel minder belangrijke wet dan de diversiteit.

Terwijl Leibniz elk transformisme afwees, riep Maupertuis de Mozaïsche boeken te hulp om diversiteit tengevolge van transformisme te verdedigen.

Système 1751 (ed. 1756), 6: 148-149: 'Zou hierdoor niet verklaard kunnen worden hoe uit de twee enige individuen de vermenigvuldiging tot de meest verschillende soorten heeft kunnen volgen? Zij zouden hun eerste oorsprong te danken hebben aan niet meer dan enige toevallig beschikbaar gebleven individuen (*productions fortuites*) waarvan de elementaire deeltjes hun ordening binnen het ♂ en het ♀ ouderlijke dier niet vasthielden. Elke graad van afwijking (*degré d'erreur*) zou een nieuwe soort gemaakt hebben en vanwege herhaalde afwijkingen zou de oneindige ver-

scheidenheid van de dieren die we tegenwoordig zien tot stand gekomen zijn, die misschien in de loop der tijd nog zal toenemen of waar de voortgang der eeuwen niet meer dan onmerkbare (imperceptibles) toevoegingen aan zal bijdragen.'

Door uitwendige invloeden verworven eigenschappen zijn erfelijk, maar het milieu is niet beslissend (zoals Buffon dacht).

'Het toeval, zou men mogen zeggen, heeft een ontelbaar groot aantal individuen voortgebracht. Een klein aantal bleek een lichaamsbouw te bezitten met organen die aan de behoeften van het dier beantwoordden. Aan een oneindig veel groter aantal ontbreekt het passende of de ordening en deze laatste zijn alle te gronde gegaan. Dieren zonder mond konden niet leven, andere die voortplantingsorganen misten verdwenen weer. De enige overlevende zijn de dieren die het passende en het goed geordende verkregen, zodat de soorten die we heden zien niet meer zijn dan het kleinste gedeelte van wat een blind lot (destin aveugle) voortbracht' (citaat Roger 1971: 471).

Dat had Empedokles (I.10) ook gezegd. Het verschilt van Darwins theorie door de verdwijning van diervormen aan een niet-levensvatbaarheid toe te schrijven en niet aan andere dieren. Maupertuis en Darwin zetten God als de bestuurder van evolutie aan de kant (blind toeval is de eerste oorzaak), maar Maupertuis beschouwde God ronduit als schepper van de levende natuur, de kosmos en de natuurwetten. Darwin, door zijn leer genoodzaakt God als een mythe af te wijzen (opium voor de bioloog), zal zich verschuilen achter dubbelzinnige uitspraken (XII.41,42).

Hoe behoedzaam men natuurverschijnselen moet interpreteren toonde Maupertuis aan door deïsten opmerkzaam te maken op giftige planten en schadelijke dieren, die de Natuur ongemoeid liet voortbestaan. Dit wijst allerminst op Gods goedertierenheid.

De lezer kan zich toch gerechtigd voelen te denken dat God de natuurwetten met inbegrip van toeval schiep (model Malebranche; XI.21) en Maupertuis trachtte de aanwezigheid van die voor de mens nadelijke levende wezens dan ook niet nader te verklaren.

Natuurwetten kunnen niettemin God voor ons verduidelijken. Iedere verandering, elke beweging voert de natuur uit met de geringste inspanning (la moindre quantité d'action). Licht volgt dus de kortste weg van de minste weerstand. Het axioma steunt op een Aristotelisch beginsel dat Ockham voor de wijsbegeerte formuleerde als de *lex parsimoniae* (p. 178). Deze wet doortrok de Westerse cultuur in vrijwel al zijn geledingen, in allerlei gedaante. Maupertuis constateerde dat alle dingen die van nature werkelijkheid worden blinde en onontkoombare wiskundige wetten gehoorzamen, zó doelmatig als het meest verlichte en meest van vooroordeel vrije inzicht zou eisen. Het bewijst de volmaaktheid van een Opperwezen dat de bewegingswetten maakte (1750).

Die wetgeving mogen en zullen wij bewonderen in de bewegingen van de dieren, in de plantengroei. De algemene natuurwetten leiden tot God, niet de gevolgen van die wetten die gewoonlijk ingewikkeld en moeilijk verklaarbaar zijn, dikwijls de wetten verbergen. God is wetgever, geen ambachtsman.

Geloven aan een *causa finalis* is een vergissing. Ook ontmoet men God niet door detailstudies van dierlijke organismen. Natuurwetten en die alleen maakten zelfstandig de organismen.

Toen de aarde nog jong was kwam materie door *generatio spontanea* tot leven; tegenwoordig mist de aarde dat jeugdige vermogen. Levende organismen vormen zich terwijl wij toezien en dit verleent voortplanting en erfelijkheid een bijzondere betekenis bij het zoeken naar natuurwetten.

De diversiteit en de doelmatigheid die de levende natuur kenmerken zou een regelmatige, hiaatloze *scala naturae* doen verwachten. Er ontbreken echter belangrijke schakels in de reeks. Zulke onderbrekingen moeten door cataclysmen (Gr.: *kataklysmos* = een vernietigende overstroming) veroorzaakt zijn (Cuvier zou later voor zijn katastrofentheorie hetzelfde woord gebruiken), mondiale rampen die diersoorten deden uitsterven, zoals de botsing van een komeet met de aarde. Het gevolg was dat de overlevenden alleen kwamen te staan, zonder vormverwante 'buursoorten', zodat zij ons vreemd en daarom zelfs wanstaltig kunnen toeschijnen. Bij de beoordeling houde men ook in gedachten dat:

'de varianten van het ras der mensen (les variétés du genre humain) niet zo maar herleid kunnen worden tot blank en zwart. Er zijn duizend andere. Kenmerken die ons bij het zien het meest treffen hebben van nature misschien niet meer betekenis dan die we ternauwernood bespeuren. Als men beslissende experimenten zou kunnen doen, kon wel eens blijken dat het even zeldzaam is dat een blauwogig kind voortkomt uit voorouders die alle donkerogig waren, als dat een blond kind uit negerouders zou geboren worden.'

Mechanistische verklaringen van bevruchting en embryovorming leiden tot niets en de materie-affiniteiten strekken evenmin tot een bevredigend inzicht. In *Système* van 1754 verklaart Maupertuis dat zijn meningen van tien jaar geleden dringend herziening behoeven. Affiniteiten, vergelijkbaar met Newtons zwaartekracht, of een algemene en uniforme kracht die blind te werk gaat (uniforme et aveugle) kan nog het allereenvoudigste organisme niet vormen.

'Een uniforme en blinde aantrekkingskracht die zich overal in lichaamsmaterie (toutes les parties de la matière) bevindt, is ontoereikend om te verklaren hoe die materiedeeltjes zich rangschikken om het lichaam te vormen, zelfs met de allereenvoudigste structuur. Indien alle materiedeeltjes dezelfde stuwkracht bezitten, dezelfde kracht om zich met elkaar te verenigen, waarom zouden dan deze een oog vormen en gene een oor? Waarom die bewonderenswaardige rangschikking? En waarom verenigen zij zich niet alle zoals het maar uitkomt? Indien men iets hierover wil zeggen dat begrijpelijk is, ofschoon dat niet anders dan vergelijkenderwijs (quelque analogie) kan, moet op een of ander intelligent bestuur een beroep gedaan worden (quelque principe d'intelligence), iets dat lijkt op datgene dat we streving (désir), afkeer (aversion), geheugen (mémoire) noemen.'

Leibniz had zijn monaden (VII.1) voorzien van een entelechie (principe vital) en van een waarnemingsvermogen (ontvankelijkheid: faculté de percevoir), en omschreef dit krachtencomplex als *vis activa corporis*, het levensagens. Daar sloot Maupertuis zich bij aan met dien verstande, dat Leibniz dat agens aan een substantie, een (onstoffelijke) materiedrager toekende en Maupertuis aan de materie zelf, namelijk aan deeltjes van de zaadmaterie (semence) die het wezenlijke van het dier (essence de l'animal) zijn, die na de lichamelijke dood overleven en die de kracht behouden te gelegener tijd een nieuw lichaam van dezelfde soort in te richten of, op de lange duur, van een andere soort. De hypothese is niet alleen een loot van Leibniz' monadenleer maar tegelijk een schakel naar Weismanns theorie, honderdvijftig jaar daarna, en vlijt zich aan tegen Thomas van Aquino's uitspraken over materie en *causa formalis* (XI.17).

Zonder de hypothese dat alle materiedeeltjes een gemoedstoestand bezitten, iets dat op streving, afkeer en geheugen lijkt onder leiding van een voorzienigheid (principe d'intelligence), zijn bevruchting en embryovorming volstrekt onbegrijpelijk, houdt Maupertuis zijn lezers voor. Het instinct van de materiedeeltjes vergelijkt hij met het instinct dat

dieren beweegt te zoeken wat van voordeel is, en het schadelijke doet ontvluchten.

Roger (1971: 483–484) citeerde:

Systeme 1751 (1756): 'De passende elementen (éléments) voor de vorming van het foetus zwemmen (nagent) in de zaadvloeistoffen van het ♂ en het ♀ dier en ieder element onttrokken (extract) aan het lichaamsdeel dat gelijk is aan hetgene dat het moet vormen, bewaart een soort herinnering aan zijn herkomst en zal dit verleden zo vaak hij dit kan weer opnieuw actualizeren, door hetzelfde gedeelte in het foetus te vormen.'

In weinig woorden: om planten en dieren te vormen moet de materie beschikken over uitgebreidheid, ondoordringbaarheid, beweeglijkheid, aantrekkingskracht en bovendien aantrekkende krachten die andere wetten gehoorzamen (attractions qui suivent d'autres lois). Voor natuurverschijnselen moet bovendien één regel geëerbiedigd worden: zo weinig mogelijk principes (beginselen, oorzaken) en deze principes moeten zo eenvoudig mogelijk zijn. En zo ontwierp Maupertuis zijn bio-monade (monade physique).

Een sluimerende ontvankelijkheid (sensibilité sourde) is materie eigen en verklaart zijn gedrag. Zodra men aan dieren hetzij intelligentie hetzij instinct toekent, betoogde Maupertuis, moeten materiedeeltjes die geestkracht ook bezitten. Als uitgebreidheid (van materie) en gedachte (pensée) niet meer dan eigenschappen zijn, is er geen beletsel deze ook aan materiedeeltjes toe te kennen, ook al begrijpen we deze kwaliteiten niet. Materie gehoorzaamt de zwaartekracht en die begrijpen we ook niet, maar we leren zijn bestaan kennen uit de natuurverschijnselen. Evenzo tonen de levensuitingen ons de denkkraft van de materie aan.

Elk materiedeeltje is met de intelligentie begiftigd die nodig is om de bijzondere rol in het dierlichaam, die het wegens zijn natuur toevalt, te vervullen. Men mag besluiten, verzekert Maupertuis, dat zo'n universele materie-intelligentie directer en beter dan welke andere theorie ook, ons over God leert.

De 'monades physiques' worden organismen; zij vertegenwoordigen de integraalrekening in de biologie, een veelheid die één wordt. De samenstellende deeltjes zijn in levende wezens niet meer afzonderlijk herkenbaar.

Systeme, ch. LI: 'Terwijl de materie in staat van vloeibaarheid verkeert, zal elk element zich op de passende manier plaatsen om lichamen te vormen die de sporen van hun vorming niet meer tonen. Zoals een leger op enige afstand gezien zich voor onze blikken als een groot dier voordoet en zoals een bijenzwerm ons toeschijnt een individueel lichaam te zijn nadat de bijen zich verzameld en aaneengesloten hebben rondom de tak van een of andere boom, een lichaam dat op generlei wijze gelijkt op de individuen die het gevormd hebben.'

Alle percepties van de verzamelde elementen worden, dacht Maupertuis, één bewustzijn dat veel sterker en volmaakter is dan de elementairpercepties afzonderlijk. Het bijzondere 'ik-gevoel' (sentiment particulier du soi) van het individuele element verdwijnt. We herinneren ons daar niets van. Omdat de vereniging van de elementen een heterogeen geheel ten gevolge heeft, zal een bepaald gedeelte van ons lichaam de verzameling van elementen zijn met het geestvermogen dat we 'gedachte' noemen en andere verzamelingen zijn de gevoelens.

Ziel, zoals Leibniz met materie wilde verbinden, wees Maupertuis van de hand. Wellicht mag de ziel van de mens begrepen worden als het totaal van de intelligent waarnemende materiedeeltjes. Hij schreef in 1752 in een 'brief' (Lettres, no 5) over de diereziel (Sur l'Âme des Bêtes) dat de herleiding van alle dierlijke handelingen tot mechanistische drijf-

veren bewijst dat dieren een ziel moeten bezitten, want het bewustzijn van zichzelf verhindert een volkomen mechanistisch handelen en daarom hebben zelfs planten enigermate een ziel [Aristoteles]. Daarmee was Platoon tevreden gesteld en Aristoteles' conclusie over de planteziel – die gebaseerd is op heel andere argumenten – onderschreven.

‘Wie zou weten of al die zielen een gradatie (gradation) volgen die gelijkgesteld kan worden met de gradatie [de *scala naturae*], die we menen te zien in de verschillende bezielde lichamen? Wie zou weten of zij slechts verschillen binnen dezelfde groep (même genre) door een wat mindere of meerdere mate van volmaaktheid, of ook dat sommige diervormen die zo geheel anders geaard zijn dan ons organisme, zoals schelpdieren en insekten, minder volmaakte zielen hebben of daarentegen zielen van een zeer sterk verschillend karakter (nature fort différente)?’

Om van de natuurlijke historie in waarheid een wetenschap te maken moet men de bijzonderheden van de dieren niet onderzoeken, maar zich toeleggen op de ontdekking van de algemene natuurverrichtingen (procédés généraux de la Nature), verklaarde Maupertuis in hetzelfde jaar (1752).

Dat konden De Réaumur en Buffon zich voor gezegd houden, terwijl de laatstgenoemde nog wel vaderlijk-vriendelijk – ofschoon hij tien jaar jonger dan Maupertuis was – Vénus Physique begroet had. Buffon berichtte (in Hist. Naturelle) dat de schrijver de eerste auteur was die een begin maakte met een benadering van de waarheid. Sinds men zich met ovisme en animalculisme beziggehouden had was die waarheid meer en meer uit het oog verloren, maar in Vénus Physique treft men ‘algemene inzichten (vues générales) aan die zich niet oneindig ver verwijderen van de standpunten die ik te kennen gaf (idées que j’ai données).’

De overwegingen van Maupertuis over bevruchting en erfelijkheid zijn een knooppunt van de ontwikkelingslijnen tussen de Oudheid en de huidige biologie. Enige bindingen met het verleden en met de toekomst heb ik aangeduid; er zijn er meer.

Maupertuis is een schoolvoorbeeld van deïstisch materialisme. Zijn verzameld werk verscheen in 1756 (vier delen). P. Brunet schreef een tweedelige Maupertuis in 1929; Roger (1971) een pakkend overzicht van zijn biologie.

10. De geschiedenis van de zaaddiertjes

Voor het volgende ontleende ik veel gegevens aan Cole's gedetailleerde overzicht (1930) en aan Roger (1971). De hierna voorgestelde conclusies zijn voor mijn rekening.

Van Leeuwenhoek, in samenwerking met J. Ham, ontdekte in augustus 1677 het zaaddiertje (p. 316–317). Misschien komt anderen de primeur van publikatie toe – ik noem Christiaan Huygens en Hartsoeker – want het Journal des Sçavans van 1678 kan eerder verschenen zijn dan de Philosophical Transactions voor december 1677 – februari 1678 (no. 142, gedateerd 1679). De door Grew vertraagde publikatie van Van Leeuwenhoeks brief mag en kan de naam Van Leeuwenhoek echter niet schaden.

Voor vrijwel elke grote ontdekking wordt, achteraf, prioriteit bestreden, opgeëist of vurig verdedigd. Nutteloos zijn deze schermutselingen niet geheel, want het stimuleert de belangstelling voor allerlei details en aspecten aan de ontdekking verbonden (onder meer voorlopers, bijdragen van anderen). In feite is slechts het tijdstip van belang als merkteken in de ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie.

Hier wil ik bij aantekenen dat Hippokrates de zaaddiertjes niet ontdekt heeft, ook al

deed J.M. Gesner (1691–1761) in 1737 een heroïsche poging om aan te tonen dat zijn redenering in *De Dieta I* dit oordeel wettigden. Hippokrates' *psuchai* zijn, zo wilde Gesner zijn lezers doen geloven, eigenlijk de zaaddiertjes. Gesner was een kenner van de biologie van de Oudheid, een aanhanger van de *panspermie*-leer (p. 29), die hij benutte om regeneratie (hergroei van afgesneden salamanderledematen) te verklaren. Gesners kennis van zaken maakte dat hij, na Van Leeuwenhoek, *psuchai* als zaaddiertjes interpreteerde. Hippokrates had van zulke wezentjes geen flauw vermoeden en Platoon (p. 39) evenmin.

L. von Hammen (1652–1698) was het zeker ook niet. Haller, die hem als ontdekker aanwees (1765), verwarde de naam van de Danziger arts met die van J. Ham (p. 316).

De vrienden Huygens en Hartsoeker behoren tot de eersten die ooit zaaddiertjes onder ogen kregen. T. Bartholin (V.30) zag ze eveneens in 1678, maar kwam niet onder de indruk (p. 322). Hooke die zaaddiertjes tevergeefs in lammetjes en in een heel jong haantje zocht, kon ze de leden van de Royal Society in juli 1679 toch tonen.

Zwemmen de gestaarte bolletjes die Van Leeuwenhoek beschreven en getekend had, op eigen kracht in de zaadvloeistof? Een cruciale vraag, want in dat geval zijn het (zich verplaatsende) levende wezentjes.

M. Schuring (?–1733), auteur van een historie van de opvattingen over de zaadvloeistof (1720), meende dat Van Leeuwenhoek bewegende draadjes voor diertjes had aangezien, bewegingen die door het werkzame, activerende bestanddeel van de zaadvloeistof veroorzaakt worden.

Toen Lieberkühn (Leiden, 1737) met behulp van zijn verbeterde microscoop Linnaeus zaaddiertjes *in semine masculino* liet zien, oordeelde Linnaeus dat levenloze oliedruppeltjes in het spel waren; de eigen beweging is gezichtsbedrog. Linnaeus liet zijn leerling J.G. Wahlbom een vergelijking uitwerken (*Sponsalia Plantarum*; 1746) van bevruchtungsver-schijnselen bij planten en bij dieren (X) en de dode oliedruppeltjes werden opnieuw als argument genoemd. Veel later kwam een andere leerling van Linnaeus, C.L. Ramström (1759), die beslissing nogmaals bevestigen. Men ziet geen zaaddiertjes maar oliedruppeltjes in de vloeistof die door temperatuurinvloeden in beweging worden gezet, berichtten Ramström en Linnaeus.

Buffon die de microscoop ongaarne en zelden hanteerde en dan nog met gering profijt – hij had slechte ogen – werkte nauw met Needham samen als het om kleine organismen ging. Hij nam Needhams waarneming en oordeel ongewijzigd over (1749).

Na de zaaddiertjes van de mens, de hond, het konijn, de ram en van vissen in ogen-schouw te hebben genomen (Needham als gids), maakte hij bekend dat geen diertjes in het spel waren, ook geen dierachtige organismen, maar klontjes organische moleculen die op diertjes lijken. Hij verklaarde te hebben gezien hoe slijmige en draadachtige bestanddelen van het sperma zich als *animalcula* rangschikken. Buiten het lichaamsweefsel vormen de *animalcules* zich, nemen toe in aantal, worden groter en beweeglijker. De draden worden staarten met koppen, de koppen verliezen de hinderlijke staarten en bewegen daarna vlugger, kunnen vorm en afmeting wijzigen en door splijting nemen zij in aantal toe. Zelfs herinnert Buffon zich dat hij in 1748 aan Daubenton en aan Needham *animalcula* kon tonen in de Graafse follikels van een loopse teef die nimmer gedekt was. Het was, bekend Buffon, een waarneming die Van Leeuwenhoeks vondst van '1685' verre overtrof.

De twee als getuigen genoemde medewerkers van Buffon hebben nimmer bezwaar gemaakt tegen zijn bewering die inderdaad de mededeling van Van Leeuwenhoek verre overtrof, want Buffon beweert ontegenzeggelijk dat de organische klontjes zowel in ♂ als in



Fig. 52. Titelpagina van *Arcana Naturae Detecta* (Geheimenissen der Natuur Ontsluierd). Het boek verscheen in 1695 bij Hendrik Croonevelt, uitgever in *Delphis Bataavorum*, het Delft van de Bataven. Bedoeld wordt Delft, waar de schrijver, Antoni van Leeuwenhoek woonde en werkte (V. 28). Het orakel van Delfi in Griekenland onthulde geheimen.

Links beneden: een vrouwefiguur die Gaia kan voorstellen, Moeder Aarde. Zij was in de vroegste geschiedenis de godin die het orakel van Delfi bestuurde. Zij houdt een zonhoofd omhoog, een symbool dat op alchemistische plaatjes dikwijls voorkomt, bij voorbeeld in het verzamelwerk *Occultae Philosophia* (1613) waarin ook werk van Basilius Valentinus (figuur 48) was opgenomen. Het zonhoofd heeft allerlei betekenissen en doelt hier op de aan het licht gekomen wetenschap.

In haar andere hand heeft Gaia een ganzepen, waarmee Van Leeuwenhoek zijn brieven schreef. De hand rust op een boekje; op de opengeslagen bladzijde staat de naam van de tekenaar (T. van Schaak). Of die al dit moois bedacht heeft, weet ik niet.

Rechts beneden een man die het kapje van de geleerden draagt en nadenkend door zijn briljetje een esculaapslang bekijkt. Het is zeker een medicus, gekomen om de nieuwigheden te vernemen.

Rechts op de achtergrond een duistere stakker met houten been die dus moet strompelen en die, omdat hij geblinddoekt is, het licht niet kan zien. Hij wordt geleid door een dame uit klassiek milieu die een gekroonde staf draagt.

Tegen de toonbank leunt, denk ik, Argus Panoptes, de honderdogige Argus (de japon is met ogen bezaaid) en zij kijkt door een vergrootglas van het model dat Van Leeuwenhoek gebruikte. Een stralend oog in de hemel verschafft het benodigde licht. De dame of heer achter de toonbank luistert naar de mededelingen die Argus doet omtrent het waargenomene, een boek in de hand.

Dit heeft betrekking op het studiemateriaal op de toonbank. Vissen, een kreeft en een heel stapeltje planten en dieren. Het ontdekte wordt verder geleid naar Artemis (boven links) die de heerseres over alle dieren is en op de arm een valk draagt (jacht), een vogel met scherpe ogen.

Onnodig de hutspot nog verder te detailleren. De prent moet voorlichten over de inhoud van het boek, is een lofprijzing van de in hemels licht onderzoekende auteur, en richt zich tot in de classicistische symboliek goed geschoolde lezers. (Biohistorisch Instituut, Utrecht.)

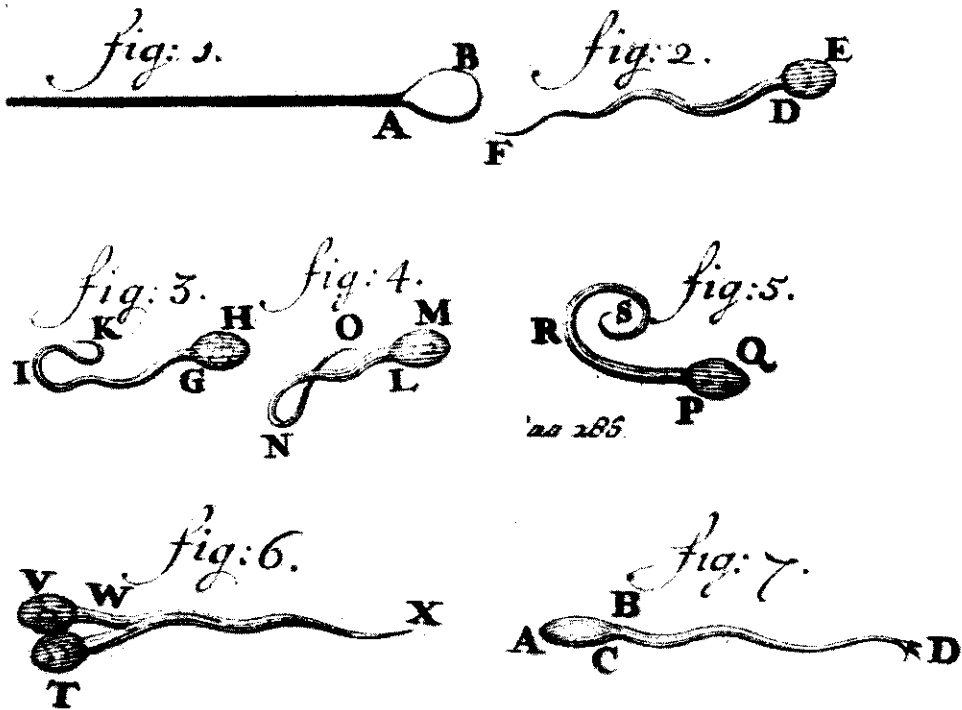


Fig. 53. Met behulp van zijn microscopen (p. 290) kon Van Leeuwenhoek in het sperma van de mens en van allerlei dieren de aanwezigheid van (bewegende) zaaddiertjes (*animalcula*) aantonen (1677, 1679; p. 319). Hij maakte tekeningen (figuur 1 en 6 hebben betrekking op de mens, en 2-7 op het schaap) en zij werden (na controle door Hooke) samen met zijn klassieke brieven over zijn waarnemingen gepubliceerd door de Royal Society in Londen. Enige aantekeningen over de opschudding, theologische en biologische ontsteltenis, die zijn vondst teweegbracht staan vermeld in IX.13.

♀ *semen* aanwezig zijn en daarmee laat hij de antieke traditie van de twee zaadvloeistoffen in volle omvang herleven. Overigens verwezen in zijn tijd (en tot het einde van de 18e eeuw) de onderzoekers van de *animalcula* gewoonlijk naar *semen masculinum*, een benaming die mag men geloven, gegeven werd ter onderscheiding van *semen femininum*, en men schrijft het *semen femininum* bepaald geen zaaddiertjes toe.

Het ontging Buffon niet dat zijn betoog naadloos bij de leer van *generatio spontanea* aansloot en hij steunde Needhams oordeel dat *animalcula* en *infusoria* niet wezenlijk van elkaar verschillen: het zijn de primaire ophopingen van organische deeltjes, een eerste stap naar levende organismen. Vergevensgezind ten aanzien van degenen die de ware staat van zaken niet hadden begrepen, noteerde Buffon later nog (1776) dat de microscoop meer dwalingen veroorzaakt dan waarheden onthuld heeft.

Hoe dan ook, onvoltooid of werkelijk levend, de vraag of, en zo ja welke, functie de *animalcula* hebben eiste een antwoord.

In 1683 was Van Leeuwenhoek tot de overtuiging gekomen dat elk dierindividu uit een *animalculum* opgroeit, een mannetje uit een ♂ *animalculus* en een vrouwtje uit een ♀ *animalcula*. Bij de mens en bij de hond zijn de ♂ *animalcula* iets groter dan van andere dieren. Of zij zich vermeerderen? Zeker wel, maar hoe? Van Leeuwenhoek vond hier geen duidelijk antwoord op (1699); misschien op de manier van bladluizen (*Aphis*), misschien is hun verschijnen te vergelijken met het kuitschieten van vissen. Voor het overige: een *animalculum* is het (toekomstige) dier in zijn geheel, voltooid, al hoeft dit niet zichtbaar te zijn. Door aanwas van alle lichaamsdelen ontstaat het volwassen dierlichaam. Harveys theorie dat het ei (*ovum*, *conceptus*) het organisme zou voortbrengen, was een vergissing en hij dwaalde bovendien met te besluiten dat sperma de uterus niet zou bereiken (p. 273–274).

Doelend op een kippeï schreef Van Leeuwenhoek (1683) dat één van de *animalcula* door een tevoren al aanwezige porie het ei binnendringt om daar op de dooier voorraad te teren, totdat het broeden begint. Het ei blijft steriel als geen van de *animalcula* slaagt de toegangsporie te vinden en dat zou een reden kunnen zijn voor het onnodig groot schijnende aantal. Het laat zich veronderstellen dat Van Leeuwenhoek slechts één *animalculum* in een kippeï toeliet omdat, als enige tegelijkertijd zouden binnendringen, hun latere groei ernstige ruimteproblemen zou teweegbrengen.

De *animalcula* moeten dus het ei bereiken, bij een kip, maar ook bij zoogdieren. Bereikt sperma de uterus? In 1685 bewees Van Leeuwenhoek de aanwezigheid van levende *animalcula* in de uterus van een hond na paring. Zoogdiereieren kon hij niet vinden in de uterus. Vermoedelijk omdat, zegt Cole (1930: 166), hij geloofde dat de Graafse follikel het zoogdierei was en hij dus niet zocht naar het zoveel kleinere 'ei'. Ik denk dat Van Leeuwenhoeks mening dat een *animalculum* een dier oplevert (gevoed in de uterus en dus zonder bijstand van een 'ei') hem van het zoeken naar een 'ei' afhield.

Alle *animalculisten* – en velen die de leer niet aanhingen – erkenden dat *animalcula* essentieel zijn om tot voortplanting te geraken, dat zij een stoffelijk begin van een nieuw organisme zijn. Van Leeuwenhoek kreeg steun. G.D. Lipstorp publiceerde in 1687 zijn inaugurele rede als bijval voor het *animalculisme*. G. Garden (1649–1733) kon de vraag die rees over de solitair binnendringende *animalculus* eenvoudig oplossen. Het puntje in het kippeï (*cicatricula*; zie Fabrizio, p. 266) waar de *animalculus* zich gaat nestelen is zo klein dat er slechts plaats voor één is (1691). Hartsoeker verzekerde in 1694 dat als een zaaddiertje de enige porie die elk ei bezit, gepasseerd is, de porie zich sluit. Later, in 1708 wilde hij weliswaar het sluiten van de porie niet ontkennen, maar kon toevoegen dat overi-

gens in de *cicatricula* maar voor één zaaddiertje plaats is.

Kan nu zo'n nietig wormpje het begin van een mens zijn?, vroegen E.F. Geoffroy (1672–1731) en C. du Cerf zich af. Kan het bevruchten en voortplanting teweegbrengen? Zij verrichtten in 1704 een eenvoudig en gericht onderzoek en toonden aan dat bij jongens, oude en steriele mannen geen of slecht ontwikkelde of slechts weinige *animalcula* worden aangetroffen, terwijl van volwassenen in de beste levensjaren de *animalcula* overtalrijk en uiterst actief zijn. Het is een overtuigende aanwijzing dat zij inderdaad met voortplanting te maken hebben. Het ontzenuwde de spotternij van C.D. de Launay, die in 1698 Van Leeuwenhoeks *animalcula* op de korrel had genomen. Hoe kunnen die iets met voortplanting te maken hebben? Een legerschare wormpjes bestormt één ei. Dat ont-aardt in een gevecht waarin de sterkste worm alle andere moet verslaan. En als hij die strijd achter de rug heeft moet hij nog fut en vaart genoeg hebben om de *cicatricula* binnen te trekken. Of moeten we soms geloven dat die horden wormpjes daar bijeenkomen om de triomf van een hunner bij te wonen, die eerbiedig de *cicatricula* binnen gelaten wordt ten koste van hun eigen ambities? Leuk bedacht, maar Listers bezwaren waren serieuzer.

Diens kritiek op Van Leeuwenhoek heb ik al gedeeltelijk vermeld (p. 302). Lister besloot dat de functie van de *animalcula* is tot paring te stimuleren. Allerlei wormpjes komen ook wel elders in het lichaam voor en daarom is het niet noodzakelijk dat deze *animalcula* van wezenlijk belang voor voortplanting zouden zijn. Mensen worden het zeker niet (1709).

Deze laatste tegenwerping is niet sterk. Van Leeuwenhoek zou op de vraag hoe hij wist dat *animalcula*, van bouw ongewijzigd, in omvang toenemen totdat zij volgroeide mensen of dieren zijn, geen bewijs hebben kunnen aanvoeren. Zijn opvatting resulteerde uit zijn religieuze overtuiging. Listers bewering dat zij zeker geen mensen opleveren staat op hetzelfde niveau. Hij wist evenmin waarom niet; de gedachte stond hem niet aan en argumentatie werd overbodig.

Listers gevoelens vonden weerklank. A. Vallisnieri erkende volmondig dat de *vermicelli spermatici* weliswaar overtalrijk aanwezig zijn, maar als functie hebben ze sperma vloeibaar te houden, klonteren te voorkomen waardoor de levenwekkende krachten in het zaadvocht zich onbelemmerd kunnen doen gelden (1721). A. Maître-Jan (1650–?), een jaar later, ging niet zo ver. Hij kon de *animalcula* niet vinden, maar sprak het vermoeden uit dat zijn slechte microscoop daar oorzaak van is. Hij wilde wel aannemen dat ze er zijn, maar vroeg zich af waarom ze dan een wezenlijke rol bij de voortplanting zouden spelen? P.L.M. de Maupertuis onderschreef in 1744 Vallisnieri's uitspraken, maar wilde een detail toevoegen: De *animalculi* mengen de twee zaadvloeistoffen door en door en dit bevordert embryovorming.

P. Lyon(n)et (1707–1789), een volijverige en bekwame natuuronderzoeker, ingenomen met F.C. Lessers (XI.29) *Insecto-theologie* (in 1738 verschenen) verzorgde de Franse uitgave van dat boek. *Theologie des Insectes* verscheen in 1742, en dit gaf hem de gelegenheid zijn meningen te uiten over *animalculi*. Hij wees erop dat niet alle dieren die tot bevruchting in staat zijn tevens *animalculi* in het zaadvocht hebben. Voortplanting slaagt soms ook bij afwezigheid van *animalculi* die dan ook zeker niet het begin van een nieuw organisme zijn maar vermoedelijk een gevolg van bevruchttingsverschijnselen. In vruchtbare zaadvloeistof vinden zij een milieu dat hen tot vermeerdering aanzet terwijl steriel sperma ze niet past. Lyonet gaf een voorbeeld. Dikwijls treffen we in wijn zijn talloze kleine slangetjes aan die echter nooit in de wijn voorkomen waaruit de azijn bereid wordt. De slangetjes [aaltjes] maken de azijn niet, maar deze is voor hen een gunstige omgeving. Boven-

dien constateerde Lyonet dat in allerlei lichaamsdelen (huid, mond, bloed) *animalculi* leven. Het zijn steeds onschadelijke parasieten die evenmin als *animalculi* enige relatie met bevruchting hebben.

Een Engelse arts, R. James (1707-1776), ondersteunde Lyonets conclusies in 1745. In een artikel over voortplanting (A Medicinal Dictionary II) verweet hij Van Leeuwenhoek romantische gevoelens over *animalcula* te koesteren. In vers sperma treft men ze nimmer aan, wel daarentegen in bedorven zaadvloeistof: het zijn rottingsprodukten. Mag men Gods voorzienigheid die zich in alle natuurlijke voortbrengselen openbaart bij zijn schoonste schepping op rottingsprodukten betrekken? De geringe waardering voor de *animalcula* wordt nog door M.C. Procope-Couteau (1684-1753) overtroffen. Deze schreef in 1748 een voorlichtende beschouwing met de titel L' Art de Faire des Garçons (hereditie 1755). Hij weet te berichten dat de *animalculi* tijdens coitus ontstaan en dadelijk daarna sterven. Hij maakt grapjes over hun mogelijke functie (*motus titillativus*), die in een ernstig historisch verslag zouden misstaan, maar die teruggrijpen op zeer oude onderstellingen van o.a. Aristoteles.

Van Leeuwenhoeks leer van het zaaddiertje bleef aantrekkelijk. Er was een wonderlijke overeenkomst met het betoog van Paracelsus, die wilde fantast (p. 215-216). Een onvolgroeid mensje, de *homunculus*, kon in een fles sperma geteeld worden, voorzichtig met heimelijke kracht uit bloed gevoed, na veertig dagen en veertig weken bij gelijkblijvende, matige warmte. Dat stemde verbazend goed overeen met de levensloop van Van Leeuwenhoeks prenatale *animalculus*. In de 18e eeuw kwam dan ook het *animalculum* bij veel auteurs onder de naam *homunculus* - het woord stamt van Cicero - ter sprake.

Lieberkühn overtuigde Linnaeus niet, maar bespeurde zelf de vorm van het volwassen dier wel degelijk in de vorm van het zaaddiertje. Slak-*animalculi* kruipen zoals een slak, hebben de langgerekte contour van een slak en missen, zoals een slak, de ruggegraat. De schildpad met zijn starre ruggegraat heeft een *animalculus* met de staart vóór aan de kop, want hij kan zijn hals wèl bewegen. Toch zwemt de schildpad-*animalculus* niet alleen achteruit, want de staart maakt ook klauwende bewegingen zodat het diertje toch vooruit komt (1751).

In Parijs verdedigde de hoogleraar in de medicijnen J. Astruc (1684-1766) voor een aandachtig gehoor van studenten, Van Leeuwenhoeks bevindingen. Evenals de ontdekker constateerde Astruc een grootteverschil tussen ♂ en ♀ *animalculi* en meer nog; hij bevestigde dat zij gevormd zijn zoals de volwassen dieren waarvan zij het begin zijn. Dat maakte hij tijdens zijn colleges van 1740 en 1767 bekend. *Animalculi* zijn van het grootste belang bij voortplanting. Ze komen nergens anders dan in sperma voor en van zeer jonge of zeer oude dieren zijn ze bewegingloos, of ze zijn daar afwezig. In 1765 publiceerde Astruc zijn waarnemingen en toelichtingen.

In dat zelfde jaar viel de kritiek van Haller (in zijn Duitse uitgave van Buffon) die veel leeg gepraat van tafel veegde. De onderstellingen van Van Leeuwenhoek en van anderen, dat *animalculi* door de lucht worden voortgebracht, naar sekse verschillen, dat zij copuleren en zich vermeerderen, dat kleine, nog onvolgroeide exemplaren voorkomen, dat ze vervellen, dat ze twee koppen kunnen hebben: het is alles onzin. Wel zijn zij een wezenlijk bestanddeel van de zaadvloeistof. Kinderen, lammetjes, steriele dieren, oude mannen en muilezels hebben ze niet, de overige dieren wel.

Omstreeks het einde van de 18e eeuw hadden de *animalcula* in de biologie een vaste plaats veroverd. Het liet zich niet meer ontkennen dat zij levende voorwerpjes zijn, uit-

gangspunt voor een nieuwe generatie van dezelfde diersoort als die hen voortbracht; zij hebben een karakteristiek uiterlijk, een korte levensduur en een gericht levensdoel. Wat is hun herkomst?

Die in *generatio spontanea* geloofden stelden de vraag niet, want zij hadden het antwoord al. *Generatio spontanea* in een dier of een mens is een natuurlijke zaak; denk aan het ontstaan van ingewandswormen. Aanhangers van de *panspermie*-hypothese behoeften de vraag ook niet te beantwoorden. Anderen deden een poging.

Spallanzani, een tegenstander van Buffon en Needham en van harte een aanhanger van Van Leeuwenhoek, wees na uitvoerig onderzoek op het feit dat *animalcula* zeker niet buiten het lichaam ontstaan en ook niet uit vezels in het sperma. Karakteristieke *animalcula* vindt men in de geslachtsorganen. Ze delen zich niet. Wat Buffon zag is niet met zekerheid vast te stellen, misschien allerlei ontbindingsprodukten. Spallanzani vermoedde dat de *animalcula* in het bloed kunnen ontstaan (1776). F. von Gruithuisen (1774–1852) was daar in 1812 zeker van.

Even krachtig als Spallanzani bekritiseerde W.F. von Gleichen-Russwurm (1717–1783) Buffons beweringen. In 1778 verklaarde hij dat in ♀ excreta met zekerheid *animalcula* niet voorkomen. John Hills systematische overwegingen (VIII.10) wees Gleichen-Russwurm eveneens volstrekt van de hand. Hill had in 1752 (*An History of Animals*) verzekerd dat de 'Lesser Animals called animalcules' tot de *Infusoria* of Parasieten behoren. Hij deed een (mislukte) poging om verschillende vormen *animalcula* te beschrijven (mens, amfibie, reptiel, insecten) en samen met *Vorticella* en ?*Euglena* zijn ze zes soorten, die samen het genus *Macrocercus* vertegenwoordigen. Gleichen-Russwurm rekende af met deze bedenksels. De microscopisten hebben de in ♂ zaadvocht levende diertjes goed beschreven en met infusoriën hebben ze niets uit te staan.

Daar dacht Blumenbach (VII.39) toch anders over. In 1779 liet hij weten dat de *animalcula* wel degelijk *infusoria* zijn. Het was echter een bijzondere groep die hij *Chaos spermaticum* wilde noemen, of desgewenst *Cercaria spermatica*.

Het jaar daarop erkende Blumenbach niet te begrijpen hoe filosofen en naturalisten leven en een eigen beweeglijkheid aan de *animalcula* hebben kunnen ontzeggen. Maar evenmin begreep hij hoe zij zulke diertjes in een dierlijk vocht de hoge rang van organismen of kiemen voor een volgende generatie konden toekennen. Merk op, raadde hij aan, dat nauw verwante dieren zeer verschillende *animalcula* bezitten en omgekeerd zeer verschillende dieren vrijwel dezelfde. Van kikker en salamander, bij voorbeeld, verschillen zij sterk en van mens en ezel zijn ze identiek. Bovendien komen in één druppel sperma *animalcula* van zeer verschillend uiterlijk voor. Van de *animalcula* van hetzelfde dier maakten de tekenaars duidelijk verschillende afbeeldingen. Ze hebben dus een variabele vorm en als het foetussen waren zou dat niet het geval zijn.

Senebier (VII.20) koos in 1785 partij voor Spallanzani: Buffon heeft ongelijk, want hij verwarde rottingsprodukten met *animalcula* en Van Leeuwenhoek heeft ook ongelijk, want zij spelen bij de voortplanting geen directe rol.

Een geheel eigen standpunt ontwikkelde G.R. Treviranus (1776–1837). Na in 1805 bekend te hebben dat hij niet in zaaddiertjes geloofde, verduidelijkte hij in 1833 dat zij bolletjes zijn die met de stuifmeelkorrels van planten vergeleken moeten worden. Als een staart slepen zij de resten van oppervlakteweefsel, waar zij gevormd werden, achter zich aan. Ze bewegen niet zelf maar door Brownse beweging. Kortom: *animalcula* zijn dierlijk stuifmeel. Dat was een gelukkige toevalstreffer. Treviranus vond in Frankrijk gehoor. In hetzelfde jaar betoogde Blainville (VII.29) dat de zaaddiertjes niet zelf bewegen. Zij ver-

plaatsen zich door stroming in het zaadvocht, dat warm en oplossend van aard is.

Ofschoon J.B.G.M. Bory de Saint-Vincent de 'zoospermes' als noodzakelijk voor bevruchting beschouwde, steunde dat oordeel slechts op de mening dat zij, al bewegend, een goede vermenging van de zaadvloeistoffen bewerkstelligen (daarom heeft hun eventuele afwezigheid steriliteit ten gevolge). Bovendien merkte hij op – alweer misschien bij gelukkig toeval – dat zij in de testes ontstaan (1823).

Het ware antwoord op de vragen naar herkomst en functie werd een jaar daarna, in 1824, gegeven door twee Franse onderzoekers, J.L. Prévost en J.B.A. Dumas (1800–1884). Zij herhaalden Spallanzani's experimenten (IX.16) – een dikwijls geslaagde bevruchting van paddeëieren met gefiltreerd sperma – en gaven een geheel andere interpretatie. Als zaadvocht werkelijk grondig gefiltreerd wordt en daarna vrij van zaaddiertjes is, is het steriel en het bevrucht niet, zoals Spallanzani en Bonnet (1777) dachten. Het filterresidu echter bevrucht. In *Histoire et Description des Animalcules Spermatiques* (Ann. Sci. nat. I: 1, 274) stellen zij vast dat zaaddiertjes van het grootste belang bij bevruchting zijn en misschien wel de doorslaggevende factor. Het zijn geen *infusoria*, geen parasieten, maar produkten van de geslachtsklieren waar zij gevormd worden. Zij ontstaan in het testisweefsel. Dumas bevestigde deze vondst nog eens met nadruk in 1825, maar kon lang niet iedereen overtuigen.

Bory zette het onderzoek voort (1827). De 'zoospermes' zijn *Entozoa*, een genus in de familie Cercariae, binnen de orde Gymnodeae en in de klasse *Microscopiques*. Ze komen alleen in ♂ sperma voor. Parasieten zijn het niet en in ontbindend sperma is geen leven te verwachten, evenmin als het leven kan laten ontstaan. Echter Cercaria zijn het ook niet, want ze zijn zijdelings samengedrukt.

De 'zoospermes' zijn zeker diertjes en dus worden ze niet afgescheiden. Zo ontstaan organismen niet. 'Zoospermes' ontwikkelen zich in *semen* zoals *Entozoa* elders in het lichaam, in slijmrijke delen (Oken, p. 649) en zij verschijnen in het *semen* als het zo ver ontwikkeld is dat zij nodig zijn. Na eenmaal zo veel beslissingen genomen te hebben, ontwierp Bory een harmonieus bestel van alle standpunten. *Animalcula* veroorzaken het orgasme door hun enorme aantal en beweeglijkheid [Aristoteles, Procope-Couteau], zij bevorderen de bevruchting door de zaadvloeistof naar het ei te stuwen [Vallisnieri], ze ontstaan in vers, levenskrachtig sperma [Needham, Von Baer] en uitsluitend in ♂ zaadvloeistof. In 1830 verklaarde Bory ten slotte dat de zaaddiertjes zich als kikkervisjes voortbewegen en voor bevruchting onmisbaar zijn.

Hier verwijs ik naar gegevens uit de 17e en 18e eeuw, elders in ander verband vermeld, met inbegrip van de capriolen die Dalempatius, Andry en d'Agouty zich veroorloofden (IX.12).

Anderhalve eeuw na Van Leeuwenhoeks bericht kon Sir E. Home (1756–1832) de kwestie uit de wereld helpen (1828). Hij had, naar de traditie van Harvey (p. 273–274) twee seizoenen herten in Richmond Park onderzocht en schreef dat Van Leeuwenhoeks beweringen over *animalcula* weliswaar veel averij hadden opgelopen, maar nog niet geheel vernietigd waren. Welnu, de *animalcula* zijn door de microscoop opgeroepen drogbeelden, anders niet. Harveys ovisme is de ware leer en Home beschreef het ei (*ovum*) van de mens en bemerkte niet dat hij het ei van een aasvlieg onder ogen had.

De meeste onderzoekers van de 17e en 18e eeuw waren minder negatief in hun oordeel over Van Leeuwenhoek. Hetzij levende, hetzij levenwekkende bestanddelen mocht men van nature toch in het sperma verwachten en de gestaarte bolletjes schenen toch met leven van doen te hebben. *Animalcula* waren, tevens, zeker niet strijdig met de leer van de

panspermie (VIII.5).

Desalniettemin bleef *aura seminalis* (XI.20) een mogelijkheid die krachtig, vooral door Italiaanse onderzoekers verdedigd werd. Roger (1971: 289) noemt voor West-Europa vijftien pleitbezorgers tussen 1682 en 1743. Aan die onvatbare aura-theorie had de hoogleraar in de medicijnen te Douai, Gardinius (= L. Dugardin = Hortensius) al in 1623 getornd met zijn onderstelling dat zaadvloeistof bevruchtende partikeltjes zou kunnen bevatten. P. Dionis (?1650–1718) dacht dat wellicht *animalcula* zouden kunnen ontstaan door de inwerking van (zaad)lucht op spermavezels. Ofschoon J.T. Needham zich eigenlijk bij Gardinius aansloot wist hij Van Leeuwenhoeks bevindingen min of meer met de partikeltheorie te verbinden. Needham zette uiteen dat in het *semen masculinum* zodra het vloeibaar wordt bevruchtende krachten vrij spel krijgen. Draadvormige, vertakte vezels breken en kluitjes dierlijk materiaal vormen zich. Zo ontstaan de *animalcula*. Aanvankelijk zijn die zogenaamde zaaddiertjes dus niet in sperma aanwezig. De kleverige vezelresten die bij wijze van staart achter de kluitjes aanslepen veroorzaken een onregelmatige trilling, waardoor het schijnt alsof de kluitjes zich voortbewegen. De *animalcula* zijn slechts bijprodukten, gevolgen van het samenspel van de levenskrachten in het sperma (1749).

Von Baer (1792–1826) was van mening dat *animalcula* Infusorie-achtige parasieten (Entozoa) zijn. Ze hebben geen wezenlijke binding aan hun gastheer en kunnen misschien wel iets bijdragen aan het slagen van bevruchting. Zij ontwikkelen zich als het *semen* tot volle rijping gekomen is en geneigd in zijn componenten uiteen te vallen; zaaddiertjes verschijnen op het voor bevruchting meest gunstige moment (1826). Von Baers benaming van de *animalcula* als *spermatozoa* dateert van 1827 toen hij die parasietjes met enig voorbehoud als verwant aan *Cercaria* beschouwde. Ze zijn echter een lager ontwikkeld organisme, want de mondopening ontbreekt.

Het zijn gewoonweg *Cercaria* verzekerde H. Cloquet (1787–1840) de lezers van het artikel *Spermes* in het eerste deel van de Dictionnaire des Sciences Naturelles in 1827. Ze bewegen zich met een zekere eigengereidheid op de manier zoals stukjes kieuw van schelpdieren die van trilharen voorzien zijn.

H.G.L. Reichenbach (1793–1879) wilde twee groepen organismen beschouwen als het eerste begin van het dierenrijk: bloedlichaampjes en spermatozoa (1829). Deze intuïtieve systematiek verdient als voorloper van evolutietheorieën na Darwin aandacht. De hypothese impliceert een vorm van symbiose (mutualisme) tussen lagere en hogere organismen, vergelijkbaar met de theorie dat mitochondriën en chlorophylkorrels in plantecellen, die aanvankelijk als autonome organismen geleefd zouden hebben, in de loop van de evolutie daar een onderkomen vonden en in hun nieuwe milieu een mate van onafhankelijkheid bewaarden (organellen).

Deze en dergelijke hypothesen hadden en hebben gevolgen voor biologische inzichten van een reikwijdte die het bestek van mijn overzicht te buiten gaat. Ik wil bij voorbeeld slechts herinneren aan Lorenz Oken (1779–1851), die onderstelde dat licht en elektriciteit (galvanisme) oceanisch slijm voortbrengen, slijm dat *Protozoa* (Urtiere) werd. Deze vestigden zich als infusoria in moederlijk bloed en dragen thans bij tot de embryonale groei, of anders, die zich als spermatozoa bij dieren of als pollen bij planten handhaafden. Von Naegeli (1818–1891), die door Darwin werd geïnspireerd, dacht dat zulke eerste levensvormen (Pro-biën) nog wel eens lijfelijk ontdekt zouden worden. De ontwikkelingsgeschiedenis van deze bio-alchemy mondde uit in holistische en evolutietheorieën van de laatste decaden van de 20e eeuw.

De eerste fase van de geschiedenis der zaaddiertjes werd door Von Kölliker (1817–1905)

afgesloten met zijn klassieke studie van 1841. De *Fila spermatica* zijn cellen die uit weefsel zich afzonderden en beweeglijk werden. Dat weefsel bevindt zich in de testis.

11. Bestuiving, bevruchting en kruisingen in de 18e en 19e eeuw

Toen in 1592 Alpino's boek verscheen, waarin stuifmeel werd aangewezen als de voor delvorming onmisbare bevruchtende materie (p. 211), verscheen tevens de algemene plantkunde van Adam Zaluz(i)ansky a Zaluzian (p. 401) die de sexualiteit van planten in hoofdstuk XXIV uiteenzette. Vrijwel alle planten zijn zowel ♂ als ♀ en de seksen gaan soms in één bloem samen en soms zijn zij per bloem gescheiden. Zijn beide seksen in één bloem aanwezig dan kan een plant zichzelf vermeerderen. Er zijn dieren die dat ook kunnen. Het zijn androgynen organismen. Als stuifmeel ontbreekt, vervolgt Zaluziansky, kan een ♀ bloem geen vrucht zetten en hij deelt mee, verwijzend naar Plinius, dat in zo'n geval stuifmeeltransport vereist is.

Aansluitend op Cesalpino's mening over stuifmeel ontwikkelde Malpighi (V.23) nog verder reikende gedachten: meeldraden onttrekken aan de voedende sapstroom stoffen die voor vruchtzetting nadelig zijn en wellicht zou bloeien met de (maandelijkse) zuivering van ♀ dierlijke organismen vergeleken mogen worden. Kortom, stuifmeel is een uitscheiding, meer niet; concept en vergelijking sloten keurig aan bij Aristoteles (p. 600).

Alpino's en Zaluzianskys publikaties konden Malpighi niet overtuigen, maar, in tegenstelling tot Malpighi, heeft Grew na lang aarzelen (p. 299, 401, 402) toegegeven dat stuifmeel een vruchtzetting teweegbrengt. Hij publiceerde in 1682 in de *Anatomy of Plants* tekeningen die hij gemaakt had van sterk vergrote stuifmeelkorrels.

Bij die gelegenheid wilde hij testikels en helmknoppen gelijk stellen: de vorm wijst dit uit. De stamper is evenzo met een dierlijk geslachtsorgaan te vergelijken. Malpighi's onderstelling, dat meeldraden plantensap zuiveren, steunt hij en deelt mee, dat bloem(kroon) en kelk zwavel- en zoutachtige stoffen onttrekken aan het sap en de meeldraden gasvormige. Zodoende kan het zaad meer olieachtige en andere profijtelijke stoffen verzamelen. Grew verbond dikwijls alchemistische gissingen aan zijn waarnemingen bij wijze van verklarende toelichting.

Grew stelde, zo fantaserende, een warrig verslag samen. Zodra de testikels van de meeldraden geopend zijn en het stijleinde zich heeft gespreid, zal *sperma vegetale* op de stempel vallen en zijn nakomelingen-verwekkende kracht op dat substraat overbrengen.

De Tournefort bleef tot zijn dood overtuigd (1708) dat meeldraden plantaardige filters en stuifmeel excrement (exsudation) zouden zijn. Kroonbladen wijzigen voedselbestanddelen in het sap dat, gezuiverd, de groeiende vrucht bereikt. Onnutte resten vloeien door de helmdraden en worden verwijderd met de afvallende helmknoppen. G. Pontedera (1688–1757), hoogleraar-directeur van de plantentuin in Padua, nam nog in 1720 het aloude standpunt in, ondanks de overvloedige gegevens als bewijs van het tegendeel, die beschikbaar waren sinds het einde van de 17e eeuw. Camerarius' proeven konden niet verhinderen dat Pontedera de stuifmeelbloemen van tweehuizige planten elke biologische functie ontzegde en verzekerde dat door de omzetting van nectar uit nabijgelegen klieren zaden in het vruchtbeginsel tot ontwikkeling komen. Bijen zijn schadelijk, want ze roven nectar en stuifmeel.

De Tourneforts opvolger, E.F. Geoffroy (1672–1731), had in Montpellier gestudeerd en studiereizen door Europa gemaakt. Geoffroy verwierp het oordeel van zijn voorganger.

Het stof uit de top van meeldraden, verklaarde hij in 1711, is geen excrement maar verricht een nobele taak, want op de stamper neergedaald maakt dit stof het zaad levenskrachtig (féconde) en voorziet het van een kiem. Hij kon daaraan toevoegen dat de vorm der stofjes per plantesoort verschilt en begeleidde die mededeling met twintig tekeningetjes. Dacht hij aan preformatie? Men mag het na zijn Dissertation over de zaaddiertjes (1704) die N. Andry in zijn handboek vertaald opnam (IX.13), vermoeden.

Waarom voerde de vast verankerde gewoonte dieren en planten als fysiologisch gelijken te beschouwen niet rechtstreeks tot de mening dat planten zoals dieren ♂ en ♀ zijn, niet slechts zo geaard, maar ook naar de vorm en dus voorzien van geslachtsorganen? Planten bezitten harten, spieren, aderen, ademhalings- en spijsverteringsorganen, waarom geen genitalia? Waarom werd bij voorbeeld niet naar Alpino, Zaluziansky, Bobart (p. 402) en Camerarius (VI.20) geluisterd? Waarom wekte de vaststelling, begin 18e eeuw, dat planten zich geslachtelijk vermeerderen dank zij functies van organen zoals dieren, zo'n verzet? Ten slotte bevestigde deze vondst de nooit ontkende leer van de biologische gelijkheid van plant en dier.

Van mogelijke historische beweegredenen kies ik de volgende. Dieren zijn beziel en het ♂ geslachtsproduct voert ziel met zich mee, onder meer vertegenwoordigd door de *causa efficiens* en/of de *causa formalis* bestemd om embryonaal werkzaam te zijn. Planten missen *psyche*, een ziel die beweger of vormer kan zijn, en daarom zal stuifmeel – zoals alle plantedelen – de zielkwaliteit van sperma missen en mag het dus niet als levensdrager of -brenger begrepen worden. Een andere reden hadden degenen die elk finalisme in de biologie wensten te ontkennen of te ontlopen. Zij konden stuifmeel elke bijdrage aan voortplanting ontzeggen. Voor hen verklaarden preëxistentie (voorbestaan) en preformatie, samen of een van beide, de verschijnselen; planten verschaffen zelfs bij uitstek goede voorbeelden ter ondersteuning van die theorieën.

Voorts was de voortplantingsbiologie van ongewervelde dieren (hermafrodiete organismen) aan het slot van de 17e eeuw zeer gebrekkig en onvolledig bekend. Dierlijke organismen bezitten (naar het scheen in grote meerderheid) een streng gescheiden geslachtelijkheid en twee individuen van dezelfde soort moeten zich verplaatsen en samenkomen om voor vermeerdering te kunnen zorgen. Planten zijn stationair, verplaatsen zich niet, en zodoende zouden twee seksen een zinloos verschijnsel zijn, *contra naturam*.

Ten slotte stond voor iedereen vast dat sedert de Hof van Eden kennis van geslachtelijkheid, ♂ en ♀, bedenkelijke gevolgen had, althans kon hebben. Dierlijk gedrag was nu eenmaal dierlijk gedrag en planten konden weliswaar volgens klassieke traditie en in overeenstemming met volksgeloof ♂ en ♀ zijn, maar zij leefden toch van sexuele smetten vrij. Zij vermeerderen zich gewoonlijk door zaden, vruchten en ook door uitlopers, knollen, bollen, stekken. Heel iets anders dan voortplanting van dierlijke organismen. Bloemen zijn rein, symbolen van het niet-dierlijke, van 'hogere' gevoelens.

Sebastien Vaillant (1600–1721), directeur van de Jardin du Roi, schoot op 10 mei 1717 om zes uur 's ochtends met zijn openingscollege plantkunde in de Botanische Tuin van Parijs, de vuurpijl af die het sein werd voor grootse ontwikkelingen in de biologie. Zijn eloquente, bloemrijke betoog, *Sermo de Structura Florum* verscheen nog hetzelfde jaar te Leiden in druk (1717–1718; waarschijnlijk door toedoen van Boerhaave). De volgende beschrijving van de bestuiving typeert zijn toespraak:

‘... de helmknoppen zijn heethoofden die niets anders schijnen na te streven dan het bevredigen van hun heftige driften, en zij voelen zich niet opgelucht aler zij

door een plotselinge stofwolk, rondom, na een gemeenschappelijke losbarsting, vruchtzetting veroorzaakt hebben. Op hetzelfde ogenblik *dat zij leven verschaffen* raken zij zozeer uitgeput dat ze zichzelf de dood op de hals halen, een onverwacht onheil.'

Dichterlijke en inspirerende taal die op stevige wetenschappelijke grondslag stond, maar bij lange na niet iedereen overtuigde. Pontedera's onoverkomelijke bezwaren (1720) heb ik genoemd. Antoine de Jussieu, hoogleraar aan de Jardin du Roi publiceerde in het jaar van Vaillants dood (1721) een verhandeling (*Dissertatio de Analogia inter Plantas et Animalia*), waarin de misslag planten tweeslachtigheid, of zelfs sexualiteit toe te schrijven, aan de kaak werd gesteld. Christian Wolff, de biofilosoof, schreef in 1723 dat in elke bloemknop kiemen aanwezig zijn en dat het sap ze naar de zaden en naar de stuifmeelkorrels vervoert. Met bevruchting hebben meeldraden niet noodzakelijk iets uit te staan.

Een visie op de natuur en op de bloembioologie zoals van Vaillant werd echter Linnaeus' jeugdinspiratie.

J.S. Rothman, die Linnaeus botanie leerde in het gymnasium van Växiö, wees hem op de bouw van de bloemen in relatie met voortplanting (1726), waarbij Vaillants toespraak als leidraad diende. Een manuscript met de titel *Praeludia Sponsaliorum Plantarum* (Inleiding tot de Plantenhuwelijken), dat Linnaeus in 1729 schreef en zijn beschermer de theoloog O. Celsius ter hand stelde, bleef wel bewaard maar ongepubliceerd. Het geschrift werd de voorloper van *Sponsalia Plantarum* dat als proefwerk van J.G. Wahlbom (1724-1808) in 1746 gedrukt in 1749 in de reeks *Amoenitates Academicæ* verscheen.

Vol overtuiging verdedigde Wahlbom de meningen van zijn leermeester Linnaeus, die zijn tekst nauwkeurig controleerde. De *Sponsalia* zijn deels een uittreksel van Linnaeus' vroegere publikaties vermeerderd met gegevens uit zijn colleges en experimenten – die Wahlbom niet nader beschrijft – en gedeeltelijk een gedetailleerde vergelijking van de voortplantingsorganen bij dieren en planten. Planten – zo leggen Linnaeus en Wahlbom uit – missen *sensatio*, de eigenschap van dierlijke organismen, maar zij leven fysiologisch niet anders dan dieren. Uitvoerig vergelijkt Wahlbom de bouw van een kippeï en een zaad. Hij noteert de overeenstemming tussen eivliezen en zaadhuid. Het *punctum vitae* van een ei is het *hilum* van een zaad; een hilum is een *corculum*, een hartje. Het reservevoedsel in een zaad is de dooier van een ei en de zaadlobben (*cotyledones*) die ook zaadbladeren (*folia seminales*) kunnen heten, zijn de *placenta uterina*.

Grondslag voor Wahlboms overzicht was *Fundamenta Botanica*, verschenen in hetzelfde jaar dat Linnaeus in Holland arriveerde om te studeren (X.16). In Leiden was de akker bereid voor het zaaien. Drie jaar tevoren had Adriaan van Royen, ter gelegenheid van zijn aanvaarding van het professoraat in de plantkunde, een *Carmen Elegiacum* over de huwelijken en liefden der planten het licht doen zien (1732). Linnaeus bleef echter niet achter en wijzigde de poëzie in biologie.

Nadat wij in *Fundamenta* vernomen hebben dat de helmknoppen de ♂ geslachtsorganen zijn en de stempels ('waaraan de kiemen verbonden zijn') de ♀, beschrijft Linnaeus de volstrekt parallelle fysiologie van dier en plant, beter gezegd, mens en plant.

146. 'Daarom is de kelk het huwelijksbed, de bloemkroon het bedgordijn, de meeldraden zijn spermabuisjes (*Vasa spermatica*), de helmknoppen de teelballen (*Testiculi*), het stuifmeel is sperma (*Pulvis genitura*), de stempel de vulva, de stijl de vagina, het vruchtbeginsel de eierstok, de vruchtwand (*Pericarpium*) het bevruchte ovarium en het zaad is een ei.'

Het is onjuist Linnaeus' mededelingen als vergelijkenderwijs gedaan te beschouwen,

een figuratieve, biosymbolische kijk op zaken. Hij verdedigde een fysiologische gelijkheid; plant- en dierorganen volbrengen dezelfde functies, samen strekkend tot voortplanting. Die functies zijn primair, zoals Aristoteles had onderwezen, en de orgaanverschillen incidenteel. Planten en dieren verschillen, zij zijn verschillend gebouwd en de organen verschillen in uiterlijk. Zij zijn echter wezenlijk dezelfde, want zij verrichten dezelfde taak.

Linnaeus' liaison met de Naturphilosophie volgt uit de volgende paragraaf.

147. 'De buik van de planten is de aarde, de chylusvaten zijn het wortelstelsel, de stam is het skelet, de bladeren zijn de longen, het hart [wortelhals] is de levenswarmte (*Calor*). Daarom is een plant een onderst boven dier zoals de Ouden zeiden.'

De plantaardige fysiologie – voedsel, voortplanting, groei – verschilt dus niet werkelijk van de dierlijke. De soorten zijn geschapen – dat weet Linnaeus zeker – en zijn daardoor duurzaam herkenbare, niet veranderende eenheden. De *Fundamenta* verklaart dat elke levensvorm uit een ei afkomstig is en daarom is een plantezaad een ei en daarom ook levert een plantezaad een afstammeling (*soboles*) van dezelfde gedaante als de ouders. Onthoud dat een ei alleen daartoe nimmer in staat is.

137. 'Een nakomeling (*proles*) is niet slechts uit een ei en evenmin uit niets dan stuifmeel of sperma (*genitura*) afkomstig, maar uit beide tegelijk ontstaan dierlijke bastaarden, verstand (*ratio*) en lichaamsbouw (*anatomia*).'

Organen van beide geslachten vervullen samen en gelijktijdig de functie een nieuw organisme in zijn geheel voort te brengen, dat wil zeggen als het een dierlijk organisme betreft, met inbegrip van ratio. Linnaeus noemt *anima* niet, want ziel bleef buiten beschouwing.

In zijn jonge jaren, omstreeks 1735 en misschien wel eerder, nam Linnaeus de beslissing die hij levenslang trouw bleef. Een ordening van het plantenrijk berust noodzakelijk op de regelmaat van onveranderde afstammelingen. De geslachtsorganen actualiseren die regelmaat, handhaven de orde van Gods schepping en hun functie begeleidt die orde. Geslachtsorganen, kwantitatief en kwalitatief, zullen de wegwijzers moeten zijn naar een door mensen ervaren en sinds de schepping niet gewijzigde ordening van de natuur. Bij de bespreking van de ontwikkeling van de systematiek (X) zal Linnaeus' gevolgtrekking opnieuw ter tafel behoren te komen.

Tijdens zijn verblijf bij Clifford (X.16) schreef Linnaeus *Critica Botanica* (1737). Het boek is vooral belangrijk in verband met Linnaeus' namenwetgeving, maar bevat ook zijn meningen over kruisingen en variëteiten (vgl. Stafleu 1971: 90–91), onderwerpen die Linnaeus' aandacht vroegen, want rondom Cliffords buiten beleefde de bloembollencultuur hoogtijdagen.

Bijzondere speelvormen komen dikwijls voor, constateerde Linnaeus. Een soort is vrij om met zijn uiterlijk wat te spelen maar zal nimmer in een andere soort overgaan. Twee verschillniveaus moet men onderscheiden: allereerst het ware verschil of soortverschil, aangebracht door de kundige hand van de Schepper. Vervolgens een ander verschil: de variatie van het uiterlijk ontstaan door spelingen der Natuur.

Zaai in een tuin, schreef Linnaeus, duizend zaden en laat de tuinman zich er steeds op toeleggen afwijkende planten verder te kweken, dan zal zo'n tuin binnen enige jaren zesduizend variëteiten huisvesten die een doorsnee plantenliefhebber als soorten beschouwt.

'Daarom onderscheid ik de soorten van de Almachtige Schepper die de ware zijn, van de abnormaliteiten die de tuinman handhaafde. De eerstgenoemde acht ik vanwege hun Maker van het grootste belang, en de laatstgenoemde verwerp ik vanwege hun maker.

De eerste zijn duurzaam en waren duurzaam sedert het begin der wereld, de twee-
de kunnen niet meer dan op een kort bestaan rekenen, omdat ze misbaksels zijn.'

Dat was klare taal. Linnaeus deed echter in de loop der jaren water in de wijn. Van belang is het getal zesduizend voor de gewonnen variëteiten (het komt vijf en twintig jaar later weer in het geding; p. 936).

Eén van zijn studenten, J.J. Haartman, schreef onder zijn toezicht *Plantae Hybridae* (*Amoen. Acad.*; 1751) en somt honderd mogelijke kruisingen op. Daarbij bevindt zich de pelorische vorm van *Linaria vulgaris* (Vlasleeuwebekje), in 1744 ontdekt, die mogelijk een ware kruising zou zijn. Bij monde van Pet. Bremer (*Somnus plantarum*; *Amoen. Acad.*; 1755) verklaarde Linnaeus dat enige soorten zo door het stuifmeel van verschillende genera en soorten afkomstig doordrenkt kunnen worden, dat bastaardplanten (halfbloeden) vaak optreden en dat, indien ze niet als soorten beschouwd mogen worden, het toch op zijn minst blijvende variëteiten zijn.

In de zomer van 1757 verzamelde Linnaeus kort na zonsopgang stuifmeel van *Tragopogon pratensis* (Gele Morgenster) en bestoof daarmee de stempels van *T. porrifolius* (Paarse Morgenster). De vruchten werden gezaaid en in 1759 bloeiden de nakomelingen, paarse bloemen maar de lintbloemblaadjes met gele voet.

De vruchten die Linnaeus samen met zijn antwoord op de prijsvraag over hybridisatie van de Academie van Wetenschappen te St. Petersburg inzond (*Disquisitio de Sexu Plantarum*) werden in de Botanische Tuin aldaar gezaaid en bloeiden in 1761. Linnaeus' opstel is voornamelijk een beschrijvend verslag van talrijke proefnemingen als bewijs dat vruchtzetting in de regel slechts na bestuiving met gelijksoortig stuifmeel plaatsheeft. Toch weet Linnaeus te berichten dat na bestuiving met andersoortig stuifmeel vier hybriden ontstonden. Deze bijzonderheid lichtte een derde leerling van Linnaeus toe in 1762 (M. Gråberg, *Fundamentum fructificationis*).

Kölreuter onderzocht Linnaeus' *Tragopogon*-kruising in St. Petersburg en kwam tot de slotsom dat de planten (F2) niet echte hybriden waren, niet meer dan half-hybriden en dit eigenlijk 'in verschillende mate' (p. 655).

In september 1760 werd besloten Linnaeus' verhandeling te bekronen. Het compromis dat Linnaeus in 1764 bereikte ter verzoening met de schepping: de onveranderlijkheid van de soorten en de status van kruisingen en variëteiten wordt vermeld in X.16.

Sinds 1744 had Frederik de Grote de Botanische Tuin te Berlijn onder leiding van de Academie van Wetenschappen weer tot leven gebracht. De hoogleraar ter plaatse, J.G. Gleditsch (1714, Leipzig - 1786, Berlijn) die tevens tuinprefect was, had een *Chamaerops humilis*, een kleine waaierpalm en de enige in Europa wild voorkomende soort, onder zijn hoede. Het was een 80 jaar oud, ♀ exemplaar dat jaarlijks bloeide maar nimmer vrucht had gezet.

12. Bevruchtend stuifmeel en bastaardering: Kölreuter

Voorjaar 1749 liet Gleditsch uit Leipzig (waar hij gestudeerd had) de bloeiwijzen van een daar gekweekte ♂ plant naar Berlijn opsturen. Zij kwamen verlept aan, na een reis van 9 dagen. Toch kon hij nog met een lepeltje een hoeveelheid stuifmeel van het pakpapier afscheppen en de bloemen die de ♀ palm nog droeg - de bloei was bijna voorbij - bestuiven. Gedurende de winter rijpten de vruchten en in 1750 kon Gleditsch de zaden van *Chamaerops* laten kiemen. Hij herhaalde de proef in 1750 en in 1751, telkens met succes.

Plantaardige bevruchting was onomstotelijk bewezen (Essai d'une Fécondation Artificielle . . .). Toentertijd was De Maupertuis (VIII.9) president van de Koninklijke Academie van Pruisen en hij bood de koning namens de Academie meer dan duizend, zo spectaculair gekweekte 'dadels' aan.

Groot opzien in de geleerde wereld. Dezelfde methode met dezelfde resultaten toegepast door de Babylonische en Egyptische boeren, door Theofrastos en Plinius en dozijnen anderen vermeld, was voor kennisgeving aangenomen, maar nu was de tijd rijp. Het *experimentum berolinense* had iedereen van de verbazende, lang vastgehouden bevruchtende kracht van stuifmeel overtuigd en palmbestuiwing en -bevruchting voltrokken zich zoals bevruchting bij dieren.

Die conclusie, tevoren al zo dichterlijk door Vaillant en Linnaeus verdedigd, had gevolgen. Omdat Van Leeuwenhoeks *animalcula* door velen als parasieten herkend waren en door vrijwel allen elke deelneming aan het vormen van de nakomelingen ontzegd was, had de traditie van de twee sperma's, ♂ en ♀, aan invloed gewonnen. De mengverhouding van ♂ en ♀ zaadvocht bepaalt het uiterlijk van de nakomelingen (voor al degenen die niet aan preformatie geloofden).

Linnaeus' gedachten over plantenkruisingen kunnen zonder dit gegeven niet begrepen worden. Stuifmeelkorrelvloeistof, dat is ♂ zaadvocht, mengt zich met het stempelvocht of ♀ zaadvocht, en de mengverhouding beslist over het uiterlijk van de volgende generatie. Eén of meer soortvreemde stuifmeelkorrels zullen tot gevolg hebben dat de nakomeling min of meer op de ♂ soortvreemde ouder zal lijken. Als kruisbestuiwing geen gevolg heeft zijn de soortvreemde vochten niet mengbaar; zij versmelten overigens nimmer tot een nieuwe, blijvende verbinding, want het is een Empedokleïsche menging.

Kölreuters overwegingen waren conform. Stuifmeelvocht, gemeten naar hoeveelheid gemengd door het stempelvocht, neemt deel aan de vorming van echte (hele) hybriden (50 %), halve (25 %) en hybriden 'in verschillende mate'; nu echter wèl nieuwe verbindingen.

Bij deze redenering sloot Darwin (XII.41) zich aan; wars van metafysica, geschoold door Malthus, gefascineerd door de wonderwereld van de levende natuur, was de twintig eeuwen oude traditionele opvatting hem genoeg. Het Darwinisme - de leer die Darwin niet wilde doordenken tot in zijn consequenties - stelde Mendel, ongeweten, op de proef door bevruchtingsexperimenten in zijn schooltuintje, in de schaduw van de kloostermuren (VIII.24).

Ovisten wantrouwden de verhoogde status van stuifmeel als bevruchtende factor. Van sommige tweehuizige planten waren de ♀ exemplaren toch niet zelden in staat gescheiden van de ♂ planten kiemkrachtige zaden voort te brengen, zo scheen het. Palmbestuiwing verklaarde toch niet alles bevredigend. De abbé Spallanzani, toegewijd ovist (IX.16), overwoog dat in een ♀ plant de kiem al aanwezig is. Maar in hoeverre is stuifmeel nu werkelijk onmisbaar om de ontwikkeling van het embryo in gang te zetten en welke invloed oefent stuifmeel op die ontwikkeling uit?

Spallanzani ontdeed een *Ocimum basilicum* (Basielkruid) van alle bloemen, op één na. Van deze laatst overgeblevene verwijderde hij bij het opengaan de vier helmknoppen. Toch vond hij op de gezette tijd goed ontwikkelde zaden, met twee zaadlobben en een kiempje. Zijn proeven voortzettend, constateerde hij dat in de knop gecastreerde bloemen mislukte zaden produceren indien het vruchtbeginsel al niet voortijdig afvalt. Toch verkreeg Spallanzani uit zijn heel vroeg gecastreerde bloemen vijf en twintig normaal uitziende zaden die, gezaaid, niet kiemden. Hij besloot dat zonder stuifmeel wel zaden ontstaan, maar

dat stuifmeel nodig is om tot een volkomen ontwikkeling te kunnen geraken. Zo interpreterend waren ovisme en de (Aristotelische) bevruchtingsleer harmonisch verenigd (*Expériences...*; 1786).

Een ♀ hennepplant (*Cannabis*) bleek in 1767 zaad te dragen, terwijl Spallanzani er zeker was dat geen ♂ hennep in de nabijheid groeide. Zulke voorvallen waren overigens niet onbekend. Spallanzani kweekte twee ♀ hennepplanten in een gesloten kamer om uitsluitel te krijgen. Met aan de hals goed afgedichte flessen omsloot hij de ♀ bloeiwijzen en zag toch vruchten verschijnen, wel wat minder dan gewoonlijk, maar uit 58 van die vruchten kreeg hij 53 zaailingen.

Onverdroten vervolgde Spallanzani zijn proefnemingen, met *Spinacia* en *Mercurialis* (Bingelkruid): de proefobjecten van Miller en van Camerarius. Spallanzani kreeg resultaten overeenkomstig aan die hij al gevonden had. Om alle onnauwkeurigheden te vermijden koos hij ten slotte Watermeloen (*Citrullus*), met zijn grote bloemen, de ♀ onder aan de stengel en de ♂ bloemen daar boven. Nadat alle ♂ bloemen verwijderd waren, ontstonden toch vruchten met kiemkrachtige zaden.

Degenen die in de bevruchtende uitwerking van stuifmeel geloofden, merkten op dat misschien de wind of insecten stuifmeel zouden hebben aangevoerd, of dat meeldraden in sommige bloemen aan de aandacht ontsnapt waren. Guyénot (1957: 329) verhaalt hoe Spallanzani midwinter, in een gesloten kas, toen in heel Lombardije geen ♂ bloem van watermeloen te vinden was, de proef herhaalde en hij kiemkrachtig zaad oogstte.

Camerarius had eertijds zulke uitzonderingen gerapporteerd (p. 399) en Millers spinazie-experiment had onverwachts ook enige kiemkrachtige zaden opgeleverd.

A. de Marti herhaalde Spallanzani's proeven in 1791 en toonde aan dat spinazie, hennep en watermeloen bij uitzondering tweeslachtige bloemen dragen tussen de ♀♀. Scherpe controle is vereist om de aanwezigheid van ♂ organen volkomen uit te sluiten. Indien deze wordt uitgevoerd, blijft kiemkrachtig zaad achterwege. A. Volta, die de proefnemingen nogmaals herhaalde, bevestigde De Marti's conclusies.

De kwestie was opgehelderd aan het slot van de 18e eeuw, maar het verzet tegen sexualiteit van planten was daarmee niet verdwenen; vooral de Naturphilosophen van de 19e eeuw bleven weerspanning (IX.30).

Joseph Gottlob Kölreuter (1733, Sulz (Württemberg) – 1805, Karlsruhe) werd geboren als zoon van een apotheker in de streek van de Boven Rijn, het land van Paracelsus. Zijn wetenschappelijke werk wortelt in die herkomst. Na studies in Tübingen en Straatsburg begon Kölreuter zijn plantenkruisingsproeven in St. Petersburg, keerde vervolgens naar Sulz terug (1761) en aanvaardde daarna (1763) het professoraat voor natuurlijke historie in Karlsruhe hetgeen betekende dat hij daar beheerder (Oberaufseher) van de paleistuin werd.

Hij schreef onder meer een *Historie der Versuche über das Geschlecht der Pflanzen en over kryptogamenbevruchting*. Vooral de vier afleveringen van *Vorläufige Nachricht* (1761–1766) verschaffen hem een plaats in de ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie.

Unaniem prijzen de commentatoren Kölreuters experimentele werk. Aan Mägdefrau's samenvatting dank ik veel gegevens daarover. Hier zij genoteerd dat Kölreuter zich sinds 1759 met de beweging van bloemorganen bezighield, vooral van prikkelgevoelige bewegende meeldraden. Bestuiving kan het gevolg van zo'n beweging zijn. De meeldraden van *Ruta graveolens* (Wijnruit) springen uit de komvormige kroonblaadjes los tijdens de bloei, uit helmknoppen van *Parietaria* (Glaskruid), die explosief barsten, ontsnapt een stuifmeelwolkje, aangeraakt bewegen meeldraden van *Berberis* (Zuurbes) zich naar de

stempel. Al deze en dergelijke verschijnselen wekten Kölreuters probeerlust. Hij zag de stempellobben van *Martynia* (Gemzehoorn) en van *Campsis radicans* (Trompetbloem) na aanraking bewegen.

Kölreuter stelde een bestuivingsschema op. Stufmeeltransport heeft op eigen kracht plaats (ohne fremde oder äuszere Beihilfe, ganz allein), of door de wind, door meeldraadbewegingen, of door op nectar beluste insecten ('het meest veilige middel dat de Schepper hanteert'). Stufmeel van *Epilobium* (Wilgeroosje) en *Oenothera* (Teunisbloem) komt beschikbaar voordat de stempel van dezelfde bloem gereed is het te ontvangen. Bloemen van *Verbascum* (Toorts) bleken volkomen zelfsteriel te zijn hetgeen Kölreuter verblufte: 'Das Seltsamste aber bey allem dem war dasz sich die ♀ durch ihren eigenen Samenstaub nicht befruchten lieszen.'

Stufmeel had verreweg het meest Kölreuters aandacht: het ♂ element. Hij bestudeerde het onder de microscoop en telde bij voorbeeld in een *Hibiscus*-bloem 4863 korrels, waarna hij probeerde vast te stellen hoeveel korrels vereist zouden zijn om een zaad te vormen. Hij bevond dat 50–60 korrels een doosvrucht van 30 zaden kunnen voorzien. Hoe komen de bevruchting, zaadgroei en kiemontwikkeling tot stand?

Een kleverigheid aan het oppervlak van de stufmeelkorrels vermengt zich met het kleverige op de stempel: beide zijn vochten van 'öligter Natur', olieachtig of vetig.

Zwavel is geel, stufmeel ook en dit wijst op een natuurlijke verwantschap, vindt Kölreuter. Bedenk daarbij dat het stempelvocht 'mercurialis' is, kwikachtig, dan ligt de verklaring voor de hand dat stufmeelzwavelolie en stempelkwikolie zich naar de traditie der alchemisten verbinden en 'zoals een zuur en een loog te zamen' een zout vormen. Wie de biologie gekiemd in het land van Paracelsus overdacht heeft, zal geen moeite hebben Kölreuters bioalchemie te begrijpen.

De beschrijving van de orchidee-stufmeelklompjes in Rumphius' *Herbarium Amboinense* (die vroegste waarnemingen, gedaan in Ambon omstreeks 1665, verschenen pas in 1747 en 1750 in druk) kan de aandacht op de bestuivingsbiologie van Europese orchideeën gericht hebben. Kölreuter vertelt in 1775 hoe de polliniën van *Epipactis* (Wespenorchis) eigenlijk 'naakte' helmknoppen zijn die het bevruchtende vocht naar de 'ware' helmknop overbrengen (dat is de stempel), waarna het zich naar het vruchtbeginsel verplaatst.

Als verklaring voor bevruchting bij planten handhaafde de onderstelde werking van het stufmeelvocht zich hardnekkig; gegevens voor een betere kennis waren er niet. Sprenkel (VIII.13) nam Kölreuters bevruchtingsinterpretatie over en nog in 1809 stemde Robert Brown ermee in.

Van geheel andere orde dan zijn potpourri van bespiegelingen en waarnemingen (eigen en van zijn tijdgenoten) zijn Kölreuters kruisingsproeven. Hij kruiste tabaksoorten, anjeliën, toortsen, akeleien, doornappels, *Hibiscus* en zaaide de hybride zaden. Dat hadden honderden vóór hem gedaan, maar hij vergeleek de nieuwe planten nauwgezet met hun ouders. Wijnands & Belder (1980) noemden zijn kruisingsonderzoek van vingerhoedskruiden (1777), na controle, met waardering. Kölreuter stelt vast dat eigenschappen van vader- en moederplanten in het nageslacht terugkeren en in verschillende combinaties. Door fertiele bastaarden zowel onderling als terug te kruisen, toont hij aan dat de nakomelingen generaties telkens verschillen, dat het nageslacht morfologisch instabiel is en dat ouderlijke eigenschappen ten dele gehandhaafd blijven. Het lukt om door herhaalde terugkruising, gericht selecterend, de ouderplanten weer onveranderd, uiterlijk althans, terug te winnen. *Nicotiana rustica* met *N. paniculata* bestoven levert tabakbastaarden die na een bevruchting met *N. paniculata* veel generaties achtereen weer in *N. paniculata* 'ver-

anderen'. En omgekeerd. Of kruising tussen soorten ook in de natuur, eigener beweging, plaatsheeft? Kölreuter twijfelt.

Alchemistische trekjes kunnen de betekenis van Kölreuters nauwkeurige en doelgerichte proeven, zijn volgehouden kruisingsexperimenten, niet verkleinen. Hij hield zich een eeuw vóór Mendel met zijn proeven begon met dezelfde vraagstukken bezig, maar koos plantegroepen die veel minder duidelijk erfelijkheidswetmatigheden tonen dan Mendels erwten. Zijn werk miste echter de aanpak die De Réaumur en Maupertuis als eersten, vrijwel terzelfdertijd, toepasten: vererving van één of twee goed begrensde verschillenmerken en dat werd ook Mendels methode.

De chemie was ternauwernood begonnen. Zuurstof was in Kölreuters jaren een nog niet begrepen luchtbestanddeel, hier en daar als curiositeit afgezonderd. Uitgaande van de begrippen van zijn tijd, vormde Kölreuter zijn oordeel en zo mag zijn opvatting over het veranderen van de ene soort in de andere door soortkruising gewaardeerd worden. Het soorteigene, datgene wat de identiteit van een soort bepaalt, kan aan het metaaleigene gelijk gesteld worden, aan dat wat een metaalsoort karakteriseert. Zoals een metaal na een lang voortgezette en door de ware alchemistische behandeling in een ander metaal verandert, zo verandert een soort eveneens in een andere. Ik herinner aan Kölreuters opvatting van bevruchting: het resultaat van de verbinding van twee vochten van olieachtige natuur.

Uit Kölreuters aantekeningen blijkt dat hij mutaties heeft gezien, maar - dat kon niet anders - er niets mee wist aan te vangen. De bevestiging, voortzetting en uitbreiding van Camerarius' werk - het bewijs voor de geslachtelijkheid van planten dat hij nogmaals leverde - zijn bijdragen tot experimentele bastaardering en bloembioëlogie.

Sinds 1760 had Linnaeus getornd aan zijn vroegere uitspraken (X.16), aan het devies dat sinds de schepping geen nieuwe soorten ontstaan zouden zijn. Bij nader inzien wijzigde Linnaeus die rotsvaste zekerheid en ten slotte mocht men op zijn gezag geloven dat van elke natuurlijke orde één soort in den beginne geschapen werd. Deze beginsoorten kruisten en de nakomelingen werden nieuwe genera. Soorten binnen die genera kruisten opnieuw en zo verschenen moderne (18e-eeuwse) soorten. Begrijpelijk en overtuigend, laat staan bewezen, was Linnaeus' bespiegeling zeker niet en de ware volgelingen van Linnaeus hielden, met minstens even goede argumenten, vast aan de oude leer.

W. Herbert (1778-1847), een dichterblijk actieve geestelijke (deken van Manchester) die vogels en planten bestudeerde, bracht eveneens kruising in verband met soortbegrenzing en kwam tot geheel andere gevolgtrekkingen. In 1847 verklaarde hij dat twee planten soortidentiek zijn indien na kruising de nakomelingen vruchtbaar zijn. Dit levert een experimenteel middel om een soortidentiteit vast te stellen. Zijn twee vormen (mogelijk variëteiten) kruisbaar, dan maken ze deel uit van dezelfde soort - die dus stamsort is - en indien niet kruisbaar vertegenwoordigen zij verschillende soorten.

Niettemin zijn hybriden ook mogelijk tussen soorten, mits deze tot hetzelfde genus behoren. Herbert loste deze tegenstrijdigheden in een handomdraai op: tussen variëteiten en soorten laat zich geen hiërarchisch verschil aanwijzen. Ook kunnen uit kruisingen nieuwe soorten ontstaan.

Herbert zette deze conclusie uiteen in een boek over Amaryllideae (1837) en in twee artikeltjes over hybridisering in 1847 (Journ. Hort. Soc., London). Theoretisch geïnteresseerde lezers moeten zich hebben afgevraagd hoe Herbert zijn (nieuwe) soorten van variëteiten kon onderscheiden. Zijn redenering is een volstrekt cirkelvormig betoog.

Karl Friedrich Gaertner (1722, Göppingen (Württemberg) – 1850, Calw) studeerde farmacie en medicijnen (1791, Stuttgart; 1794, Jena; 1795, Göttingen) en vestigde zich in Tübingen (1796) na in Calw zijn artsexamen te hebben afgelegd. In 1800 besloot hij zich geheel aan plantkundig onderzoek te wijden (studiereizen naar Frankrijk, Engeland en Holland; 1802). Hij voltooide eerst zijn vaders handboek over de vruchten en zaden. Vervolgens deed hij vele kruisingsproeven (Darwin besteedde veel aandacht aan zijn bevindingen) en hij onderzocht de erfelijkheid van sexe bij planten, onder meer door zelfbestuivingsexperimenten. Hij bewees dat bij bloemdragende planten de twee seksen samen de kiem vormen en dat het pollinisme dus een vergissing is (p. 672).

In 1838 had de Hollandse Maatschappij van Wetenschappen te Haarlem een prijsvraag uitgeschreven die een der knelpunten van het latere Darwinisme aan de orde stelde. Weliswaar vroeg men naar toepassing van de op te sporen gegevens voor de sierteelt en economisch belangrijke planten, maar in hoofdzaak zocht men een antwoord op de vraag of nieuwe soorten en rassen door kunstmatige bevruchting met stuifmeel van andere soorten verkregen worden.

Na zes jaar werd Gaertners geschrift *Over de Voortteling van Bastaard-Planten be-kroond* (verschenen in *Natuurkundige Verhandelingen* 24, 1844). De verhandeling werd verder uitgewerkt, met zoölogische gegevens aangevuld en in het Duits vertaald in 1849 opnieuw gepubliceerd (*Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung...*).

Gaertner heeft in 1844 met behulp van meer dan 9000 proefplanten aangetoond en bekend gemaakt dat eigenschappen door stuifmeelkorrels onafhankelijk en onvermengd met andere eigenschappen of kenmerken worden overgebracht en vererfd.

‘Bij een eenvoudige bastaarderding zijn moederlijke en vaderlijke factoren van twee verschillende plantesoorten betrokken, die beide de eigen aard en vormend vermogen bezitten en die over de ontwikkeling en vorming van de kenmerken beslissen.’

Kölreuters gedachte dat plantaardige hybriden kenmerken van σ en φ zijde tonen als gevolg van een combinatie van erfgoed zoals een chemische verbinding, wees Gaertner van de hand.

Zowel bij planten als bij dieren heeft kruising van geslacht op geslacht varianten en variëteiten ten gevolge, verklaarde Gaertner in 1849. Zijn soorten constant, vroeg hij zich af, of wijzigen metertijd veranderingen of verbeteringen (Fortbildung) soorten? Zijn kruisingen bewezen, verzekerde Gaertner, dat de soortelijke grenzen die ouderlijke planten bezitten, niet overschreden worden. Ook zullen hybride nakomelingen na enige generaties niet meer van de stamouders verschillen. Kenmerken en eigenschappen van kruisingen zijn niet constant en van voorouder-soorten wel. Echte soorten handhaven zich onveranderd.

In 1787 had Kölreuter nog *Das entdeckte Geheimnis der Kryptogamie* gepubliceerd, een opzienbarende titel die de inhoud niet kon dragen. Nogmaals verscheen een *Geheimnis*, in 1793, te weten: *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. De boektitel suggereert een aansluiting bij Kölreuter en dit was de bedoeling van de auteur, de rector van het gymnasium in Spandau.

13. Sprengel onthult het grote geheim der Natuur

Christian Konrad Sprengel (1750, Brandenburg – 1816, Berlijn) had klassieke talen en theologie gestudeerd en was veldbioloog geworden. Hij werd een jaar na het verschijnen

van zijn boek – een meesterwerk – met vervroegd pensioen weggestuurd. Hij had het er naar gemaakt.

Voor het onderwijs was hij ongeschikt, want hij was somber van aard, opvliëgend, korzelig en hij gaf zijn meningen zonder aanzien des persoons ronduit en ruitertlijk te kennen, onbeleefd en onvoorzichtig. Leerlingen, ouders en kerkelijke bestuurders besloten eensgezind dat hij zijn ambtsplichten niet naar behoren vervulde, zodat hij moest vertrekken. Hij vestigde zich opnieuw in Berlijn – waar hij tevoren leraar geweest was – en leefde in bittere armoede tot hij in 1816 vereenzaamd stierf, vergeten zoals zijn boek dat pas in de tweede helft van de 19e eeuw erkenning zou vinden als het klassieke werk over de bloembioïogie van de Fanerogamen.

Drie redenen veroorzaakten de veronachtzaming van Sprengels 'ontdekte Geheimniz'. Allereerst wensten de Naturphilosophen het christelijk-religieuze, Leibnizianse model dat Sprengels natuurbeschouwing domineert niet als volwaardig te aanvaarden. Ten tweede verwierpen de causaal-mechanisten een bovennatuurlijke *causa* (Natuur als besturende kracht) en daarmee Sprengels aanpak. Ten derde hadden Sprengels tijdgenoot-biologen geen begin van benul van de reikwijdte van zijn fenomenologische, geïnspireerde biologie. Zijn boek legde men eendrachtig ter zijde, zij het dat bij wijze van uitzondering het nu en dan in het 19e-eeuwse natuuronderzoek betrokken werd. Darwin, op Sprengel door R. Brown opmerkzaam gemaakt, begreep de betekenis van Sprengels werk. Hij deed er terecht zijn voordeel mee en daarna vond Sprengel erkenning. Das entdeckte Geheimniz der Natur verscheen, na een laat 19e-eeuwse her-editie, nog eens in 1972 (facsimile).

De bloemen van meer dan 450 Europese soorten bloemplanten onderzocht Sprengel nauwgezet op hun bouw en hun relaties met insecten. Hij begeleidde de verslagen van zijn bevindingen met vele honderden voorbeeldige detailtekeningen die hij vanwege de zuinigheid op 25 pagina's opeenpropte.

Sprengel adviseerde: 'Ga vooral tijdens de middaguren, als de zon hoog en heet aan de hemel staat, onvermoeibaar op waarnemingen uit. In Flora's rijk gebeuren dan verbaasende dingen waar de kamerplantkundige, druk bezig in die periode de vragen van zijn maag goed te beantwoorden, geen flauw vermoeden van heeft.' Een voor Sprengel karakteristiek betoog citeerde Knuth (1898) en ik ontleende daaraan:

'Toen ik in de zomer van 1787 de bloem van een Bosooievaarsbek (*Geranium sylvaticum*) nauwkeurig bekeek, merkte ik op dat het laagste deel van de bloemkroonbladeren op de binnenzijde en langs de randen fijn en dicht behaard was. Omdat ik overtuigd ben dat de alwijze Schepper niet één enkel haartje zonder een doel heeft voortgebracht, overdacht ik welk nut deze haren wel zouden kunnen hebben. Al spoedig besloot ik dat indien de door de vijf klieren afgescheiden vijf nectardruppels tot voedsel van bepaalde insecten zouden moeten dienen, redelijkerwijs verwacht mocht worden dat dit sap niet door regen verloren zou kunnen gaan en deze haren hier hun plaats kregen om dat doel te bereiken.'

De functie van de geraniumbloemharen vergelijkt Sprengel met die van wenkbrauwen en wimpers (die zweetdruppels tegen houden). Regenwater zal de nectar daarom ongemoeid laten, maar insecten passeren de haren gemakkelijk. Voortgezet onderzoek leerde Sprengel dat nectarhoudende bloemen steeds een passende regenwering bezitten die voor insecten geen obstakel vormt.

Naar Sprengels oordeel heeft de Schepper de natuur tot in de kleinste details doelgericht geordend en uitgaande van die zekerheid moet men de samenleving van bloemen en insek-

ten bestuderen. Dat leidt tot de ontdekking en het bewijs van de harmonische relaties tussen bloembouw, de organen en hun functies, en het leven van de insecten. Nectar moet insecten bewegen tot bloembezoek en daarom zijn nectariën niet alleen tegen regen beschut, maar vaak ook bijzonder gekleurd. Kleur en geur informeren insecten over de aanwezigheid van voedsel, van nectar. Sommige bloemen ontvangen steeds dezelfde insectesoort als bestuiver, maar andere bloemen verschillende soorten. Bouw en plaatsing van de nectariën zijn in overeenstemming met de lichaamsbouw en de gewoonten van de bezoekende insecten. Veel bloemen wijzen door bijzondere kentekens of kleurvlekken op de aanwezigheid van nectar (1788); het zijn Saftmale, honingmerken.

Hier verbond Sprengel een theoretische gevolgtrekking aan die later juist bleek te zijn.

‘Als bloemkronen ter wille van insecten op een bepaalde plek van een bijzondere kleur voorzien zijn, dan moeten zij ter wille van de insecten in hun geheel zo gekleurd zijn als ze zijn. Indien zo’n afwijkende kleur op een bloemkroongedeelte dient om een insect dat op de bloem neerstreek de goede weg te wijzen naar de nectar, dan zal ook de kleur van de hele bloemkroon . . . al op grote afstand insecten aanlokken.’

Sprengel stelde zijn Theorie der Blumen op: De kleur en de bouw van de nectarhoudende bloemen zijn doelmatig op insectebestuiwing gericht. Bloemen waaraan een opvallende kroon of kelk ontbreekt zijn windbestuivers en ze hebben bovendien poederig stuifmeel.

Bloemen met spectaculaire kroon daarentegen zijn of Saftblumen of als nectar ontbreekt Scheinsaftblumen. Orchideeën schenen geen nectar te bevatten: Scheinsaftblumen dacht Sprengel.

Hij had de stuifmeelklompjes (polliniën), hun steeltje (*caudicula*) en het kapje of beursje waar zij in schuilen goed gezien en bij veel orchideeësoorten de kleverige stempel gevonden. Hoe Sprengel ook probeerde bezoekende bestuivers te betrappen, het lukte hem toch niet. In bloemen van *Serapias latifolia* en van Keverorchis (*Listera ovata*) vond hij zo nu en dan een dood vliegje dat naast een pollinium aan de stempel kleefde. Een honingmerk is aanwezig. De monding van de spoor (das Horn) is door de kleurige bloemkroon tegen regen beschut. Sprengels regel wettigt de verwachting van de aanwezigheid van nectar.

Hij onderzoekt de spoor. Geen nectar en de binnenwand bleek met haartjes bekleed te zijn. Dat verklaarde veel, want nectarhoudende organen moeten een gladde en kale binnenwand hebben. Niettemin, de eigenschappen van de orchideeënbloemen – die Sprengel kon onderzoeken – zijn in strijd met ‘das entdeckte Geheimnis’.

Entd. Geheimn. p. 403–404: ‘Waarom onthield de Natuur deze bloem die zij naar uiterlijk en vorm volkomen als een nectarbloem vormde, toch nectar? Waarom is dit een pseudonectarbloem? Tegenwoordig kan ik het antwoord op die vraag niet zo gemakkelijk meer geven als vroeger. Ik geloofde toen dat deze bloem slechts zodanig ingericht was opdat een vlieg door de schijn bedrogen zich zou laten verleiden naar binnen te gaan en na een stuifmeelklompje losgetrokken te hebben verder zou voortkruipen en samen daarmee op de stempel zou vastplakken.

Op die manier zou de bevruchting ook zonder nectar moeten slagen en omdat de Natuur nu eenmaal niets onnut verricht, zou zij dan ook geen nectar in de bloem doen. Zo beschouwd zou de Schepper weliswaar het leven van de vliegen opofferen ter wille van de bevruchting van die bloemen. Ik geloofde echter dat de Schepper dit even terecht deed als het opofferen van veel verschillende dieren aan vleeseters. Nadat ik echter ontdekt had dat de Natuur wel bepaalde kleine vliegen door het uiterlijk van de Gewone Pijpbloem (*Aristolochia clematidis*) overhaalt om naar bin-

nen te kruipen en vervolgens, als zij naar binnen gekropen zijn, ze zo lang opsluit en gevangen houdt tot zij de bloem bevrucht hebben, waarna zij gezond en wel weer naar buiten mogen, vermoedde ik dat de Natuur, als het *Orchis* betreft, even weinig genadeloos zou zijn tegenover de vliegen als bij de Pijpbloem het geval is.

Daarom ging ik naar een wei waar veel orchideeën groeien en zag dat in talrijke bloemen een of beide stuifmeelklompjes aan de stempel kleefden die niet anders dan door vliegen daar konden zijn gebracht en dat slechts in één of twee bloemen een vliegje aan de stempel kleefde. Afgaande op mijn vroegere onderstelling, zou dit laatste niet de uitzondering maar integendeel de meest gewone toestand moeten zijn. Ik sta zodoende voor een raadsel. Waarom ontbreekt nectar in de bloem? Het schijnt mij toch zeer doelmatig te zijn dat nectar afgescheiden zou worden, zodat de vliegen die in een bloem nectar aangetroffen hebben, daarna meer bloemen willen bezoeken en bevruchten.'

Terwijl ik mij het genoegen ontzeg deze laat 18e-eeuwse tekst te analyseren, wijs ik erop hoe uitgaande van natuurwetenschappelijk ontoelaatbare standpunten niettemin natuurwetenschappelijk waardevolle gegevens aan het licht komen.

Vruchtzetting, zei Sprengel, is het gevolg van de aankomst van de olie-achtige vloeistof die de stuifmeelkorrels meebrengen, zoals Kölreuter had ontdekt. Stuifmeelkorrels zijn kleverig en dit is niet zonder reden (de alchemistische bevruchtingstheorie brengt de oude *humor primigenius*-theorie weer in gedachten).

Stamper en meeldraden van dezelfde bloem kunnen op verschillende tijden tot rijpheid komen, zodat een bloem niet door eigen stuifmeel bestoven en bevrucht wordt. Dit verschijnsel zal dichogamie heten. Als de meeldraden het eerst rijp zijn heet de bloem androgynisch en als stempel eerder ontvankelijk is dan de meeldraden rijp zijn, heet de bloem gynandrisch.

Deze twee termen wijzigde F. Delpino (1833–1905) naderhand in proterandrisch en proterogynisch (*Ulteriori osservazioni*; 1868–1874) en zo bleven ze gangbaar.

Omdat heel veel bloemen van gescheiden geslacht zijn en waarschijnlijk even zoveel tweeslachtige bloemen dichogamist, schijnt de natuur in het algemeen niet te wensen dat bloemen door eigen stuifmeel bevrucht worden. Aldus Sprengel.

Het voornaamste Engelse onderzoek over bestuiving en bevruchting deed T.A. Knight; hij probeerde cultuurplanten en -dieren te verbeteren (1799–1823). Hij rapporteerde over gecontroleerde bestuivingsresultaten bij groenten (*An Account of Some Experiments . . .*; 1799) en over cross-breedings (Some remarks on the Supposed Influence of the Pollen . . .; 1823). Knight had veel met erwten gewerkt.

Sprengels mening, dat bevruchting door eigen stuifmeel door de natuurlijke rangschikking en fysiologie van de genitalia slechts zelden bevorderd wordt, werd gesteund door Knight. De laatste voegde na zijn eigen proeven dertig jaar later een belangrijke conclusie toe aan Sprengels bevruchtingstheorie.

Kruisbestuiving moet plaatshebben tussen planten van dezelfde soort – zo wil het de natuur – maar mag toch niet beperkt blijven tot stuifmeeluitwisseling tussen bloemen op dezelfde plant. 'Geen plantegroep kan zichzelf veel generaties achtereen bevruchten en fertiel blijven,' schreef Knight.

Later wijzigde Darwin die uitspraak. Een 'eternity of generations' leidt inderdaad bij zelfbestuiving tot steriliteit en daarom is nu en dan, perhaps at very long intervals, kruisbestuiving geboden tussen planten van dezelfde soort.

Niemand weet hoe lang een 'eternity' duurt of wat 'very long intervals' zijn. Ik citeer

deze vaagheden niet terwille van kritiek – alle Darwinistische evolutiestellingen steunen noodzakelijk op onnauwkeurige maten, hoeveelheden en tijdsruimten – maar omdat Darwins niet-experimenteel bevestigde erkenning van Knights wet door zijn halfhartigheid verraadt dat hij zeer wel begreep wat aan de hand was. Een noodzaak voor kruisbestuiving bedreigt immers het voortbestaan van nieuwe variaties, de hoeksteen van zijn afstammingsleer.

Robert Brown had Darwin in 1841 op Sprengels werk gewezen. Brown had jarenlang de bestuiving van orchideeën en Asclepiadaceae bestudeerd, en Sprengels waarnemingen ontmoet tijdens zijn literatuuronderzoek. Darwin was druk bezig met bloembioogie en een boek vol betrouwbare waarnemingen was hem van harte welkom.

Een kleine mededeling (1858) over in 1857 uitgevoerde proeven betreffende het effect van gecontroleerde bestuiving op de zaadvorming van bonen – planten die door gaasnetten verstoken bleven van insektenbezoek – is Darwins eerste bijdrage aan de bestuivingsbiologie. Daarna verscheen in 1862 een klassiek boek, *Fertilisation of Orchids*, waarin Darwin insektebezoek en bloembouw in die familie uitwerkte.

Sprengel had (her)ontdekt dat de stijlen in *Primula*-bloemen verschillen in lengte en kon daar geen gevolgtrekking aan verbinden. Darwin wel.

Een verhandeling over bestuivingsresultaten bij heterostylie (de term is afkomstig van F. Hildebrand, 1867) introduceerde de legitieme bevruchting. Darwin had de dimorfie van *Primula veris* onderzocht – kort- en langstijlige bloemen – en gevonden dat stuifmeel afkomstig uit helmhokjes geplaatst op gelijke hoogte met de stempel in de bloembuis een aanmerkelijk hoger aantal kiemkrachtige zaden opleverde dan bestuiving uit hoger of lager geplaatste helmknoppen (illegitieme bestuiving). Illegitieme nakomelingen van *Primula veris* zijn niet alleen minder talrijk, maar bovendien minder goed tegen milieu-eisen opgewassen. (*The Variation of Animals and Plants . . .*, 2e editie, 1875 en *The Different Forms of Flowers . . .*; 1877.) Heterostylie-onderzoek werd een kortdurende mode. J.P.E. Vaucher bij voorbeeld vond in 1877 trimorfie bij Kattestaart (*Lythrum*).

In de laatste decennia van de 19e eeuw keek men, in het licht van Darwins afstammings-theorie, met nieuwe ogen naar de levende natuur. De tegenstanders zochten naar feiten om verweer op te doen steunen en de voorstanders zagen in elke biologische relatie een bevestiging, direct of indirect, van de leer der doelmatige aanpassingen. Het onderzoek in het veld en laboratorium voerde de Darwinisten steeds tot een bevestiging van het Darwinisme, omdat men daarvan uitgaande het onderzoek had ondernomen en de waarnemingen had gedaan. Zoveel bevredigende resultaten stimuleerden het onderzoek van de natuur als nimmer tevoren. Als fraai voorbeeld van Darwinistische natuurlijke historie noem ik H. Müllers werk.

14. Bloembioogie tijdens en na Darwin

Hermann Müller (1829, Mühlberg (bij Erfurt) – 1883, *ibid.*) was een zoon van een dominee en werd door zijn zeven jaar oudere broer Fritz (XII.43) in de plantkunde ingewijd. Hij studeerde natuurwetenschappen, verdeelde zijn aandacht tussen mossen en insekten tot dat hij Darwins *Ontstaan der Soorten* en daarna diens orchideeënboek gelezen had. Na 1865 bracht Müller verrukt, onvermoeibaar, de bloembouw en -fysiologie in samenhang met het leven van de insekten. Zijn werkterrein was het Duitse middengebergte en vooral de Alpen. Met veel meer nadruk dan zijn voorgangers bestudeerde hij de bloembezoekers,

ter plaatse, op heterdaad. Het identificeren van zo veel insectegroepen kan één onderzoeker alleen niet volbrengen en Müller kreeg hulp van een half dozijn entomoloog-specialisten.

Omdat hij een fervent Darwinist was kwam zijn baan als Oberlehrer aan het Realgymnasium in Lippstadt (Westfalen) ernstig in gevaar. Darwinisme gold in het Duitsland van de jaren zeventig als oorzaak van de politieke onrust en als staatsgevaarlijk.

In een reeks voorbeeldige publikaties en boeken (*Die Befruchtung der Blumen*, 1873; *Die Wechselbeziehungen . . .*, 1879; *Die Alpenblumen*, 1881) maakte Müller zijn waarnemingen bekend. Uit talloze gegevens leidde hij wetmatigheden af.

De kleur, geur, vorm (lokbloemen, Schauapparate), plaatsing en het aantal van de bloemen staan nauwkeurig in relatie met reuk- en gezichtsvermogen, bewegingen en levensgewoonten van de bezoekende insecten. De bloemstructuur is steeds op de bezoeker afgestemd. Aan bloemvormen kan men herkennen bij welke dag-, nachtvlinders, wespen, bijen, galwespen, vliegen zij behoren. Müller zag een reeks van toenemende aanpassingen, beginnend bij windbestuivers (stuifmeelbloemen) en vervolgens bloemen met geëtaleerde, half en geheel verborgen nectar, Dipteren-bloemen, Wespen/Bijen-bloemen, Bijen/Vlinder-bloemen en ten slotte Vlinder-bloemen. De individuele variaties van foeragerende insecten leiden tot een verhoogde nectarbuit voor sommige insecten die bij toeval beter aangepast zijn en daar volgt evolutie op. Kruisbestuiving zou de voornaamste bewerker van die evolutie zijn, meende Müller, die geloofde dat Darwin het met hem eens was. Insecten, zei Müller, brengen de kruisingen tot stand en zijn, onbewust, op dezelfde manier werkzaam als de kwekers van huisdieren en cultuurplanten.

Eigenhandig gemaakte, bijzonder fraaie structuurtekeningen van verse bloemen illustreren Müllers uitvoerig gedetailleerde studies (o.a. bloembezoekerslijsten), alle behorende tot de beste 19e-eeuwse veldbiologische onderzoeken.

Kritiek op zijn conclusies kwam bij voorbeeld van G. Bonnier (1853–1922) een voor-
aanstaand kenner van de Alpenflora, die in 1879 betoogde dat Müller aan uitwendige oorzaken en invloeden toeschreef wat uit inwendige oorzaken voortvloeit. Bloemen, betoogde Bonnier, zijn doelmatig ingericht tengevolge van soorteigen organen en functies die door immanente levensprocessen tot stand komen. Het leven en overleven van planten is niet zo geworden – en is niet zoals het is – ter wille van andere organismen. Bloembouw geeft bovendien niet steeds de doorslag voor insectbezoek. *Reseda* is bij insecten zeer in trek en de bloem is het aankijken niet waard, terwijl de spectaculaire lelies nauwelijks insectbezoek ontvangen. Eigenlijk is nectar, verklaarde Bonnier, een uitscheiding passend in het eigen metabolisme van de plant [Aristoteles, Malpighi] en is het geen lokmiddel voor insecten die welbeschouwd niet echt bij bloemstructuren aangepast zijn.

F. Delpino (1833, Chiavari – 1905, Napels), hoogleraar voor plantkunde in Genua (1875–1884), Bologna (1884–1893) en Napels (1894–1905) onderzocht veel relaties tussen levensgewoonten van planten en dieren: plant en dier (myrmecofilie), kruis- en zelfbestuiving. Hij deed goed werk over chorologie (verspreiding van vruchten en zaden) en viviparie (verschijning van kiemplantjes aan de moederplant). Omdat de Darwinisten het materialisme ter verklaring van levensverschijnselen als alvermogenend en toereikend beschouwden, bekritiseerde hij die misvatting. Darwinisme veronachtzaamt het bovennatuurlijk bestuur van immateriële levenseigenschappen. Toch wilde hij Darwinisme als natuurleer min of meer wel volgen, en in dat licht ontwikkelde hij gedachten over de evolutie van de plantestengel. Naast disciplines zoals fysiologie, anatomie en zo meer, bepleitte

hij een autonome leer van de levensverschijnselen, een theoretische biologie, en die tak van wetenschap zou kortweg 'biologie' behoren te heten. Dit laatste voorstel om de term 'biologie' een meer beperkte inhoud te geven vond geen steun; veel nieuwe termen die Delpino introduceerde voor zijn vaak baanbrekende onderzoek (bij voorbeeld myrmecofilie in 1874), burgerden daarentegen in.

P. Knuths standaardwerk *Handbuch der Blütenbiologie* sloot de eerste fase van de ontwikkeling van de bloembioogie af (5 delen, 1898–1905; het 4e en 5e deel door E. Loew). Loew had in 1895 een historische bloembioogie gepubliceerd. Alle gegevens staan bijeen; er is een lijst van meer dan 3500 publikaties over bloembioogisch onderzoek. Deze discipline nam daarna zozeer in omvang toe dat een bibliografie zoals Knuth vervaardigde, heden samengesteld, de omvang van de vijf delen zou vereisen.

De bloembioogie – in de tropen ijverig beoefend en daar gestimuleerd door Knuths wereldreis met inbegrip van een bezoek aan Buitenzorg (1899) – wierf in de 20e eeuw vele honderden onderzoekers, zowel buiten als binnen de laboratoria. In ecologisch (bij voorbeeld biologische ziektebestrijding en natuurbeheer), taxonomisch, genetisch, fytochemisch en evolutie-onderzoek bleek bloembioogische informatie vaak onmisbaar en altijd van belang.

15. Hofmeister bewijst door de bevruchting de samenhang van het plantenrijk

Van oudsher werden varens sporen vrijwel zonder uitzondering als zaden beschouwd (p. 185). Malpighi beschreef en tekende varens porekapsels in 1681, vermeldde hoe sporen uit de kapsels ontsnapten en vergeleek ze met de zaden van hogere planten. Morison liet de sporen van Tongvaren (*Phyllites scolopendrium*) kiemen en zag uit dat zaad jonge plantjes verschijnen (1699); Cesalpino twijfelde niet of sporen zijn zaden.

Een uitbreiding van vermoedens over varenbevruchting werd gepubliceerd door J. Hedwig (1784). Hij bescheef haren met gezwollen top (die op veel varenbladeren voorkomen) als ♂ organen, hetgeen J.J. Bernhardt's 'ontdekking' van de bevruchting bij varens kan hebben beïnvloed. Waarnemingen op de onderzijde van bladeren van Amerikaanse Eikvaren (een geteelde siervaren) hadden Bernhardt (met enig voorbehoud) overtuigd dat de korreltjes (runde Körperchen) bij de bladrand stuifmeel en de vliesjes bij het bladmidden stempels zijn. Deze dromerij bewijst vooreerst dat Bernhardt geen Eikvaren (*Polypodium*) bestudeerd kan hebben, maar de foute identificatie is van geen belang, want zijn 'vondst' wekte geen belangstelling.

G.F. Kaulfusz (1786–1830), hoogleraar voor de plantkunde in Halle, ging zorgvuldiger en meer experimenteel te werk. Hij 'zaaide' sporen van *Pteris serrulata*, een veel als kamerplant gekweekt varentje uit Oost-Azië, op watten en op glasplaatjes en was voor het eerst in staat een goede beschrijving te maken van de groene schijfjes waaruit later de eerste varenblaadjes ontspruiten. De schijfjes vertegenwoordigen de zaadlob van de hogere planten, zo hadden voorgangers uitgelegd en Kaulfusz sloot zich daarbij aan (1828).

Mirbel maakte in 1802 bekend dat bladloze planten geen zaadlobben hebben en dat bladdragende planten een of twee (of meer) cotylen bezitten. De Jussieus naam *Acotyledones* houdt hiermee verband en tevens zullen, volgens Mirbels regel, algen en zwammen geen en mossen en varens wel zaadlobben hebben. Mirbel had de varenvoorkiem goed bekeken, de hartvorm vastgesteld en gezien hoe het jonge plantje in de harttop (bocht) verschijnt, precies zoals de leer van het plantehart voorschrijft. Eén zaadlob dus, en Mir-

bel rekende de varens tot de Eénzaadlobbigen.

Sprengel (1804) en Rudolphi (1807) bedachten variaties, want zij meenden in de gelobde voorkiem twee zaadlobben te bespeuren en Nees, de Naturphilosoph, opperde nog een weidsere visie: 'de varen (die een stengel bezit) ontspruit als het ware aan een levermos en volgt de weg naar het rijk der palmen'. Merk op dat Nees dit perspectief in 1820 ontwierp en Darwins boek over de afstamming pas in 1859 verscheen.

Niemand twijfelde aan de zaadnatuur van sporen, ook Naegeli niet toen hij in 1846 op de voorkiem van varens organen waarnam waar Spiralfäden uit te voorschijn kwamen die wegzwommen. Een bevruchtende uitwerking kunnen ze niet hebben, verzekerde hij, want ze worden op de zaadlob gevormd. Sporen waren en bleven zaden.

Michaël Hieronymus Suminski ('Jeroen'; 1820–1898) studeerde in Berlijn en in Greifswald waar hij de levensgeschiedenis van varens onderzocht, in het bijzonder van *Pteris serrulata*. Hij verdiende zijn verheffing tot graaf (in 1843, zodat hij Leszczyc-Suminski kwam te heten) met zijn bericht in de Abhandlungen van de Berlijnse Akademie (Zur Entwicklung der Farnkräuter; 1848). Hij had op natte voorkiemen Spiralfäden zien zwemmen, een Keimsackhöhle zien binnendringen waarna één in leven bleef en de andere te gronde gingen terwijl het varenembryo zich daarna ontwikkelde. Suminski was met levend materiaal naar de Berlijnse universiteit gekomen en had de feiten o.a. aan Ehrenberg en aan Link gedemonstreerd die enthousiast Suminski's publikatie verwelkomden. Jeroen constateerde dat voordat uit een spore een nieuwe varenplant opgroeit een als Mittelgebilde auftretende Vorkeim (een voorkiem als schakel) onmisbaar is, een zoals hij zei, zelfstandig levend plantje. Beter en eerder dan al zijn tijdgenoten heeft Wilhelm Hofmeister de verreikende consequenties van Suminski's ontdekking begrepen.

De vader van Wilhelm Hofmeister (1824, Leipzig – 1877, Leipzig/Lindenau) was niet alleen muziekboekuitgever en instrumenthandelaar, hij was ook een ijverige plantenliefhebber, verzamelde een herbarium en hij bezat een kleine botanische tuin. Zijn muzikaal begaafde zoon verzamelde kevers en vlinders, dieren met een scherp gefaseerde levenscyclus, met metamorfozen.

Wilhelm ging, na enige scholing (Realschule), naar Hamburg in 1839, in de leer als voltontair bij een zakenrelatie. Intussen studeerde hij op eigen kracht wiskunde en natuurwetenschappen, joeg op vlinders en kwam in contact met G. Reichenbach, de orchideeënspecialist, die hem aanmoedigde biologie te gaan studeren. Teruggekeerd in Leipzig (1841) las Wilhelm Schleidens Grundzüge (VII.34) en was tot de botanie bekeerd. Na enige jaren behoorde hij tot de meest vooraanstaande plantkundigen van Duitsland, waar de plantkunde in de 19e eeuw bloeide zoals nergens elders ter wereld. De universiteit van Rostock verleende aan Wilhelm Hofmeister in 1850 het eredoctoraat, toentertijd nog een universitaire erkenning van bijzondere wetenschappelijke verdienste. Daarmee in aansluiting volgde het lidmaatschap van de Saksische Akademie.

Hofmeisters professoraat in Heidelberg rustte op zijn betekenis als geleerde, want hij had geen universitaire examens gedaan. Hij dankte zijn ontdekkingen aan jaren van onderzoek, 's ochtends tussen vier en zes uur, waarna hij zijn zaken als Musikalienhändler moest behartigen. Als opvolger van Von Mohl (VII.24), zijn vertrouwde collega die hem dikwijls ter zijde stond, ging Hofmeister in 1872 naar Tübingen. Het baanbrekende werk was toen al gedaan.

Van Hofmeisters leerlingen noem ik H. de Vries (1870, Heidelberg) en K. von Goebel, die in München hoogleraar werd voor de plantkunde (1891–1931) en daar de rijk voorziene Botanische Tuin tot ontplooiing bracht.

Als eerste artikel schreef Hofmeister over bevruchting bij Oenotheraceae (1844). Zeven soorten, microscopisch onderzocht, bewezen dat het embryo zich uit het *ovum* (eicel) in de embryozak ontwikkelt en niet, zoals de pollinisten (Schleiden) beweerden, uit de inhoud van de stuifmeelkorrelbuis. Dit bevestigde de waarnemingen van Amici en van Von Mohl. Hofmeister meende dat de pollenbuis gesloten bleef en dat bevruchting volgde op een diffusie van de inhoud door de celwanden (een nagalm van de aloude bevruchtingsvloeistof-traditie).

Nadere studies leidden tot de klassieke publikatie *Entstehung des Embryo der Phanerogamen* (1849). Op grond van een vergelijkend onderzoek van het zaadbeginsel van 40 soorten (19 plantefamilies, Een- en Tweezaadlobbigen) kon Hofmeister aantonen dat in de embryozak van Fanerogamen bij rijpheid gewoonlijk een *ovum* (eicel), twee synergiden en drie antipodiaalcellen aanwezig zijn, dat grassen meer dan drie antipodiale cellen bezitten, hoe het endosperm zich ontwikkelt, hoe de 'suspensor', en hoe het embryo. Hij was een uitstekende, accurate tekenaar en 14 prachtige platen ondersteunden zijn heldere beschrijvingen.

Celvorming bracht Hofmeister in verband met kernelingen (VII.35). Suminski's mededeling bekritiseerde hij, vooral omdat hij een pollinistisch vooroordeel opmerkte in Suminski's bewering dat de Spiralfade zich tot embryo ontwikkelen zou. Daarbij merk ik op dat de term Keimsackhöhle en niet Archegonium gebruikt werd, ofschoon G.W. Bischoff al in 1835 voor het ♀ orgaan van bladmossen die naam had voorgesteld. Bischoff (1797-1854) was in Heidelberg de hoogleraar voor de botanie, een voortreffelijk plantemorfoloog (volgeling van de Goethese bladtheorie) en kryptogamenkenner. Hij bedacht *antheridium* en *archegonium* maar betrok deze termen op de bladmossen, zodat zij eerst jaren later algemene betekenis kregen toen, dank zij Hofmeister, begrepen werd dat homologe genitalia in het hele plantenrijk voorkomen.

Als aanvullende voetnoot bij zijn embryologie van 1849 noteerde Hofmeister dat Coniferen-embryo's zich in veel opzichten vergelijkbaar ontwikkelen met de sporekieming en embryovorming van Wolfsklauwen (Lycopodiaceae) en de heterospore varens (die toen als Rhizokarpeae bekend stonden: *Pilularia*, *Salvinia* en *Selaginella*).

Schleiden had de mega- en de microsporen van de Rhizokarpeae bestudeerd en meegedeeld dat de megasporen kiemplantjes worden. De microsporen, schreef Schleiden, 'keimen' zoals stuifmeelkorrels. De kiembuis (Keimschlauch) dringt de Kernwarze (het megasporeprothallium) binnen en begint daar de embryonale ontwikkeling (1837) vervolgte Schleiden, de pollinist.

Hofmeister kon aantonen dat Schleidens Keimschläuche in werkelijkheid archegoniumcellen zijn en dat de kiemplant zich uit de eicel (die hij in het archegonium kon aanwijzen) ontwikkelt, een ontwikkeling die volgt nadat de Spiralfäden uit de microspore te voorschijn gekomen zijn en het archegonium hebben bereikt. Géén pollinisme, maar Schleidens gelukkige vergelijking, een toevallige treffer, mag gesignaleerd worden: de microspore is biologisch de gelijke van de stuifmeelkorrel.

Nog in hetzelfde jaar gaf Hofmeister een vergelijkend overzicht van de Fruchtbildung en Keimung van hogere Kryptogamen (Bot. Zeit. 7), te weten van bladmossen, varens en Coniferen, en hij wees de heterosporie van de Rhizokarpeae aan als de sleutel tot het begripen van de levenscyclus van de Fanerogamen.

Hofmeister definieerde de generatiewisseling spoedig daarna in een boekrecensie (Flora 1850, vol. 33); in hetzelfde jaar waarin Thuret de ♂ en ♀ organen van de Tongvaren (*Scolopendrium*) onverbeterlijk beschreef en afbeeldde (X.24).

Het jaar 1851 is het begin van de moderne plantkunde, een nieuw ontwikkelingsniveau voor zover het anatomie, ontogenie, morfologie en taxonomie betreft, dank zij Hofmeisters *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen*.

Het onderzoek dat Suminski verrichtte, had Hofmeister herhaald en bovendien nog drie andere varengenera onderzocht die dezelfde levensloop bleken te volgen. In totaal had hij 15 kryptogame genera bestudeerd, de generatiewisseling uitnemend beschreven en zijn veelzijdige, gedetailleerde tekst met 33 fraaie platen geïllustreerd; zorgvuldige literatuurgegevens completeren de verhandeling.

Vast is komen te staan dat de generatiewisseling van levermossen, bladmossen, varens (al dan niet heterospor), Paardestaarten (*Equisetaceae*) en Wolfsklauwen (*Lycopodiaceae*) homoloog is. Het *sporogonium* (sporekapsel) van de bladmosplant is een bevruchttingsresultaat gelijkwaardig aan het sporedragende varenblad, en de bladmosplant dus homoloog met een voorkiem zoals van een varen. Pilvaren (*Pilularia*), Vlotvaren (*Salvinia*) en *Selaginella* verduidelijken de samenhang van kryptogamen met Naakt- en Bedektzadigen. De ♀ organen van *Equisetum* had hij niet kunnen opsporen, maar in *Beiträge zur Kenntnis der Kryptogamen*, enige jaren later (1855) kon hij de lacune vullen.

Van heterospore Rhizokarpeae brengen de megasporen voorkiemen (gametofyten) voort met archeconiën, en de microsporen voorkiemen met antheridiën. Deze voorkiemen blijven geheel of gedeeltelijk binnen de sporewand. Van Naakt- en Bedektzadigen (*Gymno- en Angiospermae*) is de megaspore de embryozak en deze bevindt zich in het megasporangium, dat hier de naam zaadknop (of zaadbeginsel) draagt; de megaspore verlaat het megasporangium niet. Het prothallium (voorkiem) ontwikkelt zich binnen de megaspore en heet van Naaktzadigen endosperm. Bij Bedektzadigen is het prothallium echter niet meer dan de embryozakcellen. De stuifmeelkorrels zijn met microsporen gelijk te stellen en hier is het prothallium de pollenbuis en de dochterkernen van de korrelkern.

De 1862-editie van *Vergleichende Untersuchungen* bevat Hofmeisters slotsom, dat de bloemdragende planten de voortzetting zijn van een reeks die met Coniferen en *Cycas*-achtigen eindigt (vaatkryptogamen → mossen → levermossen → kranswieren (*Characeae*)). Deze uitspraak vond zijn echo in de plantensystematiek van de Duitse school die pas in de tweede helft van de 20e eeuw zijn leidende positie moest afstaan aan de Angelsaksische school.

De sporevoortbrengende generatie (sporofyt) wordt naar afmeting en mate van autonomie groter in omgekeerde volgorde vergeleken met de genitalia-dragende generatie (gametofyt). Bloemplanten hebben in het hele plantenrijk de kleinste gametofyt die bovendien het meest van de sporofyt afhankelijk is.

Misschien, zei Hofmeister, zullen eens gewimperde bevruchtende elementen in de pollenbuis aangetroffen worden – het was een vermoeden dat bij Cohns hypothese aansluit. Cohn, zoekend naar Origins volgens de Darwinistische richtlijnen, wilde in 1871 een gewimperde (zwemmende) cel als begin van het (latere) plantenrijk beschouwen. Zover ging Hofmeister nooit. Hij hield zich strikt bij de waargenomen en controleerbare feiten, trok daaruit bewijsbare conclusies en hield zich daarom niet met evolutietheorieën bezig. Overigens verdient aantekening dat Japans onderzoek tot de ontdekking van de gewimperde antherozoiden leidde, van *Ginkgo* door S. Hirase (1895) en van *Cycas* door S. Ikeno (1896).

Het spreekt vanzelf dat Hofmeisters magistrale ordening van het plantenrijk, de verbindende homologie van de alomtegenwoordige generatiewisseling, aanleiding gaf tot allerlei

speculaties over afstamingsvormismen. Darwins theorie, die acht jaar later verscheen, maakte geen gewag van Hofmeesters ontdekkingen en Darwin heeft ze nooit nader in beschouwing genomen. De generatiewisseling kan overigens met tenminste even goede argumenten als strijdig met het Darwinisme worden uitgelegd als een bevestiging daarvan.

16. *Stuifmeelkorrels in de 18e en 19e eeuw*

Omstreeks het begin van de 18e eeuw nam overal de belangstelling voor stuifmeel snel toe; Camerarius had met zijn *Epistola* (VI.20) het sein gegeven.

Samuel Morland (1625–1695), Master of Mechanicks van Karel II, schreef over de onderdelen en het nut van bloemen in deel XXIII van de *Philosophical Transactions*. Zijn lezers vernamen dat bloempoeeder (*farina*) door regen en wind omlaag gedreven door de stijlbuis de plek bereikt waar het embryo in de poederkorrels zijn groei beginnen kon.

Hoe Vaillant het voortouw nam bij de verkondiging van de plantaardige seksualiteit wordt vermeld in VIII.11. Hij sprak Morland en diens geestverwanten tegen. De stijl is massief, volstrekt ondoordringbaar voor stuifmeelkorrels. De bevruchtende damp daaruit (la vapeur de l'esprit volatil) bereikt de zaadbeginsels.

Met het diep purper gekleurde pollen van *Papaver orientalis* bewees Vaillant zijn standpunt. Op en in de bovenrand van de stempel is de stuifmeelkleur duidelijk zichtbaar. Daar beneden blijft het weefsel wit. Zo diep kan het stuifmeel dus niet komen en, bovendien, hoeveel korrels zouden wel niet moeten passeren om zo veel *Papaver*-zaden tot ontwikkeling te brengen. Een bevruchtende *spiritus* moet daarom uit het pollen afdalen tot in de holte van het vruchtbeginsel (1717): *aura seminalis* bij planten.

Patrick Blair (1666?–1728), een Schotse arts, deelnemer aan de mislukte opstand van de Schotten (1715) tegen George I, werd vanwege zijn botanische verdienste begenadigd en schreef verhandelingen die historisch van betekenis bleven: *Botanick Essays* (1720) en *Pharmaco-botanologia* (1723–1728). Blair steunde Vaillant in 1720 en kon nog iets bijzonders meedelen. De 'prolificke virtue' of 'virificke effluvia' van het stuifmeel wordt door een sapkringloop meegevoerd door deswege een weinig verwijde transportbuisjes: zaadaderen bij planten.

De hoogleraar in Cambridge (1724–1732), Richard Bradley (1688–1732), had vrijwel dezelfde opvatting en bevestigde Camerarius' uitkomsten na een proefneming in zijn tuin. Voor zij zich geopend hadden ontdeed hij 12 tulpebloemen van hun meeldraden. Zij vormden geen zaad, terwijl 400 niet-gecastreerde tulpen alle overvloedig zaad droegen (1717). Bradleys tulpen wijzen op zijn belangstelling voor de Hollandse tuinen, waar hij veel geneeskrachtige en bijzondere gewassen aantrof en waar door Ruysch (p. 308–310) tweemaal per week werd onderwezen. Bradley heeft er ongetwijfeld van geprofiteerd. De Engelse moestuinen prees Bradley, omdat zij Engels waren en veel nuttige planten bevatten, en de Franse keurde hij af omdat zij Frans waren en weinig meer dan kruiderijen voor slaatjes en vruchten opleverden. Van zijn ijver getuigen goede publikaties (over vetplanten) en zijn experimenten om door uitheemse planten op inheemse te enten hun weerstand tegen het klimaat te vergroten. Hij geloofde op die manier ook nieuwe soorten te kunnen kweken, want hij bespeurde variaties door invloed van de onderstam. Aan stuifmeel schreef Bradley een 'magneticke virtue' toe, die zaadvorming oproept. Zijn betiteling van de pollenkracht laat het beste zien wat deze groep onderzoekers bewoog: de wens Newtons zwaartekrachtmodel – een onzichtbare materie-beweger – toe te passen ter ver-

klaring van raadselachtige bewegingen van levende materie.

Aan de overzijde van de Atlantische Oceaan onderzocht J. Logan (1674–1751), een Ier die in 1701 gouverneur (en opperrechter) in Pennsylvania werd, stuifmeel. Hij bestudeerde windbestuiving in 1714 en experimenteerde met Lelieachtigen en met maïs. Door ♀ maïskolven met mousseline te omhullen of door ♂ aren te verwijderen probeerde hij de invloed van windbestuiving vast te stellen. In Leiden verscheen het verslag van zijn bevindingen vijfentwintig jaar later (1739).

In dat zelfde jaar zag Bernard de Jussieu (X.20) de stuifmeelkorrels van *Acer negundo* in water ondergedompeld, barsten. John Turberville Needham, wiens samenwerking met Buffon in VIII.10 en IX.18 ter tafel komt, bedreef ijverig de microscopie en zag, op zijn beurt, hoe stuifmeelkorrels in water barsten en heel kleine bolletjes ontsnappen. Op de bestoven stempel zag hij overeenkomstige gebeurtenissen. De stuifmeelbolletjes moeten wel bevruchtende materie zijn, die door de stijl heendringt naar de zaadbeginsels (An Account . . . Microscopical Discoveries; 1745). Needhams boekje trok sterk de aandacht; een herdruk was binnen een jaar nodig.

Met deze gang van zaken was Ch. Alston (1685–1760) zeker niet tevreden. Hij was professor in Edinburgh (1716–1760) en vooral toen Linnaeus' leer van de plantaardige seksen in het geding kwam, voelde hij bezwaren. Experimenten met tulpen toonden hem Linnaeus' dwalingen aan. Twee tulpen droegen, na verwijdering van de meeldraden, rijkelijk zaad. Bovendien vond hij windbestuiving onzinnig. Enten en stekken leveren immers overvloedig vruchten en daar komt geen bestuiving aan te pas (1750).

Ph. Miller (1691–1771) was als hovenier (superintendent) in de apothekerstuin Chelsea (Physic Garden) onvermoeibaar werkzaam (1722–1770), een uitstekende plantenkenner en -waarnemer. Een reeks standaardpublicaties over gekweekte planten staat op zijn naam. De meest belangrijke is Gardener's Dictionary, een internationaal gezaghebbend handboek (1731) dat in de 8e editie de Linneaanse naamgeving volgde (1768). Terecht noemde Linnaeus hem *hortulanorum princeps*, een oordeel dat algemeen bijval vond. Miller was een der eersten in Engeland die het Linneaanse systeem aanvaardde en het systeem van de Tournefort en van Ray (X.11–X.14) liet varen. Hij vond een oplossing voor de botsende tulpeproefresultaten van Alston.

Stuifmeel bevrucht, verklaarde Miller. Kweek ♀ spinazieplanten geïsoleerd van ♂ planten en zij dragen niet anders dan loos zaad. In 1751 deelde hij mee dat bijen die stuifmeel vervoeren op de stempels van gecasteerde tulpen neerstrijken en daar stuifmeel achterlaten.

Het verdient aandacht dat Linnaeus – die meer dan alle andere biologen betrokken was bij de kwestie van seksualiteit van planten – in 1751 aan het meest antieke standpunt vasthield. Na een overzicht van vroegere auteurs verklaarde hij dat de pollenkorrel scheurt en een *aura seminalis* (zaadlugt: zo genoemd door Swammerdam) afgeeft die door de *humor* (stempelvocht) opgenomen wordt (*Philos. Bot.*, Aph. 145).

Een nieuw gegeven was Kölreuters bericht in 1761, dat uit in water zwevende stuifmeelkorrels uiterst dunne, snel zich verlengende buisjes te voorschijn komen. Kölreuter onderzocht stuifmeelkorrels geduldig en langdurig (VIII.12) en zijn gedachten over het olieachtige stempelvocht werden hiervoor beschreven, een theorie die van Paracelsus en de alchemisten stamt. Adanson (X.21) geloofde aan Vaillants 'esprit volatil' als bevruchter, maar corrigeerde zijn bewering over de massieve stijl. Soms is een stijl hol, zoals Geoffroy bij de witte lelie heeft gevonden, maar toegegeven, in de regel is de stijl toch massief. Eén stuifmeelkorrel op de stempel gevallen is voldoende om te bevruchten.

De korrels bevatten (par hypothèse) de embryos, maar hoe moeten die nu de stijl passeren? Welnu, de stuifmeelkorrels barsten en zo komt een olieachtige stof (matière huilleuse) vrij die zich op de stempel met het stempelvocht vermengt. Dit mengsel vervoert een vapore fécondante, een bevruchtende damp, die in het ovarium aangekomen de niet-bevruchte kiemen aantreft en deze worden *ovula*. Adanson en Kölreuter losten het bevruchttingsprobleem bij planten op dezelfde manier op, met een voor alchemisten smetteloze redenering. Adanson ontleende zijn mening aan Bernard de Jussieu, zijn huisheer en leidsman, die in 1739 gezien had hoe uit de barstende korrels een 'sorte de liqueur séminale' ontsnapte, weliswaar in water, maar vermoedelijk toch ook indien zij op de stempel liggen.

C.F. Wolff (IX.19), verdediger van ovisme en epigenese, legde in 1759 uit dat pollen het meest volmaakte voedsel voor plantembryos is, dat hij met moedermelk wilde vergelijken. De voeding bereikt van de stempel uit de zaadbeginsels; er is geen sprake van bevruchting.

Dat moest FW. Gleichen-Russworm, die volijverig bezig was met de microscopische plantkunde en met bevruchting in 1764 tegenspreken. Stuifmeelkorrels moet men met spermatozoiden vergelijken. Hij tekende een stuifmeelbuis die uit een *Asclepias syriaca*-pollinium te voorschijn was gekomen, maar wist met die waarneming niets te beginnen (Auserlesene Microscopische Entdeckungen).

Bezig met de studie van celplasmastromingen – sinds Corti (p. 557) een Italiaanse specialiteit – plaatste Amici stempelharen van *Portulaca* (Postelein) onder zijn microscoop en deed een belangrijke ontdekking (1822). De aan de haren klevende pollenkorrels 'kiemden' en in de stuifmeelkorrelbuisjes bewoog plasma. Een jaar later publiceerde hij zijn vondst (Observations Microscopiques . . . ; 1823–1824).

G.B. Amici (1786, Modena – 1863, Florence), hoogleraar voor de wiskunde in Modena die in 1831 directeur van de Florentijnse sterrenwacht werd – het kleine observatorium is nog steeds in de Botanische Tuin van Florence te zien – hield zich zowel met de verbetering van optische instrumenten als met biologie bezig. Hij paste voor het eerst dekglasjes toe voor microscopische preparaten en vervaardigde het eerste vloeistof-immersie objectief; 1847). Zeer goed zoölogisch onderzoek deed Amici, vooral over spiervezels. Na zijn ontdekking van plasmastroming in stuifmeelkorrels zette hij zijn studie voort; hierop kom ik dadelijk terug.

In Engeland bestudeerde terzelfdertijd R. Brown stuifmeel als een van de vele botanische onderwerpen die hij met zekere hand aanpakte en uitwerkte.

R. Brown (1733, Montrose (Schotland) – 1858, Londen), op zoek naar bevruchtende elementen bij planten, ontdekte de Brownse beweging toen hij stuifmeelkorrels van *Clarkia* in water onderzocht. Het typeert de behoedzaamheid van Brown dat hij de bewegende bolletjes tussen de gebarsten korrels niet voor spermatoïde elementen aanzag, maar na enig nader onderzoek besloot dat de bolletjes een doorsnede van ten naastenbij 0,0001 mm hebben en als 'active molecules' buitelandse bewegingen uitvoeren. Zulke moleculen zijn in iedere materie aanwezig, verklaarde hij.

Toen hij Ph.P. King (1791–1856), een zee-officier die hem tijdens zijn botanische reis in Australië behulpzaam geweest was, een genoegen wilde doen door een plantengenus naar hem te noemen (Description of *Kingia*, a New Genus of Plants . . . ; 1825) benutte Brown de gelegenheid om de microscopische anatomie van de zaadbeginsels van Cycasachtigen, Coniferen en Bedektzadigen vergelijkend te bespreken en zodoende bekend te maken. Het zaadbeginsel (ovula) is een cellenknobbel (nucellus) op de vruchtbeginsel-

wand, omkleed door twee celmantels (integumenten) die aan de top niet vergroeid zijn (micropyle) en de embryozak bevindt zich in de nucellus. Dit alles groeit samen uit, na bevruchting, tot een zaad dat met de navel (hilum) de plek wijst waar het zaadbeginsel aan de zaadlijst (vruchtwand) gehecht was. De wortel van het embryo wijst steeds naar de micropyle en het kiemwit heet endosperm als het zich uit de embryozakcellen ontwikkelt en perisperm als het uit nucellusweefsel is voortgekomen.

Ter gelegenheid van zijn bevruchtingsonderzoek van Orchideeën en Asclepiadeae beschreef Brown hoe de pollenbuis door stempel- en stijlweefsel zijn weg omlaag aflegt om via de micropyle de *corpuscula* in de embryozak te bereiken (1833). Hetzelfde artikel bevat het bericht van Browns waarneming van de celkern (*areola* of *nucleus*). Mirbel (1808), Brongniart, Purkinje en Meyen hadden overeenkomstige waarnemingen gedaan, maar Brown was de eerste die overwoog dat deze korrelige, door een dun vliesje omgeven materie (granular matter held together by an enveloping membrane), gewoonlijk in elke plantecel zichtbaar aanwezig is en dat deze regelmatige aanwezigheid niet toevallig kan zijn. In pollenmoedercellen is aanvankelijk één kern en vervolgens zijn er vier per cel en ook is de celnucleus niet aan de celwand gehecht (plasma stroomt rondom). Schleiden herriep, toch wel onder de indruk geraakt van Browns mededelingen, zijn onjuiste uitspraken over celvorming vijf jaar later, in zoverre dat hij meedeelde dat elke nieuwe cel gevormd wordt in samenwerking met een celkern.

Zeven jaar voor Browns verslag had Brongniart beschreven hoe stuifmeelkorrels van allerlei plantesoorten op de stempel aangekomen 'kiemen', dat deze buisjes zich omlaag richten en het stijlweefsel binnendringen. Door de buisjes bereikt een zaadvloeistof de zaadbeginsels en Brongniart zag daarin spermatische korreltjes (granules spermaticques, Mémoire... Génération... Embryon, Ann. Sci. nat. 1826). Corda – hij verrichtte evenals Brongniart palaeo-botanisch onderzoek (XII.31) – stelde vast dat de stuifmeelkorrelbuis bij Coniferen over de zaaddragende kegelschub voortbeweegt en het zaadbeginsel bereikt (1838).

Onderzoek van Amici bij Orchideeën en bij *Cucurbita* (meloen) bewees dat het embryo voortkomt niet uit de top van de pollenbuis, maar uit het zaadbeginsel, na contact met de inhoud (? vloeistof) van de buis. De theorie van de pollinisten (IX.21; zie Möbius 1968: 346) wees Amici van de hand (1846). Schleiden die hem daarom op zijn gebruikelijke grove manier bekritiseerde, antwoordde hij slechts door hem een zelf gemaakte, zeer goed geslaagde microscoop ten geschenke te sturen (Amici's microscopen waren zeldzaam, kostbaar en de beste). Deze terechtwijzing, een Latijns gebaar in de beste traditie, heeft de Germaan niet begrepen.

Drie jaar later, in 1849, bevestigde Hofmeister Amici's mededelingen, maar ofschoon Schleiden zijn landgenoot aanmerkelijk omzichtiger bejegende dan de Italiaan, kon Hofmeister, die Amici aanmerkelijk aanvulde, Schleiden niet overtuigen.

Die Befruchtung der Phanerogamen door L. Radlkofer (1829–1927), buitengewoon hoogleraar voor de botanie aan de universiteit van München (gewoon hoogleraar 1863–1913) verscheen in 1856. Radlkofer verzekerde dat Meyen (VII.25) ten onrechte verondersteld had dat de inhoud van de pollenbuis zich met de inhoud van de embryozak verenigen zou als de top van de buis deze bereikt heeft. Dit zou vergelijkbaar zijn met een fusie (Kopulation oder Konjugation) zoals ook bij Wieren aangetroffen wordt. T.S. Cobbold (1828–1886), een Engelse zoöloog, en A. Henfrey (1819–1859), hoogleraar voor de plantkunde in Londen, hadden dezelfde fout gemaakt, zei Radlkofer.

Radlkofer had in Jena bij Schleiden microscoperen geleerd. Toen zijn leermeester zijn

preparaten en daarin ontegenzegglijk Keimbläschen in de zaadbeginsels en de verbinding van de blaasjes met de funiculus dadelijk na bevruchting onder ogen kreeg, moest Schleiden bakzeil halen. Mägdefrau (1973: 119) citeerde Radlkofers conclusie: 'De kiem van de Fanerogamen ontstaat als gevolg van veranderingen die in een in de zaadknop aanwezige cel – het kiemblaasje – door de invloed van de in de cel overgegangene inhoud van een in de nabijheid aangekomen pollenbuis, een invloed die het vermogen verleent de groei te beginnen.'

De uitspraak is allereerst de aandacht waard omdat het klassieke standpunt van Aristoteles en Theofrastos (toegevoegd vermogen tot vruchtzetting aan de ♀ geaarde plant) herhaald wordt. Vervolgens dat deze flexibele formule Schleiden de nederlaag deed slikken. Na nog eens vijf jaar, in 1861, erkende hij schoorvoetend zijn pollinistische vergissing.

Woorden genoeg in de jaren vijftig, maar een precies beschreven kennis van de gebeurtenissen bij de ontmoeting van pollenbuisstop en embryozak bleef uit. Ter verklaring van bevruchting bij Hogere Planten voerde Hofmeister aan dat deze het gevolg zou zijn van de overgang van pollenvloeistof uit de buis (exosmotische Uebertritt von Flüssigkeit, eine Exudation) naar de embryozak (1849). Dat was hetzelfde als de veronderstelling van Brongniart, twintig jaar geleden. Een studie van Schacht verankerde de impasse steviger.

H. Schacht (1814–1864), opgeleid als apotheker, studeerde bij Schleiden in Jena (1841–1842). Hij ontwikkelde zich tot een bekwame plantenhistoloog wiens oordeel onder collega's meetelde. Zijn *Die Pflanzenzelle* (1852) en *Der Baum* (1853) waren betrouwbare, gewaardeerde boeken, evenals het *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse* (1856–1859). Zijn zorgvuldige waarnemingen droegen bij tot de kennis van de celdeling en van cambiumvorming uit topmeristeen als inleiding van secundaire diktegroei. Zover was het echter nog niet toen hij zijn eerste grote verhandeling schreef als medewerker van Schleiden, een goed gecomponeerd en geïllustreerd stuk als antwoord op een door de Koninklijke Academie van Wetenschappen in Amsterdam uitgeschreven prijsvraag (*Entwicklungsgeschichte des Pflanzenembryon*). Schacht verdedigde daarin de Horkel-Schleidense Einstülpungstheorie: de gesloten blijvende pollenbuis duwt met zijn top, waarin het embryo zich bevindt, het celweefsel van het zaadbeginsel naar binnen, zodat het pollenembryo ingebed wordt. De bekroonde studie (in 1850 gedrukt) werd een obstakel voor een beter begrip van de biologie der stuifmeelkorrel.

Wat was zijn functie en welke verschijnselen begeleiden bevruchting bij planten? De Parijse Académie wenste duidelijkheid en schreef in 1861 een prijsvraag uit. De bevruchtende functie van stuifmeel stond vast. Gaf de inhoud van de pollenbuis het sein voor embryonale ontwikkeling? Hoeveel stuifmeelkorrels waren vereist? Twee antwoorden trokken de aandacht, dat van Godron en dat van Naudin.

A. Godron (1807–1880), hoogleraar in Nancy, publiceerde veel over de flora van Frankrijk, vooral van Lotharingen, de Vogezes, Picardië en het Mediterrane laagland (1854). Enig onderzoek over immuniteit, teratologie en plantenmorfologie staat op zijn naam. Zijn ervaring en proefnemingen hadden hem in 1859 overtuigd dat de natuurlijke soorten scherp begrensd en constant voortbestaan, dat variëteiten toevallig kunnen optreden en niet duurzaam zijn, en dat huisdierrassen kunstmatig in stand gehouden worden. Godron experimenteerde met ijver en volharding. Van een exemplaar van *Datura* met gladde in plaats van de gebruikelijke gestekelde vruchten, aangetroffen in een zaaïsel, kweekte hij dertien generaties met gladde vruchten, voorouders van de nog heden gekweekte doornappelvariëteit: *D. stramonium* var. *inermis*.

Kruisingen van soorten *Verbascum*, *Primula*, *Nicotiana*, *Digitalis*, *Antirrhinum*, *Linaria* en *Aegilops* zijn steriel en de oorzaak is, verklaarde Godron, het soortvreemde stuifmeel dat in de nakomelingen het stuifmeel doet mislukken. Bestuift men de hybriden met stuifmeel van een der stamouders, dan ontstaan levensvatbare zaden.

Dit bewijs van de invloed van stuifmeel ontkrachtte Godron door zijn gevolgtrekkingen. Nakomelingen van hybriden zijn sterk variabel. Zij herkrijgen in toenemende mate de kenmerken van de stamouders. Hij besloot dat abortieve stuifmeelkorrels niet steeds sterilitet veroorzaken, maar dikwijls een toeneming van de vegetatieve levenskrachten (vigueur végétative) der hybride planten, hetgeen ten koste gaat van een normaal functioneren van de geslachtsorganen. Een historicus mag hier met enig genoegen Aristoteles' budget-theorie vrij onverwacht ontmoeten, maar de Parijse Académie was weinig met het antwoord ingenomen en de prijs ging naar Naudin.

Aantekening verdient nog Godrons kruising van *Aegilops* en *Triticum*, die *Aegilops triticoides* opleverde. Een nieuwe kruising van de hybride leidde tot het ontstaan van *Aegilops speltoides*, een fertiele bastaard. De proef kan worden uitgelegd als bewijs voor de onhoudbaarheid van de stelling dat soorten uit verschillende genera niet fertiel kunnen kruisen en omgekeerd als argument dienen om *Aegilops* en *Triticum* als generisch identiek te beschouwen, en ten slotte nog als steun worden opgevat dat kruisbaarheid als criterium voor soort- of genusgrenzen niet toereikend is. Omvangrijke problemen, verbonden met Godrons proefresultaten zijn nog steeds niet opgelost en zal ik onbesproken laten.

Het onderzoek naar de herkomst van soorten verklaard volgens natuurwetenschappelijke wetten, was in de eerste helft van de 19e eeuw in volle gang en hield Naudin bezig. Een algemeen vermoeden was dat variëteiten misschien beginnende soorten zouden kunnen zijn. Variëteiten hebben echter, aan zichzelf overgelaten, de neiging hun bijzondere eigenschap te verliezen en terug naar de soortelijke vormen te keren. Misschien bevordert kruising (van variëteiten) het ontstaan van soorten. Proefnemingen zijn noodzakelijk; vele heb ik al vermeld.

Naudins kruisingsexperimenten bewezen nogmaals de éénvormigheid van de eerste generatie en de veelvormigheid van de daaruit voortkomende tweede generatie. Daarvan zijn sommige exemplaren weer nagenoeg gelijk aan de stuifmeel verschaffende voorouder en andere aan de bevruchte voorouder. Herhaalt men hetzelfde bestuivingsproces enige keren dan verschijnen planten die niet van de stamouders verschillen.

C. Naudin (1815, Parijs - 1899, *ibid.*) was aan het Muséum d'Histoire naturelle verbonden (Jardin des Plantes). Onvermoeibaar nam hij kruisingsproeven en hij had sinds 1855 gewerkt met Papaveraceae, Nyctaginaceae, Primulaceae, Solanaceae, Scrophulariaceae en Cucurbitaceae toen hij zijn verhandeling aan de Académie presenteerde die bekroond in 1863 verscheen (*Nouvelles Recherches sur l'Hybridité dans les Végétaux*). In 1877 werd hij directeur van de Jardin d'Acclimatisation op Cap d'Antibes, die Thuret (X.24) daar had ingericht.

Naudin constateerde dat zowel stuifmeel als eicel op de gedaante van de nakomeling-schap invloed uitoefenen. De eindfase, het hoogtepunt van de σ geaardheid (essence spécifique), wordt in het stuifmeel bereikt: daar is het soorteigene het sterkst ontwikkeld.

Hoe gaan de σ en φ essentia samen? Vermoedelijk bevat zowel pollen als zaadbeginsel de twee essentia, in verschillende verhoudingen, al naar het toeval wil. Een pollenkorrel die volkomen gevuld is met de vormende kracht van de σ voorouder kan soms een eicel treffen die eveneens met σ essentia gevuld is (en omgekeerd, beide met φ). Dit heeft opnieuw verschijnen van de σ stamouder ten gevolge en voor het overige hebben alle ont-

moetingen van min of meer verschillende verhoudingen van ♂ en ♀ essentia de intermediaire hybride vormen ten gevolge. Toeval bepaalt de resultaten van bevruchting. Soms keren enige exemplaren plotseling en zonder overgang geheel en al terug tot de stamouderlijke staat.

Zodoende: nieuwe soorten ontstaan niet uit variëteiten. Wilge- en Braamvariëteiten (*Salix* en *Rubus*) in de natuur bestudeerd, sterkten Naudin in zijn overtuiging. Focke die in 1856 de variaties van *Rubus*, *Lotus* en *Silene* als beginnende soorten wilde beschouwen, vergist zich: daar was Naudin zeker van.

De vraag van de Académie over het aantal benodigde stuifmeelkorrels was hiermee beantwoord: Zoveel als nodig zijn om het achteraf zichtbare resultaat te bereiken. Naudin bestoof *Mirabilis*-bloemen met drie stuifmeelkorrels. Hij koos *Mirabilis* omdat deze bijzonder grote stuifmeelkorrels heeft; de stamper herbergt slechts één zaadbeginsel. Drie korrels leverden een kiemkrachtig zaad. Twaalf bloemen bestoven met twee korrels, en zeventien bloemen met één korrel leverden met zijn twaalfen en met zijn zeventienen beide één zaad. De twee uit deze zaden verkregen planten werden kleinbloemig en groeiden slecht. Kortom, de algemene regel dat de nakomeling afhankelijk was van de hoeveelheid aangevoerde en aanwezige 'essence spécifique' paste op de gevonden resultaten; één korrel kan (gebrekig) bevruchten.

In de bevindingen van Naudin laten zich de Mendelse wetten aflezen. Naudins onderzoek bracht die wetmatige rangschikking van vererfde eigenschappen niet aan het licht omdat Naudin het ♂ en het ♀ als een (abstracte) samenhang, een Platonische Idee, behandelde, de samenhang kenbaar door het verkregen kenmerkencomplex. Mendel koos weinig (een of twee) 'verschilkenmerken' die hij als goed onderscheiden kenmerken kwantitatief bij de nakomelingen controleerde. Naudin dacht holistisch, Mendel koos en beperkte. Hoe dicht Naudin Mendels aanpak naderde, verraadt zijn door Darwin met instemming geciteerde vergelijking van een hybride met een 'levend mozaïek van geërfde eigenschappen'.

17. Darwin over stuifmeel en evolutie

Darwin sloot zich bij Naudins mening over stuifmeelfuncties en -eigenschappen aan. Hij kwam herhaaldelijk op deze vraagstukken terug, experimenteerde en overwoog, maakte overzichten van gegevens uit de literatuur. Gaertners bericht (1844) citeerde hij in 1868 met instemming. Om *Malva* te bevruchten had Gaertner tenminste veertig stuifmeelkorrels nodig die op de stempel gedeponereerd enige zaden (van geringe grootte) deden verschijnen. Het was Darwin duidelijk dat de hoeveelheid vormend vermogen dat stuifmeelkorrels herbergen (zoals spermatozoiden) uiterst belangrijk is, zowel wat zaadvorming als rijping betreft alsmede voor de levenskracht van de toekomstige plant.

In dezelfde adem spreekt Darwin (*Variation . . . Domestication*; 1868) van een aangeboren neiging die helmknoppen dikwijls verhindert tot ontwikkeling te komen (contabescentie) hetgeen leidt tot tweehuizigheid. Na het brede, boeiende overzicht dat Darwin geschreven had over bestuiving en bevruchting van planten – van zijn eigen experimenten en die van anderen – was zijn toevlucht naar een 'onbekende aangeboren neiging' ter verklaring van de verschijnselen zowel een erkenning van onmacht als een bewijs voor zijn inzicht. Toch zullen Darwins lezers zich onzeker hebben gevoeld, want liet Darwin zijn stuifmeeltheorie van 1859 nu varen, of toch niet?

Darwin die zo zorgvuldig en ordelijk het werk van voorgangers in beschouwing nam, zweeg over zijn eigen standpunt in de *Origin* (1859). Daar had Darwin gewezen op bloembezoek van op nectar beluste insecten. Kruising van twee verschillende planten (distinct individuals) levert bijzonder levenskrachtige zaailingen en deze hebben de beste kans om te overleven, terwijl sommige van hen de eigenschap nectar af te scheiden zullen erven.

Bloemen met de grootste nectarklieren, die dus de meeste nectar leveren, verzekert Darwin, worden ook het meest door insecten bezocht en de kruisingen van zulke planten zijn dan ook op den duur het meest talrijk (*Origin* 1859: 92). Zij krijgen de overhand.

Insecten die bloemen bezoeken om stuifmeel te oogsten, schijnen stuifmeel te vernietigen ten nadele van de planten. Indien toch door zulke insecten, zo gaat Darwin verder, een beetje stuifmeel door die stuifmeeleters getransporteerd wordt naar andere bloemen – eerst bij toeval een beetje en vervolgens als een gewoonte, zodat kruisingen plaatsvinden – zal dit, ofschoon negen tiende van het stuifmeel te gronde gaat, toch een groot voordeel voor de planten meebrengen. De individuele planten die meer en meer stuifmeel produceren met behulp van grotere en grotere helmknoppen zullen geselecteerd worden.

Het valt Darwin niet moeilijk uit te leggen hoe als gevolg van selecterend stuifmeeltransport éénslachtige bloemen in de loop der tijden door afstamming ontstaan. Géén verlies, integendeel, het is een fysiologische arbeidsverdeling (physiological division of labour) die zoals alle biologen weten, van groot voordeel is.

Het verschillende stuifmeelaanbod bevordert en brengt tenslotte een arbeidsverdeling onder planten teweeg. Sommige zullen voorzien van meeldraden (zonder stampers) en andere met stampers (zonder meeldraden) voordeliger uit zijn, beter dan planten met tweeslachtige bloemen kunnen groeien en bloeien (*Origin* 1859: 91–94); zij hoeven de levenskrachten niet te verdelen.

De voor deze redenering belangrijke vraag of éénslachtige bloemen (♂ of ♀) nu grotere genitalia hebben (behouden) dan tweeslachtige voorouders, stelt Darwin niet. De samenvatting hier gegeven wijst echter uit dat Darwin kleine, toevallige verschillen als erfelijk beschouwde, dat de veranderingen die organismen verwerven hun tot voordeel zijn, dat stuifmeelaanbod en stuifmeelers de evolutie naar éénslachtigheid in gang zetten en tot een climax voeren. Variëteiten zijn zodoende beginnende soorten. Vroegere auteurs, zoals Leopold von Buch (*Description . . . Iles Canaries*; 1836) en Herbert (1822, 1837; *Amaryllidaceae*), verzekerden dat variëteiten geleidelijk in soorten veranderen en soorten niet meer kruisbaar zijn. Herbert zei kortweg: soorten zijn verder ontwikkelde, meer constant geworden variëteiten. Darwin maakte geen bezwaar.

Voor Herbert zijn het in 1859 exogene factoren die erfelijke toevalligheden opstapelen en zo voordelige vernieuwingen tot stand brengen. Naar Darwins mening (in 1868) heeft een aangeboren neiging hetzelfde resultaat; daar was in 1859 geen sprake van.

Die neiging is dezelfde onbekende aangeboren kracht die Naudin omschreven had (*Nouv. Arch. Muséum* I: 171). Soorten waren, toen de wereld jong was, meer veranderlijk dan tegenwoordig en wijzigden zich gehoorzaam aan een finalisme, door een 'onbepaalde geheimzinnige kracht die voor sommigen een blinde voorbestemming en voor anderen de wil der voorzienigheid vertegenwoordigt'. Die kracht heeft zo lang de aarde bestaat invloed uitgeoefend, bewerkte dat de delen van ieder organisme nu met elkaar harmoniëren. Ook bewerkstelligt hij dat elk organisme aan het natuurlijk bestel doelmatig bijdraagt. Natuurlijk is Lamarck de peetvader van die gedachte.

Tekenend is dat Naudin, nadat hij de mysterieuze kracht had aangewezen, hij de consequenties uit die aanwezigheid trok. Darwin daarentegen nam de onbekende kracht over

in zijn betoog, maar liet de gevolgen van dat agens in het ongewisse. Daarbij wil ik de kanttekening maken, dat Monod (1967, 1970) de term *téléonomie* invoerde voor Naudins finalistische krachtwerking.

Kruising hield Darwin zozeer bezig, dat hij in 1876 een omvangrijk boek aan de gevolgen van kruis- en zelfbestuiving bij planten wijdde (2e druk 1878). Dozijn experimenten had hij uitgevoerd, met *Convolvulaceae*, *Papaveraceae*, *Primulaceae*, *Scrophulariaceae*, *Ranunculaceae*, *Caryophyllaceae* (geen *Gymnospermen* en nauwelijks *Monocotylen*) en hij bleef bij de meningen die hij in 1868 uitgesproken had.

Het aantal stuifmeelkorrels vereist voor bevruchting verschilt. Van opmerkelijk grote stuifmeelkorrels, zoals van *Mirabilis*, zijn drie of vier genoeg. Door tellingen en schattingen van voorgangers en hemzelf toonde Darwin de overproductie van stuifmeel door allerlei planten aan. Die overschotten zijn echter begrijpelijk, want veel gaat verloren door regen, wind en slordige bestuivers. Om die reden bevatten helmknoppen dikwijls veel meer stuifmeel dan strikt noodzakelijk is. Over de ingrijpende en gunstige gevolgen voor de evolutie door stuifmeeloverschotten, in 1859 uiteengezet, zweeg Darwin in 1868 en in 1876. Geloofde hij niet meer aan die gevolgen?

Kleistogame bloemen blijven steeds gesloten, bestuiven zichzelf in de knop en stuifmeelverkwisting is daar uitgesloten. Waarom worden dan niet alle bloemen kleistogaam? Omdat hierdoor kruisbestuiving onmogelijk zou worden.

Proefondervindelijk blijkt dat de bevruchtende kracht van stuifmeel van een andere variëteit groter is dan van eigen stuifmeel, ook stuifmeel van een ander plant-individu. Indien echter stuifmeel van een andere soort op de stempel van een gecasteerde bloem gebracht wordt, en enige uren later stuifmeel van dezelfde soort daarbij wordt gevoegd, komt aan het licht dat de invloed van het soortvreemde stuifmeel geheel teniet wordt gedaan. Kiest men echter twee variëteiten, dan heeft het eerst aangekomen stuifmeel de overhand en zijn de nakomelingen krachtiger dan wanneer deze zijn verwekt door eigen stuifmeel. Darwin kon dit aantonen met proeven op *Mimulus* en *Iberis*. Tot zover Darwins bestuivings- en bevruchtingsproeven die meer gegevens verschaften, maar niet aan vernieuwde inzichten bijdroegen. Mendels proefnemingen kende Darwin niet.

De kennis van de stuifmeelkorrel-functie bereikte een hoogtepunt door het onderzoek van Strasburger, in 1884. Hij berichtte dat de top van de stuifmeelkorrelbuis en de embryozakwand in aanraking komen en dat daar ter plaatse beide opzwellen en verdwijnen. Eén van de twee kernen die zich in de buis bevinden (dochterkernen van de stuifmeelkorrelkern) verlaat de buis, gaat de embryozak binnen en versmelt met de eicelkern (Keimbläschen). Over het lot van de andere deelt Strasburger niets naders mee (*Neue Untersuchungen...*).

De fase van proberen en raden veranderde van aard in de laatste twee decennia van de 19e eeuw, enerzijds door het Darwinisme dat zo vlot plausibele toelichtingen verschaftte dat twijfels verdwenen, en anderzijds door anatomisch-cytologisch onderzoek, mogelijk gemaakt door de snel verbeterende optische instrumenten. Schleiden bevorderde de vestiging van Carl Zeiss' werkplaats in Jena (1846) die onder leiding van E. Abbe (1840-1905), hoogleraar te Jena (hij zette de firma voort na Zeiss' overlijden) en uitvinder van de eerste apochromatische objectieven (1889) wereldfaam verwierf. De kleuraberraties van de oude lenzen maakten plaats voor kleuringen in de preparaten die verbluffende waarnemingen mogelijk maakten.

18. *Bevruchting*

Toen het 'atomisme' in de biologie door Darwin een ongeëvenaarde impuls ontvangen had en het materialisme zijn triomfantelijke opmars voortzette, waren Platoons en Aristoteles' lessen zo niet vergeten dan toch in verlaten archieven bijgezet. Kant had beloofd dat wie zich aan de natuurwetten hield – controleerbare, meetbare en herhaalbare feiten vaststelde – mocht verwachten de vraagstukken van de levende natuur te doorgronden mits hij voldoende kritisch-metafysisch zijn bevindingen overwoog.

Nil in intellectu quod non prius in sensibus fuerit; niets wordt begrepen dat niet vooraf door de zintuigen werd waargenomen. Het is een eigenschap van de mens dat het zichtbare het meest overtuigt. Zodoende wekten de nieuwe techniek van het zien, de nieuwe microscopen, een nieuwe emotie, een nieuwe geestdrift, een nieuwe hoop. Naar het inzicht dat de Verlichting voorspeld had, baande de kennis van de optische wetenschap de weg. Met prepareermethoden, toebereiding van het preparaat, fysische en chemische uitvindingen, ontstond de mogelijkheid dat wat tevoren onzichtbaar moest blijven, zo veel te vergroten dat ook de kleinste details gezien konden worden. Nu eindelijk zou de bioloog, die pionier in de microwereld, doordringen tot waar de voortgang van het leven zich verborgen hield. Zelf zou hij zien hoe en waarom de natuur zich – standvastig en onophoudelijk veranderend, in levende organismen wel en niet evoluerend – uniek en onnavolgbaar manifesteerde, indien slechts het schouwtoneel van groei, bevruchting, ontstaan en vergaan, maar genoeg vergroot toegankelijk voor nieuwsgierig en nadenkend toezien gemaakt zou kunnen worden. Alles zichtbaar maken, daardoor alles weten, en dus alles begrijpen.

Een der meest dramatische perioden in de ontwikkeling van de biologie is die van 1860 tot 1902. De techniek stelde een groep toegewijde, ongewoon begaafde biologen, werkzaam overal waar de Westerse biologie zich gevestigd had, in staat de gebeurtenissen direct voorafgaande aan, en noodzakelijk voor, embryovorming in microdetails waar te nemen.

Hier moet ik mij beperken tot hoofdpersonen en hoofdzaken. Dat is een tekort, want een beredeneerd en gedetailleerd verslag van de ontdekkingen, de levendige uitwisseling van vondsten en gedachten, en het nauw samengaan van botanisch en zoölogisch onderzoek vereist een boek van formaat. Het onderzoek van de laat-19e eeuw toonde de samenhang en wereldwijde wezenlijke gelijkheid aan van de bevruchtingsprocessen bij planten en dieren. Ik probeer in het kort te schetsen hoe bleek dat, in het knooppunt van de levensketens, de bevruchting, de aloude plant/dier-gelijkheid het meest nauwkeurig tot uiting komt.

Hofmeister had bewezen (1862) dat het plantenrijk in zijn geheel juist door de levenscyclus een natuurwet gehoorzaamt: de generatiewisseling. Een halve eeuw later was vast komen te staan dat de gehele levende natuur één natuurwet gehoorzaamt: periodieke kernfusie.

Bevruchting is de vereniging van ♂ en ♀ geaarde materie; het is de van oudsher aanvaarde formule waar halverwege de 19e eeuw nauwkeurige gegevens over het gedrag van die materie nog aan ontbreken. Over de beginfasen van het nieuwe organisme was veel onderzoek gedaan en veel opgehelderd (IX.20), over het begin zelf stonden onderstellingen ter beschikking, algemeenheden zonder feitelijke steun.

19. Bevruchting bij Lagere Planten: Pringsheim en de metafysica

De kennis van de bevruchting bij lagere planten ontwikkelde zich het eerst, gegevens over dieren volgden en in de laatste decennia van de 19e eeuw laat zich in het snel groeiende netwerk van vondsten, theorieën, vergissingen en treffers geen lineaire volgorde meer aanwijzen.

N. Pringsheim (1824–1894) studeerde in Breslau en Leipzig en promoveerde in Berlijn (1847) dank zij bekwaam microscopisch onderzoek van de zaadhuidvorming. Eén van zijn stellingen luidde: metafysische stellingen bestaan niet [in natuurwetenschap]. Misschien heeft een van zijn opponenten, tijdens de promotie, de metafysica van die stelling wel uiteengezet. Hoe dan ook, na enige jaren van cytologische bedrijvigheid in een zelf gefinancierd laboratorium in Berlijn ging hij als opvolger van Schleiden naar Jena (1864), maar keerde in 1868 naar Berlijn terug om daar zijn onderzoek te hervatten.

Zeewierstudies ondernam Pringsheim met voorliefde (van 1852–1871, in Helgoland, Cherbourg, Cannes en aan de Riviera). Pringsheim herhaalde het bruinwieronderzoek van Thuret en kon aan de bevruchtingsbiologie van Blaasjeswier (*Fucus vesiculosus*) enige gegevens toevoegen.

Vaucher (X.24) had in 1803 een toenadering, communicatie en versmelting van draadcellen gezien bij *Zygnema* en bij *Spirogyra* (een fécondation, tegenwoordig: conjugatie), maar Pringsheim die Vauchers werk herhaalde maakte in 1855 bovendien de bevruchting bij *Vaucheria* bekend (Die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsaktes) die Vaucher niet had kunnen opsporen.

Niet alleen voegde Pringsheim nieuwe bijzonderheden toe aan hetgeen bekend was, maar hij zag talrijke antherozoiden het oögonium binnendringen, hoe één van hen de eicel binnendrong die dadelijk daarna een afsluitende membraan vormde. De overige antherozoiden gaan verloren. Na drie maanden rust kiemt de 'sporevrucht' van *Vaucheria* en vormt een celdraad. Hiermee was aangetoond dat de cyclus van *Vaucheria*, een Goudwier, slechts in details van de cyclus van *Spirogyra*, een Groenwier, verschilt.

Pringsheims uitspraak: 'het bevruchtingsproces eigen aan een der laagste afdelingen van het plantenrijk is nu nauwkeuriger bekend dan van enige hogere plant of dier en voorts is geslachtelijkheid een hoofdkenmerk van alle organismen, dat zich zowel bij de hoogst georganiseerde dieren als bij de eenvoudigste, uit cellen opgebouwde, planten met wonderbaarlijke overeenstemming (wonderbarer Analogie) openbaart.' citeerde Mägdelfrau (1973: 171). Hoe Pringsheim – deze voortreffelijke waarnemer – boeten moest voor zijn gemis aan begrip van metafysica toont de uitspraak aan, want hij bevat een ruime dosis metafysica maar heeft tevens de allure van een wetmatigheid, terwijl hij verzandt in een emotionele analogie. Hij ontwijkt een oordeel over niet-cellige organismen (hetgeen een restant van Schleidens invloed op zijn volgeling zou kunnen zijn).

In volgende jaren zette Pringsheim geduldig zijn zeer accurate wierenonderzoek voort en ontdekte allerlei belangrijke nieuwigheden. Van *Oedogonium* vond hij in 1858 de in het plantenrijk unieke 'dwergmannetjes'; hij observeerde de versmelting van gameten van *Pandorina* (1863), ontdekte de 'voorkiem' van *Chara* (1863) en onderzocht *Saprolegnia* (die toentertijd als een wier gold, tegenwoordig als een waterbewonende Fungus). Bevruchting, besloot Pringsheim, is de vereniging van twee voortplantingskrachtige substanties, en bevestigde daarmee het inzicht van de voor-christelijke biofilosofen.

Vele termen met betrekking op de levenscyclus van wieren kregen dank zij Pringsheim een goed omschreven inhoud. Nadat Hofmeister vergeefs getracht had Schleidens foute

beschrijving (en interpretatie) van de levenscyclus der watervarens (de heterospore 'Rhizocarpeae': *Salvinia*, *Marsilea*, *Pilularia*) te ontzenuwen (1852), gelukte het Pringsheim in 1863 met zijn vlekkeloze verslag van zijn waarnemingen van *Salvinia*-bevruchting de ware gang van zaken voor een ieder en voorgoed op te helderen, waardoor het pollinisme een van zijn voornaamste steunpunten – voor zover nog nodig – ontviel. Een verrassende vondst in 1876 was, dat uit stukjes bladmoskapsel op protonema gelijkende celgroepjes zich kunnen ontwikkelen. Van de resultaten van Pringsheims fysiologische experimenten over de celinhoud noem ik zijn stelling dat bladgroen, chlorofyl, niet chemisch bij fotosynthese betrokken zou zijn (1881). De publikaties van Pringsheim verschenen gebundeld in vier delen (1895–1896). In Jena in 1869 volgde Strasburger hem op.

20. *O. Hertwig ontdekt de dierlijke kernfusie*

Elke celinhoud bestaat uit twee hoofdzaken: kern en protoplasma, anders gezegd het inwendige van de kern en het uitwendige. Al het andere is bijzaak, had Haeckel verklaard. Hij maakte een excursie naar Corsica in gezelschap van zijn leerling O. Hertwig en deze verkreeg zijn lectoraat in Jena nog in hetzelfde jaar (1875) door zijn verslag van zijn zeeëgelei-studie (frutta di mare = *Paracentrotus lividus*) in Ajaccio. De half-doorzichtige zeeëgeleieren zijn bijzonder geschikt materiaal voor een onderzoek naar bevruchting. Hertwigs bevindingen culmineerden in de uitspraak: Die Befruchtung beruht auf der Verschmelzung von geschlechtlich differenzierten Zellkernen.

Vroeger hadden anderen celkernfusie in de eicel gezien (O. Bütschli in 1873; L. Auerbach), maar niet begrepen wat zij zagen. Wat Prévost en Dumas (p. 648) verondersteld hadden bevestigde Hertwig door waarneming van de feiten en hij is de ontdekker van celkernfusie als de beslissende gebeurtenis bij de voortplanting van dieren.

Hertwig heeft het binnendringen van de spermatozoïde in de eicel niet geconstateerd. Hij nam binnen de eicel en dicht bij de periferie een heel kleine kern waar, zag hoe deze zich verplaatste en daarbij in omvang toenam. De grote eicelkern verplaatste zich tegelijkertijd en de aanvankelijk veel kleinere kern verschilde niet meer van uiterlijk of omvang toen de beide kernen ongeveer in het centrum van de eicel versmolten. Hertwig besloot dat de eerste (kleine) kern de σ kern moest zijn, afkomstig van de spermatozoïde.

Ongeveer twintig minuten zijn verstreken, noteerde Hertwig, als de kernontmoeting plaatsheeft. Zijdelings worden de kernen platter op het vlak van aanraking en ten slotte vormen zij samen één grote kern. Enige uren na de fusie verdeelt de bevruchte eicel zich in twee dochtercellen, elk met een dochterkern.

Hertwigs commentaar sluit aan bij Naegeli's hypothese (VII.20), dat idioblasten in de celinhoud, zelfstandig of in samenwerking, de verschijning van alle morfologische en fysiologische eigenschappen en functies bewerkstelligen.

Dat was de goed onderkende noodzaak om een materialistische levensleer te schragen: materie moet zelf en van nature in staat zijn te verrichten wat eertijds de *causa finalis* tot stand bracht, of anders, wat onder Gods bestuur verordend was. Die bijzonder begaafde materie kreeg van Naegeli de naam *idioblast* en deze bevond zich in de celinhoud. Nu werkte Hertwig de idioblast-hypothese – de heidense dochter van de monadentheorie (VII.1) – verder uit.

Een verervende substantie is als *idioplasma* geordend en bestaat uit talrijke, onderling verschillende idioblasten. Deze laatste zijn waarschijnlijk, opperde Hertwig, groepen mo-

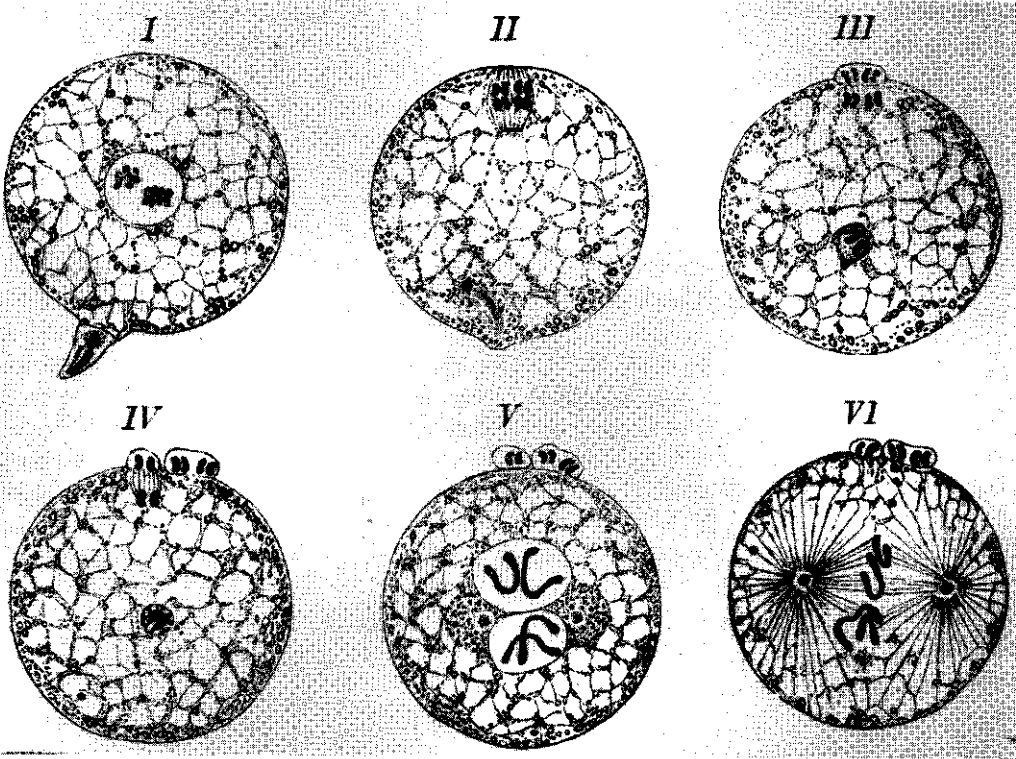


Fig. 54. Het rijpen van de dierlijke eicel. Afbeelding in O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe (I, 1893: 191, figuur 127). Ter illustratie van de reductiedeling tijdens de rijping van de eicel van *Ascaris megalcephala* (Spoelworm) tekende Hertwig 8 (2×4) chromosomen in de celkern van de eimoeder cel (I), de spoelvorming en de rangschikking in het equatoriale vlak (II), de vorming van 2 poolcellen (III, IV) en de twee paar chromosomen in het centrum van het rijpe ei (V) waar de vier chromosomen zich paarsgewijs in het equatoriale vlak rangschikken (VI).

De reductiedeling vindt plaats vóór de bevruchting, maar Hertwig wijst op reductie na bevruchting (bij sommige algen). De fasen van de reductiedeling volgen zonder onderbreking op elkaar.

Hertwig formuleerde de 'Quintessenz' van de voortplantingsbiologie. Plant en dier bestaan meestal uit miljarden cellen, en elke cel is uit zeer talrijke, kleine, hypothetische Elementarteilchen opgebouwd. Darwin, Spencer, Naegeli en De Vries, vervolgt Hertwig, hebben die Elementarteilchen verschillende namen gegeven, maar zij bedoelden hetzelfde. Darwin sprak van *gemmulae*, Spencer van physiological units, Naegeli van Idioplasmateilchen (of Micel-groepen) en De Vries van pangenen. Hertwig bedacht de naam Idioblasten. Zo hypothetisch zijn zij niet of hij kon met behulp van Naegeli's cijfers hun omvang en gewicht berekenen (I, 1893: 274 – 275). In elke cel kunnen die kleine hoeveelheden materie op eigen kracht groeien en zich door deling vermeerderen. Aristoteles kijkt glimlachend over Hertwigs schouder als hij schrijft: 'Indien uit het totaal van de Einzelne Anlagen [aan materiepartikeltjes verbonden *potentiae*] een bepaald organisme tot stand zal komen, moeten die Anlagen tijdens de groei in een vaste volgorde tot ontwikkeling komen. Uit letters ontstaan woorden en uit woorden woordformules, volzinnen met een logische inhoud, en evenzo ontstaan uit afzonderlijke tonen slechts harmonieën en hele symfonieën door het doelmatig 'zweckensprekende' aaneenrijgen van de thema's. Daarom moeten wij wel besluiten dat in de Anlage in zijn geheel de talrijke Idioblasten in een wetmatige en geordende samenhang (gesetzmäßige Zusammenordnung) aanwezig zijn'. Hertwig werkt deze theorie nog verder uit en herinnert aan Naegeli's conclusie dat in de voortplantingscellen twee plasma's onderscheiden moeten worden: Idioplasma en Voedingsplasma (Ernährungsplasma). Het Idioplasma, besluit Hertwig, is de kernmaterie.

leculen, de kleinste materie-aggregaten waarin de verervende substantie verdeeld kan worden. Zoals uit de letters van een alfabet een onbeperkt aantal woorden en volzinnen voortkomen, zo kunnen de combinaties van een beperkt aantal idioblasten – die kunnen groeien en zich verdelen – onbeperkt eigenschappen tot stand brengen. De celkern herbergt de idioblasten.

Een nakomeling heeft van vaders- en van moederszijde een even grote hoeveelheid idioblasten ontvangen. Idioblasten vermengen zich en gaan nieuwe idioblastverbindingen aan (Weismann had ongelijk, want hij beweerde dat het wederzijdse erfgoed gescheiden blijft).

In 1884 kwam Hertwig op zijn uitspraken van 1876 terug en schreef (Die Kern-Idioplasmatheorie; 1884): 'Aldus wordt in de eicel de continuïteit van de kerngeneraties nooit verbroken. Wijzigingen in de kernsamenstelling (Kernumbildungen) vinden plaats, maar nooit vormen zich nieuwe kerneigenschappen (Kernneubildungen)', en hij vervolgde: 'De moederlijke en vaderlijke organisatie worden door de bevruchting aan het kind doorgegeven door substanties (Substanzen) die zelf gestructureerd zijn, dat wil zeggen, dat hun structuur zeer gecompliceerd is, in de zin van Naegeli's theorie. In de voortzetting (Entwicklung) van een keten opvolgende organismen treden geen spontane nieuwvormingen (Urzeugungen) op, nergens wordt de keten door een ontregeling onderbroken waaruit zoals door een *generatio spontanea* (Act der Urzeugung) voor een hervatting eerst weer een organisatie zou moeten ontstaan' (citaten bij I. Jahn, 1985: 357)

Verder experimenterend vond Hertwig in 1890 (Arch. Mikrosk. Anat.) aanleiding om Van Benedens conclusie, dat elke diersoort een vaststaand aantal chromosomen bezit (Nouv. Recherches...; 1887), te bevestigen.

Ten slotte legde Hertwig nog uit (1892-1894) dat indien de erfelijke materie zo gestructureerd is als hij eerder had medegedeeld, deze zich in tweeën delen kan en toch alle vermogens volkomen aan de dochterkernen kan overdragen. Van elke idioblast moet dus tenminste een paar aanwezig zijn.

21. Strasburger en tijdgenoten: de bevruchtingscytologie

H. Fol (1845-1892) studeerde medicijnen en zoölogie in Jena, was van Zwitserse afkomst en een gefortuneerd man. In 1870 zette hij zijn studie in Genève voort en specialiseerde zich op ontwikkelingsfysiologie met een voorkeur voor ongewervelde zeedieren (toentertijd overal in verband met Darwins theorie als een uitermate belangrijke diergroep beschouwd). Fol werd hoogleraar-titulair aan de universiteit van Genève en begon een privé-laboratorium in Villefranche-sur-Mer (bij Nice) in 1880. Hij richtte een schip in waarmee hij zijn onderzoek van de Middellandse Zee uitvoerde en dit verdween tijdens een van zijn reizen (1892). Het laboratorium werd voortgezet als Laboratoire Russe de Zoologie.

Door Fols dood ging de mogelijkheid voor nieuwe ontdekkingen die van hem verwacht mochten worden, verloren. Hij had gevonden dat de poolkernen in wormeicellen door reductiedeling ontstaan en uit de eicel gedreven worden. Verder was hij de eerste onderzoeker die het binnendringen van de spermatozoïde in de dierlijke eicel waarnam (bij *Paracentrotus* en bij *Asterias*, een zeeëgel en een zeester; 1879). Indien meer dan één spermatozoïde binnendringt, veroorzaken de boventallige spermatozoïden schade, verzekerde Fol. Van 1884-1896 verscheen zijn Lehrbuch der Vergleichenden Microscopischen Anatomie (2 delen).

In het jaar dat O. Hertwig kernfusie bij dieren beschreef, kwam Strasburgers beschrijving over celdeling bij planten in omloop (Zellbildung und Zelltheilung; in 1880 de 3e veel verbeterde druk na aanvulling in 1879 (Neue Beobachtungen...)).

E. Strasburger (1844, Warschau - 1912, Bonn) studeerde in Parijs, Bonn en Jena waar hij in 1869 hoogleraar werd voor de plantkunde. In Bonn bezette Strasburger dezelfde leerstoel sinds 1881 en hij stierf daar, maar niet voordat hij Bonn tot een wereldwijd erkend, leidend centrum voor de cytologie, de celanatomie, had gemaakt. Strasburgers leerboeken (in samenwerking met collega-specialisten geschreven) gaven tientallen jaren richting aan het botanische onderwijs aan universiteiten en hogescholen.

Darwin had, naar Strasburgers mening, de juiste weg gewezen. Het natuurlijke systeem van vroeger was een abstractie, een theorie, een concept dat de onderzoekers probeerden op te sporen. Na Darwin werd de stamboom van de levende organismen identiek met het gezochte, natuurlijke systeem dank zij Haeckel, zei Strasburger. Omdat de herkomst de morfologische betekenis van een orgaan bepaalt, kunnen nu moeilijk te duiden morfologische feiten worden verklaard door een ontwarring van de voorafgaande stadia.

De Haeckelse biogenetische grondwet voor de dieren geldt mede voor de planten, want de ontogenie ontleent zijn bewijskracht aan de fylogenie door deze op korte termijn te herhalen, schreef Strasburger in 1874. Men dient transformisme - verandering door gewijzigde afstamming - wel te onderscheiden van Darwinisme, legde Strasburger nader uit, want die laatste theorie is verbonden met natuurlijke teeltkeus.

De Slijmzwammen, de welbekende protoplasmaklodders op vochtige, schaduwrijke plekken met zowel dierlijke als plantaardige eigenschappen (*Mycetozoa* of *Myxomycetes*; X.23), overtuigden Strasburger van de continuïteit van levend erfgoed (1876). Immers, die schijnbaar structuurloze, tijdelijk half-vloeibare wezens vormen, gerijpt, de fascinerend fraaie sporangia. Elke plasmodiumsoort draagt onveranderlijk de eigen, zeer karakteristieke sporangia, generatie na generatie. Dan heersen ook in de tijdelijk vormloze plasmodia erfelijkheidswetten. Ook daar moeten materie-constellaties zijn, complexe moleculen die als eenheden werkzaam erfelijke eigenschappen oproepen en overdragen.

Uit latere waarnemingen concludeerde Strasburger dat sekse een erfelijk bepaalde eigenschap is.

Naar aanleiding van Flemmings bevindingen bij onderzoek van *Salamandra*-larven heeft Strasburger eveneens *Salamandra*-celdelingen bestudeerd om zich te overtuigen dat deze op overeenkomstige wijze verliepen als plantaardige. Hij besloot (1882) dat elke soort en elk genus een eigen kernstructuur bezit (1882), maar terwijl Strasburger aanvankelijk dacht dat de *corpuscula* (Mutterkörner) in het midden doorbreken (een linker- en een rechterhelft), onderschreef hij een jaar later Flemmings mededeling dat bij mitose een lengtesplijting in de chromosomen optreedt.

A.N. Lundström (1847-1905), hoogleraar voor de fyto-biologie in Uppsala, berichtte in 1879 dat ook in levende cellen kerndelingen goed zichtbaar zijn. De haren aan de helm-draden van *Tradescantia* bestaan uit rijen parelsnoervormig gerangschikte cellen met een gekleurde celinhoud: Robert Brown had de protoplasmastroming in ze bestudeerd (1831). Met de verbeterde microscopen was celdeling goed waarneembaar, tot in details. Strasburger vergewiste zich van Lundströms mededeling en uitte zijn voldoening door te schrijven dat voor cytologisch onderzoek zoveel mogelijk dode (gefixeerde) preparaten vergeleken moeten worden met levend weefsel. Dit leidt tot een betere interpretatie van de waarnemingen. De chromosomen in de kernen van de delende haarcellen splijten in de lengte (1883).

De zelfstandigheid van de kern ten aanzien van het omringende protoplasma die Haec-

kel en Hertwig gesignaleerd hadden, werd door Strasburger onderstreept. Nucleoplasma moet goed onderscheiden worden van 'Zytoplasma' (1882).

Strasburgers waarnemingen van de kerndelingen in de pollenmoedercellen en de embryozak-moedercellen dateren van 1882. Hij werkte met *Fritillaria imperialis* en met *Allium*, beide Liliaceae, en bevestigde Van Benedens mededeling over de reductiedeling in 1884 (Neue Untersuchungen...). Lelieachtigen hadden bij het cytologische onderzoek van de late 19e eeuw dikwijls de voorkeur bij botanici, en spoelwormen (*Ascaris*) bij zoölogen omdat zij grote en weinig talrijke chromosomen bezitten. Pas in 1888 zag Strasburger de reductiedeling in beiderlei moedercellen; het was het jaar dat W. Waldeyer-Hartz (1836-1921), de Berlijnse hoogleraar in de anatomie, de *corpuscula* 'chromosomen' doopte. De termen haploïd en diploïd bedacht Strasburger.

De beschrijvingen van de kernfusie (zoëven vermeld: Hertwig) vulde Strasburger aan met de mededeling dat bovendien twee kernen in het centrum van de embryozak (poolkernen) versmelten, zodat één poolkern ontstaat (bij veel bloemdragende planten). Tussen 1900 en 1904 beschreef Strasburger de reductiedeling en de vorming van de stuifmeelkorrels tot in alle details.

I.N. Gorozankin (1848-1904), hoogleraar in Moskou sinds 1881, publiceerde in *Botanische Zeitung* van 1883 een artikel waarin hij verklaarde dat de pollenbuis zich opent en dat daarna twee buiskernen de embryozak binnengaan om daar met de eicelkern te versmelten. Gorozankin had *Pinus pumilio*, dat wil zeggen een Den, een Naaktzadige dus, bestudeerd. Als dit juist was zouden de Gymnospermen een merkwaardige uitzondering op de algemene regel vormen. Naaktzadigen had Strasburger jaren geleden onderzocht (Die Coniferen und Gnetaceen; 1872) en hij helderde de kwestie in 1884 op. Op grond van onderzoek van *Picea* kon Strasburger bevestigen dat bij Naaktzadigen inderdaad en juist zoals bij Bedektzadigen, ter inleiding van bevruchting twee kernen de stuifmeelbuis verlaten, maar slechts één versmelt met de eikern.

Vast was nu komen te staan dat de celkern de stoffelijke basis voor bevruchting en erfelijkheid bevat. Overigens achtte Strasburger de voor alle levende organismen identieke kernfusie het beste bewijs voor de afstamming van alle levende wezens van één of van weinig organismen (zoals Darwin voor waarschijnlijk had gehouden). Het was een aantrekkelijke veronderstelling in die jaren. Pas in de 20e eeuw werd herziening noodzakelijk, omdat werd aangetoond dat indien evolutie een ontwikkeling van eenvoudig naar complex in de loop van de aardgeschiedenis, teweegbracht door tussenkomst van de celkern, verklaard moest worden dat de levende wezens tijdens de langste periode van de levensgeschiedenis kernloos waren. Die kernlozen zetten misschien wel de meest beslissende stap op de weg van de evolutie: de vorming van de celkern.

Over planten-anatomie in verband met fysiologie deed Strasburger baanbrekend werk dat hier onbesproken moet blijven. Wel moet ik opmerken dat hij Hallers ideaal (VII.24) – een fysiologische anatomie – inhoud gaf. *Progressus Rei Botanici 1* (1907) bevat een overzicht van de ontwikkeling van de cytologie sinds 1875 door Strasburger samengesteld (Die Ontogenie der Zelle).

Flemming stelde in 1882 een reeks namen voor om de opvolgende fasen van kerndeling te karakteriseren, die Strasburger vervolgens door daarna geaccepteerde namen verving: profase ('Spirem'), metafase (*Aster*), anafase (*Metakinesis*) en telofase (*Dyaster* = *Dispirem*). De 'Kernplatte' is bij Strasburger het middendwarsvlak in de kernspoel dat bij Flemming 'Aequatorialplatte' heet.

Sommige gedeelten van de celinhoud nemen gemakkelijker kleurstof op dan andere, mede afhankelijk van het gebruikte pigment. A. Corti gelukte het celkernen met karmijn te kleuren. Andere kleurstoffen vonden daarna toepassing, zoals hematoxyline (1863; Waldeyer) en aniline derivaten (1862; Benecke). A. Schneider (1831–1890), hoogleraar in Gieszen (1869) en in Breslau (1881–1890), was een leerling en vriend van J. Müller, hetgeen zijn belangstelling voor ongewervelde zeedieren verklaart (onderzoek in Noorwegen, Napels en Helgoland). Schneider bedacht de azijnzuur-karmijn-methode bij het maken van 'squash'-preparaten. Met behulp daarvan werd hij de eerste microscopist die mitose (ongeslachtelijke kerndeling) in dierlijke cellen waarnam en begreep wat zich afspeelde (1873). Zijn uitverkoren onderzoeksobject was *Mesostomum ehrenbergii*, een kleine trilhaarworm die in zijn dagen nog veel in de beekjes in de streek van Gieszen voorkwam.

Werkend in het Zoölogisch Instituut aldaar zag Schneider de spoeldraden en de chromosomen in het equatoriale vlak, en hij gaf een gedetailleerde beschrijving van de kern- en celdeling bij dieren. Welke reden Schneider had Hertwigs beschrijving van kernfusie hardnekkig af te wijzen, is niet bekend. Schneider hield vol dat een σ kern, indien al eens in de eicel doorgedrongen, na korte tijd daar te gronde gaat.

Toen Flemming in 1879 zijn eigen verslag van ongeslachtelijke celdeling publiceerde herinnerde hij aan Schneiders vroegere, correcte waarnemingen. W. Flemming (1843–1905) kwam na studie in Göttingen, Tübingen, Berlijn en Rostock als medicus en zoöloog gespecialiseerd in microscopisch onderzoek van dierlijke weefsels naar Amsterdam om daar bij W. Kühne in het Physiologisch Laboratorium van de universiteit verder te werken (1869–1870). Het uitbreken van de Frans-Duitse oorlog (1870–1871) veroorzaakte dat hij vertrok om als hoogleraar te werken in Rostock, Praag en ten slotte in Kiel (1876–1901). Zijn waarnemingen en zijn technische verbeteringen van de microscopie (kleurmethode) hebben zeer veel bijgedragen tot de explosieve ontwikkeling van de cytologie in het einde van de 19e en begin van de 20e eeuw.

Een nog heden algemeen toegepaste fixeervloeistof (een mengsel van chroom-, osmium- en azijnzuur) draagt zijn naam. Veel cytologische termen die door Flemming bedacht werden, bleven eveneens korter of langer in gebruik, zoals 'mitosis' (afgeleid van *mitos* = draad, denkend aan de draderige kernspoel) en 'amitosis', die Flemmings voorafgaande termen 'indirecte' en 'directe' Zellteilung van 1879 in 1882 moesten vervangen. Ook woorden met de component 'chroom' (*chroomos* = kleur) komen dikwijls van Flemming, zoals 'chromatine' (de kleurbare celkerninhoud) en 'achromatine' (niet kleurbaar). De term 'karyokinese' (het bewegen binnen de kern, afgeleid van het Griekse *karyon* (= kern) en 'kinein' (= bewegen) is volgens Reynolds Green (1907: 181) en Möbius (1937: 191) door de zoöloog Schleicher in 1878 bedacht en door Flemming overgenomen.

Zowel Flemming als Van Beneden vonden het 'centrosoom', een korrelachtig vormsel dat tegen de celkern ligt, en later bleek dat het zich soms deelt. Zij besloten dat dit het centrum van de spermatozoïdekern was (1875, 1876). In 1896 spoorde Farmer centrosomen op in plantaardige cellen (algen, fungi en levermossen: *Pellia*). Centrosomen werden onderwerp van veel discussie naar aanleiding van uiteenlopende meningen.

Door kleuringen van de rustende celkern kon Flemming kernvocht, chromatine en de nucleolus onderscheiden.

Ter gelegenheid van zijn bericht over kleurbaarheid van kernmaterie (1879) sprak Flemming het vermoeden uit dat het voor kleuring vatbare gedeelte van de celkern (chromatine) misschien identiek zou zijn met het zojuist door F. Miescher (1844–1895) ontdekte nucleïne (1878).

Voor zijn onderzoek koos Flemming bij voorkeur larven van Amfibieën en toen hij de lengtespleijing van chromosomen bij ongeslachtelijke deling van dierlijke cellen bekend maakte (1880) lanceerde hij, een traditie voortzettend, het dogma *omnis nucleus e nucleo*. Deze wet is voor het bestuderen van de huidige levende natuur een veilige gids gebleken, maar komt in botsing met het principe van het actualisme zodra fylogenetische overwegingen ondernomen worden. Lengtespleijing van plantaardige chromosomen bestudeerde Guignard in 1883 en E. Heuser (1850–1932) in 1884. Zij bewezen wat Flemming als een vermoeden had uitgesproken en W. Roux (IX.24) had verzekerd: samen vormen de helften wederzijds een dochterkern.

Tijdens het ontstaan van spermatozoïden van *Salamandra* merkte Flemming twee verschillende wijzen van delen op, een 'dimorfie van de mitose', die hij onderscheidde als homotypische en heterotypische celdeling (1887). Later noemde Weismann deze 'Aequationstheilung' en 'Reduktionstheilung', waarna ten slotte voor de laatste door J.B. Farmer en J.E.S. Moore de thans gangbare naam 'meiose' werd bedacht (1905). Flemmings studie van *Salamandra* gaf Strasburger aanleiding tot de vergelijkende studie, die hiervoor werd genoemd.

Met nadruk waarschuwde Flemming tegen de gewoonte protoplasma als een min of meer homogene vloeistof te beschouwen (Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung; 1882). De celinhoud is allerminst homogeen, maar lokaal zeer verschillend en geheel gestructureerd. Protoplasma bestaat grotendeels uit draden (Filar Struktur). De draden bestaan uit de allerfijnste componenten (mitomen) en zijn in een homogene Zellsubstanz gebed. Fysische en chemische uitwisselingen tussen draden en Substanz verzorgen de celfysiologie, en omdat draden kunnen verdwijnen of oplossen ontstaan tunneltjes of gootjes die transport toelaten. Door kleuringen (vooral met basische aniline pigmenten) wordt de celinhoudstructuur verduidelijkt.

P.J. van Beneden (1809–1894), hoogleraar te Leuven, was een Belgische specialist die behalve walvissen parasitaire dieren (Zoologie Médicale; 1859) biologisch-medisch onderzocht. Hij legde zich toe op de embryologie van ongewervelde zeedieren en richtte daartoe een laboratorium voor het onderzoek der zee in Ostende op (1843). Zijn zoon, E. van Beneden (1846–1910), volgde het voorbeeld van zijn vader zowel als vooraanstaand onderzoeker als door zijn functie van hoogleraar voor de vergelijkende anatomie, histologie en embryologie te Luik. Hij maakte studiereizen in Zuid-Amerika, maar verwierf zijn reputatie vooral als een cytoloog die zich in bevruchting en erfelijkheidsleer specialiseerde. In 1884 (of 1883) verscheen zijn Recherches over de rijping van de eicel en de eerste celdelingen, na inleidende publikaties (1870, 1875) van zijn bevindingen over de celdelingen in de beginfasen van embryonale groei bij konijnen en vleermuizen.

Ik heb verwezen naar de ontdekking van het centrosoom in de bevruchte dierlijke eicel door Van Beneden (1876). De dwarsstrepingen zichtbaar in sommige grote, gekleurde chromosomen noemde Van Beneden naar voorbeeld van Balbiani, 'chromomeren'. E.G. Balbiani had in 1881 de dwars gestreepte 'reuzechromosomen' in de speekselklieren van Tweevleugelige insecten ontdekt.

Hij was sinds 1873 hoogleraar aan het Collège de France waar hij cytologie onderwees, of 'anatomie microscopique', zoals die wetenschap toen genoemd werd. Balbiani (1825–1849) was een gefortuneerde Franse bioloog van Italiaanse afkomst die in Frankfurt en Parijs gestudeerd had, en omdat hij over een privé-vermogen beschikte, naar believen studeren kon. Naast toegepaste biologie (zijderupsziekte en de druifluus (*Phylloxera*))

onderzocht hij parthenogenese (bladluizen) en de voortplanting van ééncellige wimperdiertjes. In dierlijke eicellen is, tijdens een vroeg ontwikkelingsstadium, zo toonde hij aan, lokaal een voedselconcentratie aanwezig die tot embryovorming bijdraagt (*corpus vitellinum Balbiani*); een ook voor de theoretische biologie belangrijke ontdekking die direct in verband stond met Van Benedens onderzoek.

In hetzelfde jaar van verschijning van *Recherches*, verscheen een artikel over *Ascaris megalocéphala*, de Paardespoelworm (l'Appareil Sexuel Femelle... Ascaride; 1883).

Het artikel is het begin van een nieuwe periode in de cytologie, al dadelijk geschraagd door Van Benedens studie over de bevruchting bij *Ascaris* (La Spermatogenèse chez... Mégalocéphale; 1884). Hij had twee grote chromosomen in de ♂ en twee in de ♀ geslachtscel aangetroffen. De ♂ en de ♀ chromosomen zijn gelijk, zo concludeerde hij, niet alleen in aantal, maar ook in uiterlijk en afmeting. Verder bewees Van Beneden dat na kernfusie de bevruchte eikern vier chromosomen bevat, de twee ♂ en de twee ♀, die goed herkenbaar zijn. De hoeveelheid chromatine in de lichaamscellen van generatie op generatie blijft dus gelijk. Weliswaar verdwijnen de chromosomen in de tot rust gekomen kern, maar zij verschijnen weer onveranderd tijdens de volgende kerndeling.

Van Beneden bevestigde Kleins waarneming van 1878, dat de celkern gehuld is in een kernmembraan.

In zijn studie van 1887 (*Nouvelles Recherches...*) over bevruchting en mitose toonde Van Beneden nogmaals de continuïteit en individualiteit van de chromosomen aan; de chromosomen verplaatsen zich alsof de kernspoeltoppen 'centres magnétiques' zijn. Visueel was bevestigd wat Hertwig op grond van zijn zeeëgelei-studies verondersteld had. Omdat de chromosomen van *Paracentrotus* zo veel talrijker en zoveel minder duidelijk waarneembaar zijn had hij het niet met zekerheid kunnen zien. De mening van de Hippocratici en andere biofilosofen uit de Oudheid – dat van vaders- en moederszijde gelijke bijdragen het embryo vormen – was hiermee tevens bevestigd.

T. Boveri (1862–1915) had Italiaanse voorouders, maar de Boveri's waren al eeuwen in Duitsland woonachtig toen hij geboren werd. Na studie in München (o.a. bij R. Hertwig) aanvaardde Boveri in 1893 het professoraat voor zoölogie en vergelijkende anatomie in Würzburg waar hij tot zijn vroege dood werkzaam bleef. In 1887 en 1888 verbleef hij in het zoölogische station in Napels ter wille van zijn onderzoek van ongewervelde zeedieren. Overigens hield Boveri zich bij voorkeur bezig met *Ascaris*, een zo handelbaar proefobject dat hij de verdiensten van de spoelworm met warme genegenheid opsomde. Weldra had de bevruchting en eiceldeling Boveri geleerd dat chromosomen 'selbstständige elementare Lebewesen' zijn (Zellenstudien II; 1888).

Het was Loeb (IX.24) gelukt onbevruchte zeeëgeleieren tot embryovorming te prikkelen en Boveri, op zijn beurt, verdeelde zeeëgeleieren in stukjes en kon een kernloos stukje met een spermatozoïde 'bevruchten' (1889). Een normale larve (met een gehalveerd aantal chromosomen) kwam tot ontwikkeling. Y. Delage (1854–1920), hoogleraar te Parijs, die zich langdurig met de activering van zeeëgeleieren bezighield, noemde het verschijnsel 'merogonie'.

De proeven bewezen dat (van zeeëgels) de ♂ en de ♀ kern dezelfde vermogens tot ontwikkeling en vorming herbergen. Haploïde dieren (darren) kunnen van nature voorkomen, zo was in 1895 gebleken.

Door voortgezette, uitvoerige experimenten met zeeëgeleieren bevrucht door één of twee spermatozoïden en vergelijking van de (viercellige) blastulas daaruit ontstaan, toon-

de Boveri aan dat noch het aantal chromosomen, noch de hoeveelheid chromatine beslissend is voor de eerstvolgende celdelingen na bevruchting. Het zijn de eigenschappen van de chromosomen die het uiterlijk en het innerlijk van het toekomstige organisme bepalen. Vererving is niet kwantitatief maar kwalitatief gebonden (1893). Bijzondere chromosoomgedeelten zijn voorbestemd om de vorming van de bijbehorende, latere orgaancomplexen te regelen, zoals tanden, of huid, of zenuwen.

Van het eerste begin af aan zijn zeeëgeleieren gepolariseerd, dat wil zeggen dat in de eicel al dadelijk de richting van latere groei of van celdelingen vastligt, deelde Boveri in 1901 mee (een correctie op Driesch' (IX.24) uitgangspunt dat de eieren geheel uniform en homogeen zouden zijn).

Boveri signaleerde verschijnselen die in de latere genetica 'koppeling' en 'crossing over' zouden gaan heten (1902) en zo werd zijn werk bij uitstek de grondslag voor de samensmelting van celleer en erfelijkheidsleer, cytologie en genetica.

Zouden Boveri's afkomst, het land van Santorio (VI.15), en Borelli (VI.17) bijgedragen hebben tot zijn slotsom (Das Problem der Befruchtung; 1902) dat het centrosoom, door de spermatozoïde in de eicel binnengebracht, de functie heeft de bevruchte kern te activeren, zodat de celdeling op gang komt, 'zoals een uurwerk waarvan de veer gespannen wordt'?

De kerninhoud moet haarfijn geanalyseerd worden, visueel en morfologisch, en door die werkwijze kan een onvergelykelijk veel dieper inzicht in de levensprocessen verkregen worden dan met behulp van de hele kernchemie. Let wel: 'de kernmorfologie toont ons het ontwerp van het raderwerk van de klok, de kernchemie leert ons ten hoogste van welk metaal de radertjes vervaardigd zijn' (1904). Dit zou Miescher en de zijnen (p. 685, 805) reden tot nadenken kunnen geven, hoopte Boveri.

Zes artikels verschenen in 1904. Uitermate waarschijnlijk is het, verklaarde Boveri, dat Mendels proeven de stelling van de binding van bepaalde (erwten)eigenschappen aan bepaalde chromosomen steunen.

Het *Ascaris*-ei gaf Boveri een benadering van een antwoord op de vraag waarom dochtercellen die van een bevruchte eikern het volledige chromosomen bestand hebben meegekregen, toch verschillende functioneren, verschillende vormen aannemen, zich differentiëren. Door de eieren dubbel te bevruchten, of ze te centrifugereren zodat de kern op een andere plaats in de eicel komt te liggen dan op de natuurlijke, kon hij laten zien dat door samenstelling of verplaatsing uit het celevenwicht geraakte kernen na enige tijd (delingen) gedeelten afstoten of verliezen, hetgeen natuurlijk gevolgen moet hebben. Boveri noemde dit 'Diminution'.

Veel onderzoek verrichtte Boveri naar de mogelijke invloed van cytoplasma op vererving, door abnormale eicelkerndelingen en hybridisering van zeeëgels (*Sphaerechinus* × *Psammechinus*; bastaardmerogonie: IX.24) te onderzoeken. Hij beschreef situaties die zijn leerling Spemann (IX.24) naderhand in zijn proefnemingen met Amfibie-larven als Organisationszentren kon aanwijzen. Het is moeilijk niet te geloven, erkende Boveri, dat de 'elementare Lebewesen' in de kern niet een nauwe symbiose zouden onderhouden met het omringende cytoplasma. In 1910 merkte hij in een toespraak op (Intern. Zool. Kongres in Graz) dat niet uit het oog verloren mag worden dat elk levend wezen met de eigen bijzondere kenmerken geheel ontstaat uit al het voorouderlijke voortplantingsmateriaal.

In 1905 bracht Boveri aan het licht dat kernoppervlak en -inhoud en het chromosome-naantal in vaste verhouding staan. Een haploïde en een diploïde kern onderscheiden zich (vergeleken in hetzelfde organisme) door hun grootte.

22. *De ontdekking van het geslachtschromosoom*

C. Rabl (1853–1917), een Oostenrijker, studeerde in Wenen, Leipzig en Jena (Haeckel; 1874–1875) en was daarna als hoogleraar voor de anatomie in Praag en Leipzig werkzaam. Hij bekrachtigde Boveri's theorie over de individualiteit van de chromosomen (1904). Aansluitend op zijn boek over celdeling (1855) verklaarde hij in 1906 dat elk chromosoom een compleet organisme kan vormen: het bevat alle noodzakelijke vermogens voor alle organen. Maar bedacht moet worden dat het ene chromosoom van de vader stamt, een ander van de grootvader en weer een ander van de overgrootvader enzovoorts. Deze bespiegeling kreeg geen bijval. Veel meer aandacht verdient zijn stelling dat 'organbildende Substanzen' verantwoordelijk voor vererving zijn.

Is de sekse van het toekomstige dier al in de eicelkern of pas na de kernfusie bepaald? Er was enerzijds sedert de Oudheid de opvatting dat de sekse bepaald wordt door een overwicht van hetzij de ♂ hetzij de ♀ zaadvloeistof (syngame voortplanting). Anderzijds dachten velen dat pas in de loop van de embryonale ontwikkeling de sekse bepaald zou worden (epigame geslachtsbepaling). Proeven van P. Marchal met de meervoudige embryonen (polyembryonie) van sommige parasitaire Vliesvleugelige insecten wezen uit dat de sekse al in een zeer vroeg ontwikkelingsstadium vastligt. Nader onderzoek van de chromosomen zou nu misschien uitsluitsel kunnen geven.

H. Henking (1858–1947), hoogleraar in de zoölogie en cytologie te Göttingen, vond in de chromosomen van spermatozoiden van een Vuurwants (*Pyrrhocoris apterus*) een bijzonderheid. De mannetjes en vrouwtjes van *Pyrrhocoris* verschillen sterk in uiterlijk. In 50 procent van de spermatozoiden vond Henking een afwijkend chromosoom waar hij geen goede verklaring voor kon geven en dat hij daarom X-chromosoom noemde (Untersuchungen I–III; 1890–1892). Een dergelijk bevreemdende toestand troffen andere onderzoekers bij andere insecten aan en bijna tien jaar later uitte C.E. McClung (1870–1946), een Amerikaanse, zeer veelzijdige zoöloog en hoogleraar in Philadelphia (1912–1940), de mening dat een boventalig chromosoom met het geslacht van het dier samen zou gaan. Hij dacht dat het mannetje een extra-chromosoom zou bezitten en sprak daarom van 'accessory chromosome' (1899, 1901). Het oneven aantal chromosomen in ♂ geslachtscellen bewoog hem tot die benaming. Eicelkernen bevrucht met een spermatozoïde voorzien van een 'accessory' chromosoom zouden een ♂ dier opleveren.

E.B. Wilson (1856–1939) gaf de juiste interpretatie in 1912. Het ♂ dier heeft een chromosoom minder dan het ♀ en dus juist géén 'accessory' chromosoom. Het sekse bepalende chromosoom is dubbel aanwezig in ♀ cellen en in enkelvoud in ♂.

Met de aantekening dat McClung de eerste was om sekse te koppelen aan een chromosoom en Wilson de juiste verklaring gaf voor het waargenomene en dat zij beiden de voorhoede waren van de reeks briljante Amerikaanse onderzoekers die cytologie en genetica in de 20e eeuw in hoog tempo ontwikkelden, moet ik dit overzicht van seksebepaling besluiten.

23. *Guignard en Nawashin ontdekken de 'dubbele bevruchting' van de Bedektzadigen*

J.L.L. Guignard (1852–1928) leverde als hoogleraar voor de plantkunde en de farmacie in Parijs een belangrijke bijdrage aan de botanische anatomie, embryologie en cytologie.

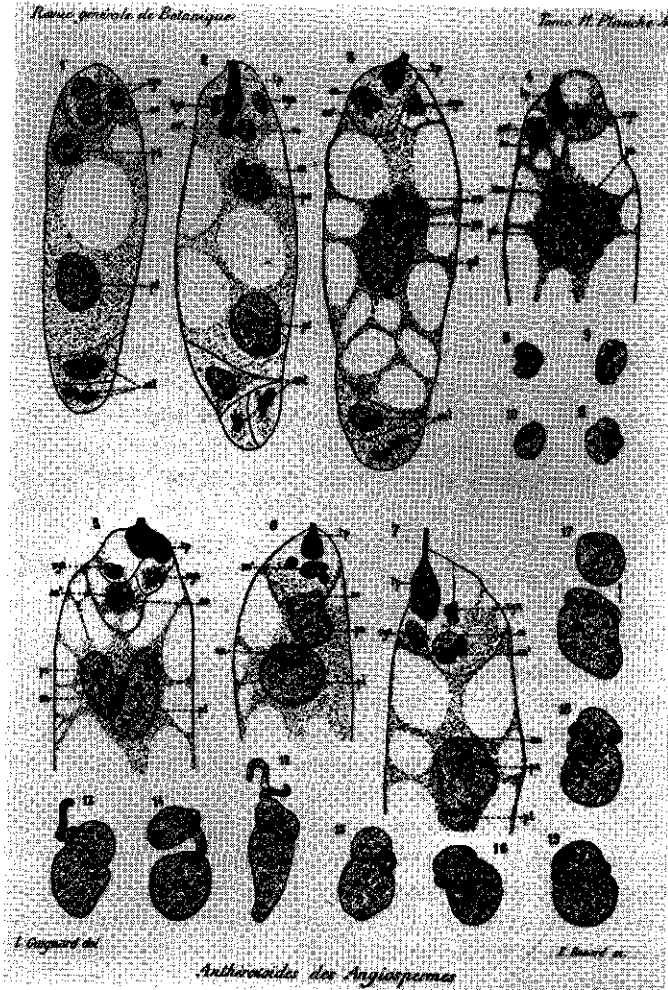


Fig. 55. De dubbele bevruchting volgens L. Guignard (in Hist. Bot. France: 149 overgenomen uit Rev. gén. Bot. 11, plaat 4).

Het morfologisch kenmerkenpatroon van de bedektzadige en de naaktzadige planten is voor beide duidelijk en vast verankerd. De kenmerken afzonderlijk komen niettemin, bij (hoge) uitzondering zowel bij de ene als bij de andere groep voor, zodat een volstrekte scheidslijn niet aanwijsbaar schijnt.

Slechts één kenmerk is absoluut en beslissend voor Bedektzadigen, de zogenaamde dubbele bevruchting. Bij alle Naaktzadigen ontbreekt dubbele bevruchting.

L. Guignard en S.G. Navashin ontdekten, ieder op eigen kracht, de dubbele bevruchting, maar Guignards werk verscheen vier maanden later in druk (maart 1899) dan Navashins.

Guignards nauwkeurige tekeningen van de embryozak (Eenzaadlobbigen) tonen de dubbele bevruchting in details. Syu wijst de twee kernen aan (1) van de begeleidende cellen (synergiden) van de eikern. Oo is de eicelkern. Ps de bovenste poolkern en pi de onderste. Anti wijst de antipodiale cellen (drie) aan. De stuifmeelkorrelkernen zijn met an1 en an aangeduid. Zij functioneren als spermatozoiden, maar ter onderscheiding wil Guignard deze kernen bij planten antherozoiden noemen. In 2 is de top van de pollenbuis (tp) bovenin te zien. Hieruit ontsnapte an1 die de eikern nadert. De tweede antherozoïde, an, uit de buis drukt zich tegen de bovenste poolkern. In 3 versmelten antherozoïde, bovenste en onderste poolkern (zodat een triploïde kern zal ontstaan; zie 7). In 4 is de fusie voltooid en vergroot afgebeeld. Terwijl in 5 – 19 allerlei verschijnselen gedetailleerd getekend zijn, toont 7 nog hoe de synergide kernen verschrompelen en verdwijnen.

Van zijn publikaties vermeld ik zijn studie van de rustende celkern. Door zorgvuldige kleuringen kon hij chromatine, nucléoline en *caryolympe* onderscheiden (1880). Verder zijn bijzonder geslaagde vergelijkende anatomie van de embryozak van de Bedektzadigen, en zijn plantembryologische studies die de veelvormigheid van de embryos van de Vlinderbloemigen en het verschil met de Kruisbloemigen aan het licht bracht (1882).

Voortwerkend over de lengtespleijting van somatische chromosomen bewees hij (in 1885) dat de twee lengtehelften nauwkeurig identiek zijn en dat van ieder chromosoom bij de vorming van nieuwe lichaamcellen de ene helft naar de ene top van de delingsspoel gaat en de andere helft naar de andere. Nogmaals bewees Guignard dat nucleus en cytoplasma door een kernmembraan gescheiden zijn.

De beweeglijke, vrij zwemmende geslachtscellen (gameten) van Groenwieren en ook wel van andere lagere planten zijn dikwijls van een 'oogvlek' (stigma) voorzien, een gepigmenteerd, lichtgevoelig plekje. In 1889 maakte Guignard bekend dat de oogvlek van *Fucus*-antherozoiden van een korreltje (plastide) in de antheridiumcel afkomstig zou zijn, terwijl Overton in hetzelfde jaar meedeelde dat elke zoösporecel van Groenwieren zelfstandig een oogvlek vormt. Het was het begin van een cytologisch specialisme dat ik hier niet verder zal bespreken, want bij bevruchting heeft de oogvlek geen aanwijsbare functie.

Vervolgens toonde Guignard aan dat geslachtscelkernen half zo veel chromosomen meedragen als lichaamscelkernen, van dieren zowel als van bloemdragende planten. De bijzondere kerndeling die aan de vorming van geslachtscellen voorafgaat is daar de oorzaak van. Waarnemingen bij *Lilium martagon* en in de stuifmeelmoedercellen van *Ceratozamia* ondersteunden Guignards betoog (1891), dat Strasburgers bevindingen van 1888 bevestigde. Flemming en Van Beneden hadden in dierlijke cellen het centrosoom opgemerkt (1875, 1876) en jammer genoeg zag Guignard ze ook in de zaadknopcellen van *Lilium martagon* waar ze niet voorkomen.

Strasburger breidde de kennis van generatiewisseling gepaard aan reductiedeling verder uit met gegevens over mossen en varens (*Osmunda*) in 1893.

In dat zelfde jaar vond C.E. Overton (1865-...), hoogleraar in Zweden, maar van Engelse afkomst, dat de prothallus van *Ceratozamia* (Cycadaceae) half zoveel chromosomen bevat als de celkernen van de zaadknop producerende plant. Dit stimuleerde de discussie over de fylogenie van de generatiewisseling niet weinig en Strasburger kwam in 1894 naar Engeland om te verklaren dat de prothalli na reductiedeling ontstaan en de stamouderlijke toestand vertegenwoordigden. Strasburger lichtte dit kort, bondig en zo zeker alsof hij die stamhouders kende, toe. Haploïde thalli werden, zei hij, in een ver verleden verschillende van sexe, en daarna de voorouders van de diploïde sporevormende planten. De ontwikkeling van dit terrein van Darwinistisch optimisme wordt hier niet verder gevolgd, evenmin als Overtons latere experimenten over de bouw, fysiologie en chemie van de levende celprotoplast, dat de aanzet werd voor veel en verreikend onderzoek.

Zowel Guignard als Strasburger hadden vastgesteld dat één van beide stuifmeelkernen in de stuifmeelkorrelbuis de embryozak binnengaat en het lot van de andere in het ongewisse gelaten. Met een reeks voorbeeldige tekeningen begeleidde Guignard in maart 1899 zijn bericht dat de tweede buiskern eveneens de embryozak binnengaat en daarna met de twee poolkernen versmelt. Deze kern gaat zich delen terwijl het aantal chromosomen gelijk blijft en de dochtercel-delingen leveren het endosperm of kiemwit. Zijn publikatie verscheen enige maanden na een artikel van Navashin (Compt. Rend. Ac. Sci. St. Petersburg, 1898).

S.G. Navashin (1857-1930) doceerde in St. Petersburg, Kief (1884-1915) en Moskou

(1918–1923) waar hij als eerste directeur het Biologisch Instituut Timirjazef inrichtte. Hij had gevonden dat bij *Lilium martagon* en *Fritillaria tenella* de beide ‘generatieve’ kernen de pollenbuis verlaten en de embryozak binnengaan. Eén versmelt met de eicelkern en de andere met beide poolkernen (nadat deze zich verenigd hebben) of ook wel eerst met één van beide poolkernen. Elke kiemwitcel bevat dus driemaal zoveel chromosomen als de pollenkern (of een poolkern). Het verschijnsel is karakteristiek voor de Bedektzadigen en komt nergens anders in de levende natuur voor. Het is de ‘dubbele bevruchting’.

De vrijwel gelijktijdige publikatie van een grote ontdekking is niet ongebruikelijk (bij voorbeeld Van Leeuwenhoek en Hartsoeker: de zaaddiertjes).

De interpretatie van endosperm kwam door deze vondst opnieuw aan de orde. G. Le Monnier, hoogleeraar in Nancy, plantenanatoom van gezag en uitvinder van een techniek om schimmels in reïncultuur te kweken die nog steeds toegepast wordt (1873), had in 1887 verklaard dat het endosperm begrepen moet worden als een van de moederplant onafhankelijke, in het zaad levende plant die met het embryo samengaat om de kiemplantontwikkeling te bevorderen. Het spreekt vanzelf dat nu veel onderzoekers zich af gingen vragen of misschien endosperm een gedegeneerd embryo vertegenwoordigde (denk aan polyembryonie), als gevolg van het schadelijke teveel aan chromosomen of, misschien, een tussengeneratie zou kunnen zijn met een functie vergelijkbaar met de prothallus-functie van Lagere Planten, of misschien niets anders was dan een reserve-voedselvoorziening, een verworvenheid van de hoogst geëvolueerde planten.

Navashin was een der beste microscopisten van zijn tijd. Hij ontdekte de zgn. satellieten, aanhangels die soms aan chromosomen worden aangetroffen. Hij toonde aan dat chalazogamie lang zo’n unieke eigenschap niet was als de ontdekker, M. Treub, had geloofd.

Melchior Treub (1851–1910), Nederlander, promoveerde in Leiden (1873) en was daar als docent werkzaam tot hij in 1880 als directeur naar ‘s-Lands Plantentuin te Buitenzorg (thans Kebon Raya Indonesia, Bogor) vertrok. Hij bleef tot 1909 in functie en organiseerde het botanische en zoölogische onderzoek in de Indische archipel voortreffelijk. De Plantentuin groeide tijdens zijn directoraat tot een leidend centrum voor tropische biologie met talrijke instituten en dochtervestigingen, maar verloor na de Tweede Wereldoorlog zijn vooraanstaande positie voorgoed (p. 245).

Treubs wetenschappelijk onderzoek bleef vooral in herinnering door zijn ontdekking van chalazogamie. Reeds in 1880 had hij kerndeling bestudeerd bij *Chara* (en andere lagere planten) en gevonden dat niet steeds kerndeling aan celdeling voorafgaat. Soms blijft celdeling achterwege (‘fragmentatie’, een term die Van Beneden gemaakt had).

Chalazogamie heeft plaats als de pollenbuis in het ovarium aangekomen niet, zoals gewoonlijk, zijn weg vervolgt om door de micropyle in de top van de zaadknop te gaan en dan de nucellus en embryozak te bereiken, maar een omweg maakt en via de aanhechting van de zaadknop en de funiculus (chalaza, zaadstreng) in de nucellus doordringt. Bij een voor Australië en Zuidoost-Azië karakteristieke boom, *Casuarina*, trof Treub deze verrassend omslachtige inleiding van de bevruchting aan (Ann. Jard. bot. Buitenzorg; 1891). Op grond van chalazogamie stelde Treub voor de *Casuarina*-achtigen de rang van een hoofdafdeling in het plantenrijk toe te kennen – niet onredelijk omdat de pollenbuis in de taxonomie al als een gidskenmerk voor een hoofdafdeling (Siphoneae) algemeen geaccepteerd was. Treubs voorstel zou daarom op goede gronden succes kunnen hebben gehad, ware het niet dat Navashin in het volgend jaar (1892) chalazogamie bij de Berk

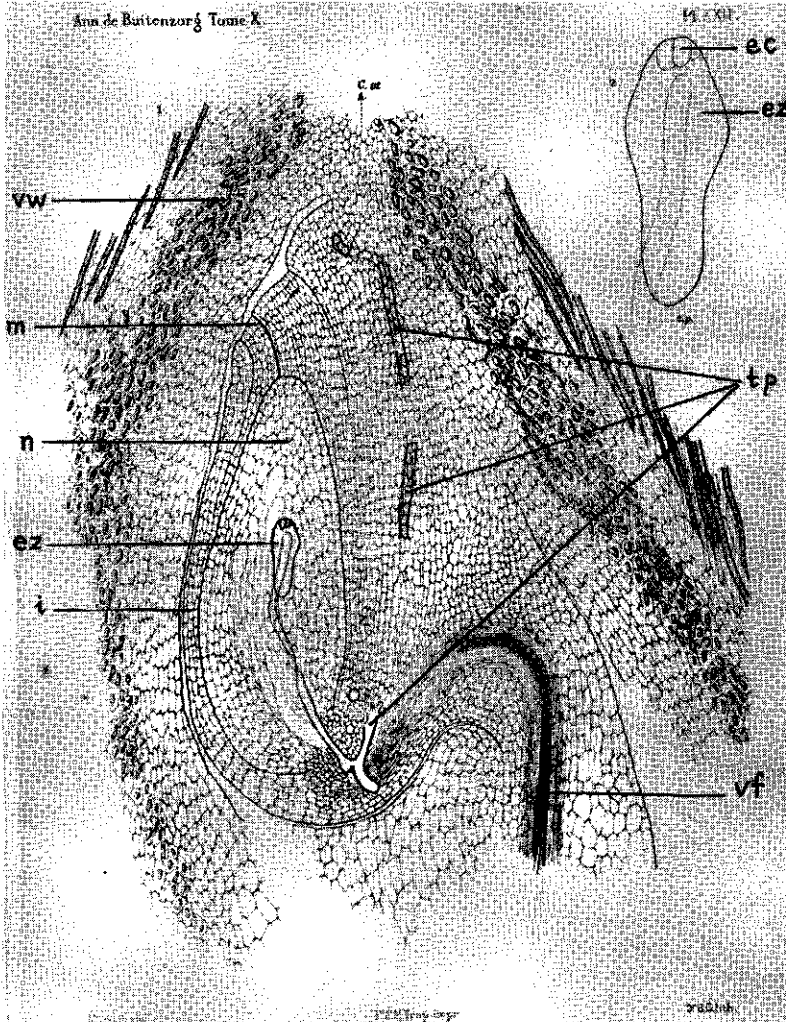


Fig. 56. Treubs ontdekking van chalazogamie bij *Casuarina suberosa* (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg X, 1891: 145 – 219, plaat XXII door mij van nadere aanwijzingen voorzien). c st: stijlkanaal; tp: stuifmeelkorrelbuis afdalend door de placenta en via de funiculus (chalaza) de embryozak binnendringend; vf: vaatbundel in de funiculus; i: integument (mantel); ez: embryozak; n: nucellus; m: micropyle; vw: vruchtwand; ec: eicel.

Casuarina's zijn boomsoorten die sedert de eeuwwisseling in het centrum van evolutiestudies over Bedektzadigen kwamen te staan. Zouden zij een brug tussen Zaadplanten en Vaatkryptogamen kunnen zijn?

Treub ontdekte dat de stuifmeelkorrelbuis bij *Casuarina* niet de gebruikelijke route volgde: door de micropyle naar de embryozak, maar langs een wijde omweg, via de chalaza, de embryozak bereikte. Hij vermoedde dat *Casuarina* de enige thans levende groep zou kunnen zijn waarin deze nog nimmer waargenomen zwerftocht van de pollenbuis plaatsvond. Het kan een sinds het verre verleden gehandhaafde leertijd (apprentissage) van de buis op weg naar de eicel zijn, daterend uit de tijd dat Casuarinaceae relaties onderhielden met de voorouders van de huidige Naaktzadigen en Tweezaadlobbigen. Enthousiast stelde hij voor de Bedektzadigen in *Chalazogames* en *Porogames* te verdelen, de eerste met chalazogamie terwijl bij de *Porogames* de stuifmeelkorrelbuis via de micropyle zijn bestemming bereikt. Toch wilde Treub de Casuarinaceae niet als een link beschouwen tussen de thans levende Naakt- en Bedektzadigen.

In volgende jaren kwam aan het licht dat chalazogamie bij Amentiferae (Katjesdragers) niet zelden voorkomt en ook wel bij andere groepen optreedt (bij voorbeeld onder Rosaceae bij *Alchemilla*).

vond. Andere Katjesdragers (Amentiferae) bleken na onderzoek elders eveneens chalazogaam, zoals de Walnoot (Navashin, 1895) en ten slotte vond Navashin dat sommige Iepsoorten zich nu eens wel en dan weer niet chalazogaam gedragen, hetgeen betekende dat chalazogamie voor systematische doeleinden een beperkte betekenis heeft.

Geen betere slotsom uit bovenstaand overzicht van de bevruchtingscytologie te trekken, een periode van uitwisseling en toetsing van gevonden gegevens, resultaten van zuiver wetenschappelijk onderzoek, dan Strasburgers citaat (1904) uit Kant: 'Waar ik ook maar iets leerzaams aantref, eigen ik het mij toe. Het oordeel van degene die mijn argumenten weerlegt, wordt mijn oordeel nadat ik het eerst gewogen heb op de weegschaal van mijn eigenliefde, en vervolgens opnieuw afgewogen heb tegen mijn meningen en argumenten en dan dat oordeel doorslaggevend heb bevonden.' Deze uitspraak karakteriseert de eerste ontwikkelingsfase van het samengaan van de celleer en de genetica, 1860-1902.

24. *Van Mendel naar De Vries: de mutatietheorie*

Gregor Johann Mendel (1822, Heinzendorf (Odrau, Silezië) - 1884, Brünn) ontving na theologiestudie (1844-1848) in het Augustijnenklooster te Brünn, in 1847 de priesterwijding. Hij had ook enige scholing in de tuinbouw opgedaan.

Na korte tijd wiskunde en Grieks te hebben onderwezen, ging hij in Wenen (o.a. bij F. Unger) natuurwetenschappen studeren (1851-1853). Wegens ernstig onvoldoende cijfers werd hem de bevoegdheid als leraar voor het middelbaar onderwijs geweigerd (in 1850; in 1856 voor de derde maal). Van 1854 tot 1868 was hij onbevoegd leraar aan de Oberrealschule in Brünn (Brno).

Als lid van de Naturforschende Verein (sinds 1868) deed hij daar verslag van zijn proeven over plantenkruisingen en de vereniging publiceerde zijn bevindingen na acht jaar experimenteren (1855-1864). Versuche über Pflanzen-Hybriden staat in Verhandlungen des Naturforschenden Vereins, Brünn, over het jaar 1865 (verschenen in 1866). De publicatie van 1866 die de grondslag werd van de moderne erfelijkheidsleer omvat slechts zo'n vijftig gedrukte bladzijden. Toen Mendel al een jaar abt was van het Königskloster van de Augustijnen bij Brünn (hij mocht daar tijdens zijn studie reeds proeven doen) volgde nog Ueber Einige aus Künstliche Befruchtung Gewonnene *Hieracium* (1869). De tijd om zich nog met biologie bezig te houden ontbrak Mendel daarna, want de plichten van zijn functie eisten alle aandacht op. Tot zijn laatste dag bleef hij het klooster verdedigen tegen de nieuwe belastingheffingen (gevolgen van het Religionfondgesetz; 1874).

Als leraar was Mendel populair: een gezette, middelgrote, opgewekte, met een glimmend brilletje toegeruste geestelijke. H. Iltis (1947) en J.G. Meyknecht (1950) beschreven zijn leven en werk; een recente studie is van H. Stubbe (Kurze Geschichte der Genetik; 1965).

Met zorg koos Mendel planten voor kruisingsproeven. Het moesten nauw verwante en dus goed kruisbare planten zijn, die door weinig kenmerken constant verschillen. Tijdens de bloei moesten zij voor vreemd stuifmeel onbereikbaar zijn of daartegen afdoende beschermd kunnen worden. Ten slotte was nodig om alle planten die voortgekomen waren uit enige generaties lang volgehouden kruisingen, vergelijkend te onderzoeken.

Bij de uitwerking van zijn bevindingen en de voortzetting van zijn proeven hield Mendel streng vast aan de autonomie en de duurzaamheid van de kenmerken die hij aan het begin uit het kenmerkenpatroon gekozen had. Gaertner had voor de beginselen van autonomie

en het constant blijven van de kenmerken afzonderlijk de aanzet gegeven en Mendel – naar eigen inzicht en methode werkend – bracht de verervingswetten aan het licht. Naudin, die terzelfdertijd (1863) in Frankrijk werkzaam was kon door de brede keuze van proefobjecten en de daarmee verbonden spreiding van uitkomsten de Mendelse wetten niet afleiden. Voor Mendels succes was de keuze van het object, de reductie tot eenvoudige vraagstellingen, en de strak vastgehouden methode – kwantitatieve bepaling van de resultaten – beslissend.

In het verleden, zei Mendel, hadden de onderzoekers nimmer de numerieke verhoudingen van de bastaarden ten volle gecontroleerd en toch is dit ‘der einzig richtige Weg’ (1866: 4).

Mendel herinnerde aan voorgangers: Kölreuter, Gaertner, Herbert, Lecocq en Wichura. Lecocq (1802–1871) was hoogleraar in Clermont-Ferrant en had voornamelijk methoden om tuinbouwvariëteiten te kweken ontwikkeld. M. Wichura (1817–1866) was in Breslau werkzaam en onderzocht wilgkruisingen (*Salix*). Hij had in 1854 een artikel (Ueber Künstlich Erzeugte Weidenbastarde) geschreven (in *Flora*) en daarin vermeld dat intermediaire wilgkruisingen zich soms constant voortplanten. Mendel bestudeerde zijn uitkomsten later en hij stelde vast dat zij goed met zijn bastaarderingsregels overeenstemden. Van Wichura verscheen nog in 1865 een grote wilgestudie (Die Bastardbefruchtung . . .). Het was het jaar waarin Mendel zijn klassieke artikel voltooide.

Na enige vergissingen had Mendel voor eigen onderzoek Vlinderbloemigen gekozen. Dat deed hij niet alleen, want in dezelfde tijd experimenteerde Darwin in Engeland met dezelfde groep.

Uit 22 erwterassen (*Pisum sativum*) met duidelijke verschillenmerken die Mendel eerst twee jaar op stabiliteit controleerde, zonderde hij de geschikt geachte vormen af door ze op eigen bedden te kweken. Hij verwijderde de meeldraden vóór de bloei. Om de stempels die hij bestoven had, bracht hij een (papieren) hoesje aan, zodat zij tegen latere bestuiving beschermd werden. Hij zaaide alle gewonnen zaden, sorteerde alle nakomelingen, telde ze en kruiste ze opnieuw. Meer dan 350 kunstmatige bevruchtingen leverden 12 980 hybride planten.

Zou Mendel veelzadige planten gekozen hebben (zoals *Papaver*, Cucurbitaceae, *Digitalis*, die welbekende proefobjecten waren van o.a. Kölreuter, Godron, Naudin en Sageret), dan waren zijn experimenten door de astronomische aantallen nakomelingen onuitvoerbaar geweest.

Allereerst bepaalde Mendel de vererving van één kenmerkenpaar (groene en gele zaadlobben). Daarna vergrootte hij stap voor stap het aantal verschillende (gepaarde) eigenschappen tot zeven (zaden en peulen, in verschillende kleuren en vormen). De eigenschappen handhaven zich ten volle in het kenmerkenpatroon van de nakomelingen. Overgangen daartussen (Mischformen) vond hij niet. Een eigenschap die zichtbaar aanwezig is, verdringt zijn tegengestelde volkomen en Mendel noemde dit verschijnsel ‘Dominanz’. Deze term had M. Sageret al in 1826 gebruikt voor hetzelfde verschijnsel, dat hij had opgemerkt bij zijn kruisingsproeven met meloenen. Het verdrongen kenmerk zal, zei Mendel, ‘recessiv’ heten.

Na kruising van erwterassen is de eerste generatie (F1) éénvormig; alle nakomelingen tonen de dominerende eigenschap. De kleur van bonebloemen (*Phaseolus*) blijkt in de F1 niet dominant te zijn; Mendel vond daar veel ‘Mischformen’.

Bij de nakomelingen van de eerste generatie (F2) erwten worden de stamouderlijke eigenschappen weer zichtbaar, getalmatig in verschillende verhoudingen indien méér dan

een kenmerk in beschouwing genomen wordt. Herhaalde kruisingen tonen aan dat alle mogelijke combinaties van de gekozen verschillenmerken optreden; bij opvolgende generaties steeds alle onveranderd, maar samen met andere. Mendel vond onveranderlich sich fortpflanzenden Combinationsformen (die tegenwoordig homozygoot genoemd worden), maar de meeste hybriden bezitten 'varierende Merkmale', dat wil zeggen dat zij er soms wel en soms niet zichtbaar zijn, en dus in verschillende combinaties optreden.

Van de ontdekking dat de bevruchting van planten de vereniging van een kiemcel en een stuifmeelkorrelcel is, was Mendel op de hoogte en hij besloot dat de Elementen die zich in de bevruchte cel tot een levenskrachtige eenheid verbinden 'in hun materiële geaardheid en rangschikking een onveranderlijke wet herbergen.' De hybriden brengen verschillende kiem- en stuifmeelcellen voort, zo veel als de mogelijke Combinationsformen vereisen. Hij zag in dat zijn proefondervindelijke bewijsvoering de mogelijkheid verschaffen kon om met wiskundige zekerheid het uiterlijk en de erfelijke aanleg van hybriden te voorspellen.

Misschien is het niet overbodig aan te tekenen dat Mendels juiste conclusie slechts mogelijk is omdat geen nieuwe eigenschappen optreden maar slechts combinaties van de reeds bestaande. Nieuw is een samengaan of een afscheid van eigenschappen dat niet eerder geconstateerd werd, met andere woorden, de soortgrenzen blijven onverzettelijk gehandhaafd.

Mendels uitkomsten en overwegingen werden naderhand in de drie Wetten van Mendel samengevat.

1. Op de kruising van twee (door één dominante eigenschap verschillende) homozygote planten (monohybride) volgt een eerste generatie (F1) die uniform is. Alle planten hebben hetzelfde uiterlijk (uniformiteitswet).
2. Op zelfbestuiving van een uniforme F1 (één ouderlijk verschillenmerk) volgt een niet-uniforme F2 (getalmatige nakomelingen 3 : 1). Bij zelfbestuiving van een intermediaire F1 is de getalverhouding van de nakomelingen 1 : 2 : 1 (wet van de vaste getalverhoudingen).
3. Elke eigenschap volgt onafhankelijk van de andere eigenschappen de twee eerste wetten (onafhankelijkheidsregel).

Kruisingen werden in de loop van de 19e eeuw door steeds meer onderzoekers ter hand genomen. Sinds Ray en Linnaeus zochten zowel systematici als kwekers in toenemende mate naar wetmatigheden. De geleerden bij voorkeur in de natuur en de kwekers in hun tuinen en kassen. Darwins Origin gaf deze onderzoekingen een nieuwe stimulans. In zijn beschouwingen werden de wilde en de onderworpen natuur gelijkgesteld.

Een overzicht van de immense hoeveelheid gegevens en literatuur als uitgangspunt voor verder, gericht onderzoek publiceerde W.O. Focke in 1881 (Pflanzen-Mischlinge). Hij gaf daarin een samenvatting en verwijzingen van toepassing op de plantenbastaardering in zijn geheel, een uitermate welkom en nuttig stuk werk.

W.O. Focke (1834–1922) prakticeerde als arts in Bremen (1858–1904), na een medicijnenstudie in Bonn, Würzburg, Wenen en Berlijn. Hij was een toegewijde florist, levenslang volijverig zoekend, waarnemend en schrijvend. De Natuurwetenschappelijke Vereniging en de Botanische Tuin (1904) in Bremen danken hun bestaan aan Focke.

Zijn onderzoek over *Rubus* (*Synopsis Ruborum*, 1877 en de 3-delige *Species Ruborum*; 1910–1911) is de grondslag voor het latere bramenonderzoek. Focke hoopte de herkomst van de soorten door kruisingsexperimenten samen met natuurstudie te kunnen opsporen.

In zijn Pflanzens-Mischlinge wees hij met enige nadruk op Mendels publikaties en proefnemingen (erwten en *Hieracium*). Anderen citeerden Mendel.

Het werd gewoonte te beweren dat Mendels publikatie vergeten en omstreeks 1900 herontdekt werd. Mij schijnt het toe dat het Brünne tijdschrift weliswaar weinig lezers had, maar dat niettemin voldoende ruchtbaarheid aan Mendels resultaten gegeven was. 'Vergeten' moet zijn 'veronachtzaamd'. Naegeli kreeg van Mendel brieven en verzoeken om medewerking. Hij begreep echter de betekenis van Mendels werk niet en zette hem aan het werk met *Hieracium* (Havikskruid), een apomict die bijgevolg niet mendelt en die dus niet aan Mendels oorspronkelijke object-voorwaarden voldeed. Mendels Havikskruidproeven zaaiden verwarring.

De reden voor veronachtzaming was, dat zijn uitkomsten de Darwinisten niet mondden, want ze wezen op stabiliteit van het soortkenmerkencomplex, op terugkeer naar de voorouderlijke staat, op een onoverkomelijke soortgrens en de soortgrens behoorde nu juist op aandrang van de mens te wijken.

Darwins A Provisional Hypothesis of Pangenesis verscheen in 1868, een afdeling in zijn verhandeling over nuttige dieren en planten (*Animals and Plants under Domestication*, vol. II, herzien in 1893).

De cellen van elk organisme zijn in hoge mate autonoom; elke cel, verzekert Darwin door Malthus geïnspireerd, probeert van het voedselaanbod een zo groot mogelijk deel binnen te halen. Terwijl cellen te gronde gaan verhindert dit buurcellen niet onbelemmerd verder te leven. Een onnauwkeurigheid is het, te zeggen dat een organisme zich als een geheel voortplant. De overlevende cellen brengen steeds dezelfde cellen voort: een zenuwcel een zenuwcel, skeletcellen evenzo, enzovoorts. Kiempjes (*gemmulae*) verlaten elke levende cel en komen na een reis door het lichaam de voortplantingscellen binnen. Zij bevatten nu en vervoeren de *gemmulae* en die zijn op hun beurt autonoom. Zij vermeerderen zich op eigen kracht en beheersen de groei van het embryo. Dat verkrijgt zijn vormen door toedoen van de *gemmulae*.

De cellen van embryo's in de eerste groeifasen ontwikkelen zich vervolgens tot allerlei organen en naarmate zo'n begincel meer (verschillende) *gemmulae* bevat, kan hij tot meer verschillende vormen aanleiding geven.

Elke geslachtscel moet tenminste één gemmula van iedere ouderlijke lichaamscel herbergen en zo kunnen alle cellen die voortkomen uit het embryo in vroege staat te zamen aan alle organen (lichaamscellen) van het ouderlijke organisme gelijk worden, met andere woorden, de dochtercellen van de bevruchte eicel differentiëren zich in overeenstemming met de cellige opbouw van de voortbrenger.

Terwijl sommige *gemmulae* actief zijn, de meeste, blijven andere passief en als het tijdstip komt waarop zij te zamen de groei moeten voortzetten om tot de ontwikkeling te geraken in overeenstemming met de ouderlijke organismen, kunnen de passieve verstek laten gaan en daarom is hergroei of regeneratie na verminking dikwijls geen nauwkeurige herhaling van de voorafgaande toestand. Enige *gemmulae* kunnen de wond niet bereiken of ze werken om andere redenen niet mee.

Darwin kon met zijn gemakkelijk hanteerbare *gemmulae*-hypothese zijn kruisingsresultaten goed verklaren. De vererving van nieuw verworven eigenschappen eveneens. Uit de cellen die door uitwendige beïnvloeding veranderd zijn, komen gewijzigde *gemmulae* te voorschijn. Bereiken deze de voortplantingscellen, dan zal de verworven eigenschap vererven, bereiken zij die niet, dan is de verworven eigenschap niet erfelijk. Er ontstaat echter strijd tussen de nieuw aangekomen en de al aanwezige *gemmulae*. De winnaars

bepalen de eigenschappen van de nakomeling. *Gemmulae* kunnen enige generaties latent blijven en dan ten slotte toch actief worden, zodat voorouderlijke eigenschappen weer verschijnen (atavisme).

De leer van de *gemmulae* ontmoette ernstige kritiek. F. Galton (1822–1911), Darwins neef en een vooraanstaande wiskundige, controleerde door bloedtransfusie van zwarte naar witte konijnen of zwart-*gemmulae* worden overgebracht. Geen kwestie van. Nog andere tegenwerpingen negeerde Darwin; hij hield voet bij stuk. Darwin was de laatste verdediger van de Hippokratische erfelijkheidsleer in de geschiedenis van de biologie.

Naegeli's cytologie komt elders ter sprake (p. 563); hier zij en passant zijn Mechanisch-fysiologische Theorie der Abstammungslehre vermeld (1884), die van een verondersteld dualistisch celplasma uitgaat: voedings- en idioplasma. Idioplasma beheerst de vererving en alle idioplasten staan met elkaar in verbinding, zodat het lichaam tot in de verste uithoeken doorweven is met een idioplasten-netwerk.

Elke idioplast bestaat uit talrijke Anlagen en als in de kiemcel de eerste Anlage actief wordt begint de groei. Nu is de evenwichtige samenhang gestoord en dit prikkelt een volgende Anlage tot groei (vgl. Diderots bijenzwerm, p. 470). Omdat de Anlagen in een vaste ordening gerangschikt zijn, zullen zij steeds in dezelfde volgorde de gelijke, vormende activiteit ontplooiën en zo ontwikkelt de nakomeling zich tot een duplicaat van de ouders. De theorie werd 'piano-theorie' genoemd omdat men zich voorstelde dat de Anlagen zoals de toetsen van een piano naast elkaar zouden liggen. De vergelijking wint nog aan bekoering indien men denkt aan de mechanische piano van Naegeli's dagen die door vooerbewerkte papierrollen af te draaien feilloos muziekstukken ten gehore bracht en herhaalde.

In 1876 besloot H. de Vries Darwins Pangenesis-theorie proefondervindelijk te toetsen.

Hugo de Vries (1848, Haarlem – 1935, Lunteren) studeerde biologie in Leiden, werd in 1870 assistent van W. Hofmeister (Heidelberg; VIII.15) waarna hij in Amsterdam leraar werd (1871). Hij zette zijn studie voort door korte tijd bij Sachs (in Würzburg) te gaan werken en in 1877 volgde zijn benoeming als lector voor de plantenfysiologie aan de universiteit van Amsterdam, waar hij tot 1918 werkzaam bleef. Na beëindiging van zijn ambtsperiode trok hij zich volkomen terug. Zijn verzameld werk verscheen in zeven delen (*Opera e Periodices Collata*; 1918–1927).

De Vries verrichtte voorbeeldig onderzoek op allerlei botanisch terrein (ademing, cytologie, plasmolyse, galvorming). Hier volgt een overzicht van zijn bijdragen aan de erfelijkheidsleer en evolutietheorieën.

Toen De Vries zijn kruisingswerk begon stond vast dat de celinhoud de factoren bevat die erfelijkheid bepalen; betrekkelijk weinig factoren, meende hij. Talloze combinaties van die zich voortdurend wijzigende factoren (Permutationen) hebben de hele levende natuur in al zijn verscheidenheid (ganze Organismenwelt) tot stand gebracht.

Hiervan uitgaande ontwikkelde De Vries het concept 'mosaïque vivante', dat Naudin ontworpen en Darwin bedoeld had, in zijn Intrazelluläre Pangenesis (1889). De titel van de verhandeling is een verwijzing naar Darwins erfelijkheidstheorie.

Het erfgoed (erbliche Anlage) bestaat uit zelfstandige en uit mengbare elementen. De grondregel van de Darwinistische natuurbeschouwing is dat elk organisme als een samenstel van talloze eigenschappen beschouwd moet worden; De Vries was Darwinist.

Een kwantum of hoeveelheid materie met bijzondere eigenschappen roept een bijbehorende eigenschap op en maakt hem zichtbaar. Zo'n eigenschapvoortbrenger heet *pangeen*. Elke celkern bevat alle verervende kenmerken, alle door het eigen pangeen vertegen-

woordigd. De dochtercelkern bevat na celdeling een replica van elk pangeen.

Onzeker bleef – dat kon niet anders – de definitie of omgrenzing van ‘eigenschap’ en van de moedermaterie. Welke hoeveelheid vorm, kleur, maat, en zo verder, is één eigenschap en is één eigenschap steeds gebonden aan één en dezelfde hoeveelheid materie?

De Vries liet dergelijke vragen (voorlopig) rusten. Hij begon proeven over de kleur van hybride bonenbloemen (*Phaseolus multiflorus* × *Ph. vulgaris nanus*) – hetzelfde proefobject als van Mendel indertijd – en verkreeg dezelfde resultaten.

Mendel bracht soortgrenzen in verband met evolutie nauwelijks ter sprake; voor hem waren soorten goed te onderscheiden, natuurlijke taxa. Darwin wilde soortgrenzen ontkennen, maar in zijn betogen zag hij zich genoodzaakt die ontkenning gewoonlijk te negeren. Huxley trok de consequentie uit de leer van het transformisme met zijn uitspraak dat een soort niet meer of anders is dan een fase in de evolutie. Die evolutie werd door De Vries genetisch uitgewerkt. Zijn mechanistisch-causale erfelijkheidsleer verschilde van die van Darwin, niet alleen door een afwijzing van natuurlijke soorten maar ook omdat het erfgoed steeds binnen de cel(kern) blijft, terwijl Darwin de *gemmulae* laat migreren.

Een pangeen is, intracellulair, de *causa* van één eigenschap, onveranderlijk en duurzaam, en een *gemmula* is, intercellulair, de magisch begaafde transporteur van orgaan-eigenschappen, onderhevig aan individuele wijzigingen, aan vormwijzigingen als gevolg van letsel of andere uitwendige invloeden.

Weismanns leer (XII.48) van het continuë (onsterfelijke) kiemplasma stemt enigermate met de pangenesistheorie overeen, maar er is een wezenlijk verschil. Bij Weismann is het kiemplasma het soortvertegenwoordigende eigenschappencomplex als een geheel, van generatie op generatie, en bij De Vries volgt de eigenschappenoverdracht wel dezelfde weg, maar het is een aggregaat van onafhankelijke, autonome pangenen. Weliswaar erkende Weismann de pangenen, maar zij zijn, naar zijn mening, verbonden tot grotere eenheden, eenheden met alle soortkenmerken die schuilgaan in de geslachtscellen en die nergens anders te vinden zijn dan in die cellen en in hun moedercellen, kortom in de celreeks tussen de kiemcel van het ouderlijke en van het afstammende organisme. Bij De Vries zijn alle cellen onipotente. Bij Weismann ontbreken in de niet-geslachtelijke lichaamcellen de dragers van de soortkenmerken. Hij verzekert dat de lange rij celdelingen noodzakelijk in het (dierlijke, veelcellige) lichaam om de cyclus van geslachtscel naar geslachtscel te sluiten, onregelmatigheden vertoont. Uit ongelijke celdelingen voortkomende dochtercellen leveren de somatische, niet-geslachtelijke weefsels (en organen).

Argumenten vond Weismann in zijn waarnemingen van vroege ontwikkelingsstadia van ongewervelde zeedieren. Hij zag ongelijke dochtercellen die elk het eigen aandeel namen om de gedifferentieerde lichaamsbouw te verwezenlijken, kennelijk na een bijzondere deling daartoe in staat gesteld.

De Vries had na zijn studies van planteceldelingen niet minder goede argumenten. Het liet zich verdedigen dat elke celkern alle eigenschapdragere, alle pangenen bevat. Weefsel-differentiatie zou veroorzaakt worden door de overgang van enige pangenen uit de kern naar het cytoplasma en hun aanwezigheid daar zou de vorm van de groeiende cel (en van het orgaan) bepalen. Uit niets was De Vries gebleken, zo deelde hij mee, dat in embryonaal planteweefsel celkernen onderling verschillen en daarom is Weismanns theorie van de bijzondere kiemplasmaketen een dwaling.

Breed opgezette proeven met Maïs en met Teunisbloem gaven soms onverwachte resultaten. W. Beijerinck (VIII.24) bezat een overdruk van Mendels Versuche en maakte De Vries opmerkzaam op Mendels werk. Maïskruisingen om korrelverschillen te onderzoeken

ken leverden in de F1-generatie hybriden op die pas in de F2-generatie verwacht mochten worden. Zoekend naar een verklaring, stelde De Vries de publikatie van zijn bevindingen jaren uit. Toen echter in 1898 de 'dubbele bevruchting' werd ontdekt (VIII.23), begreep hij dat dit de oorzaak van de gevonden 'afwijkingen' moest zijn. Het endosperm van de maïskorrel is, beoordeeld naar de genetische kernopbouw, F2, ofschoon de plant tot de F1 behoort. De afwijkende vererving van de korreleigenschappen waren verklaard en bleken (achteraf) een fraai bewijs voor Mendels wetten (*Sur la Fécondation Hybride de l'Albumen*; 1899).

Een volgend artikel verscheen in 1900, in hetzelfde tijdschrift (*Comptes rend. Acad. Sci. Paris*) getiteld *Sur la Loi de Disjonction des Hybrides*, terwijl een artikel in het Duits met vrijwel dezelfde inhoud, *Das Spaltungsgesetz der Bastarde in de Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* verscheen.

De laatstgenoemde publikatie bevat de mededeling, dat de verervingswet die Mendel door erwtenbastaardering gevonden had, voor planten een algemene geldigheid heeft en van het grootste gewicht is (eine ganz principielle Bedeutung hat).

De kwantitatieve en regelmatige vererving van eigenschappen door kruisingen heeft De Vries onomstotelijk juist bevonden. Gepaarde tegengestelde kenmerken (antagonistische Eigenschappen) vererven zelfstandig en afhankelijk van de inhoud van stuifmeelkorrels en eicellen.

Meer dan 100 soorten wilde planten, verzameld op korte afstand van Amsterdam, stelde De Vries op de proef als mogelijkheden voor erfelijkheidsonderzoek. Hij zocht naar plotselinge, erfelijke 'variëaties' (zoals Beijerinck in bacterie-kolonies had aangetroffen en beschreven).

Een Teunisbloem, afkomstig uit Noord-Amerika en als sierplant gekweekt niet ver van Hilversum, ontsnapte uit de cultuur en vestigde zich als onkruid op een aardappelakker waar vele, verschillende vormen zich ontwikkelden tussen 1875 en 1885, het jaar waarin De Vries ze vond en koos. De soort wordt tegenwoordig als *Oenothera erythrosepala* Borbás aangeduid, maar De Vries beschouwde de planten als *O. lamarckiana*, een naar later bleek onzekere naam voor allerlei verwante vormen.

Na een keuze (bloemen met korte stijl, gladde bladeren enz.) bracht De Vries planten naar Amsterdam en begon daar zijn kruisingsonderzoek.

Nu hij had vastgesteld dat eigenschappen samen in hybride planten aangetroffen in opvolgende generaties de eigen, gescheiden weg gaan, trok De Vries daaruit de slotsom dat het standpunt van talrijke vroegere onderzoekers juist is: soorten zijn geen blijvende natuurlijke eenheden. Soortonderscheidingen kunnen voor systematische en praktijkdoeleinden aanvaard worden, maar voor 'Physiologische Forschung', een verdiepte kennis van soorten, zijn zij onbruikbaar. Het is een doolhof om soorten, ondersoorten en variëteiten als eenheden beschouwd, te onderzoeken door kruisingen. Kenmerken, soortonderscheidingen moeten het uitgangspunt zijn en scherp onderscheiden verschillen behoren op de proef te worden gesteld. Of in de natuur gevonden planten hybriden, soorten, of variëteiten zijn, zogenaamde onopgeloste problemen, behoeft geen antwoord meer (want het zijn niets anders dan kenmerk- of eigenschapaggregaten).

In 1901 begon De Vries zijn *Die Mutationstheorie* (2 delen, 1901-1903): 'Met mutatiethoorie bedoel ik te zeggen dat de eigenschappen der organismen uit afzonderlijke en onafhankelijke eenheden zijn opgebouwd'.

De verklaring is een herhaling van de leer verdedigd in *Intrazelluläre Pangenesis*. Met *Die Mutationstheorie* ontving het neo-Darwinisme de lang gezochte en onmisbare experi-



Fig. 57. *Oenothera biennis*, Gewone Teunisbloem. Hugo de Vries (VIII.24) baseerde zijn mutatietheorie op jarenlang voortgezet, omvangrijk, vergelijkend onderzoek van Teunisbloemen die hij verwilderd had aangetroffen, naar Amsterdam (Hortus Medicus) overbracht en daar kweekte. Zijn uitgangsmateriaal staat bekend als *O. lamarckiana*, maar niemand weet welke soort of hybride, of mutant, nu eigenlijk de aanduiding 'lamarckiana' verdient. Deze naamkwestie kan De Vries' theorie niet schaden, evenmin als het curieuze feit dat, naar later kwam vast te staan, de meeste 'mutanten' die het onderzoek opleverde, verklaard moeten worden als gevolgen van het bijzondere chromosomenarrangement van de Teunisbloemen.

Teunisbloemen zijn van oorsprong alle Amerikaans. *O. biennis* is in Nederland het meest algemeen, ingeburgerd op sommige plaatsen als 'onkruid'.

mentele steun: de bewezen constante vererving van nieuwigheden.

Nieuwe soorten, verklaarde De Vries, ontstaan door het toevoegen (verwerven) van nieuw erfgoed of door het verlies daarvan. Dertien jaar kruisingsproeven met Teunisbloemen (zijn kweek omvatte meer dan 50 000 exemplaren) hadden hem 800 planten met afwijkende soortkenmerken opgeleverd. Eén was er, afwijkend in alle organen van *O. lamarkiana*, die erfelijk volkomen constant bleek. Deze nieuwe soort zal *O. gigas* heten. Hij was abrupt (plötzlich) ontstaan, zonder tussenvorm en zonder herkenbare voorlopers, voltooid, in alle kenmerken compleet en zonder de minste terugkeer naar de stamvorm (Ursprungstyp).

Darwin onderstelde dat uitwendige beïnvloeding erfelijke variëteiten kan oproepen. De Vries ontkende dit. Natuurlijke teeltkeus selecteert volgens Darwin de nieuw verschenen varianten of, na gewijzigde milieu-omstandigheden, uit oude varianten.

Volgens De Vries is de primaire *causa* van diversiteit inwendige wijziging van het erfgoed, een autonoom wijzigen van pangenen. Daarna overleven de varianten al dan niet, afhankelijk van de milieuvoorwaarden. Voor Darwin waren die 'sports' of 'transmutations' van weinig of geen belang voor het ontstaan van soorten. Voor De Vries waren zij hoofdzaak, neen, het enig mogelijke begin van soortvorming. Hij vatte zijn conclusie samen: 'De mutatie-theorie verschafft Darwins grootse concept van evolutie en het ontstaan van soorten, een vast verankerde, nieuwe grondslag'. Let wel: vast verankerd en nieuw; de kritiek op Darwins ondersteuning van evolutie was niet mals.

Soorten worden dus niet voorgebracht, zoals men gewoonlijk denkt, door een voortdurende selectie van extreme, individuele varianten. De bevindingen van kwekers hebben ons over selectie geleerd, dat zo'n onderstelling letterlijk onhoudbaar is, aldus De Vries.

De mutatieleer had Lamarcks en Darwins evolutietheorieën grondig vernieuwd. De Vries, taxonomisch en historisch ongeschoold, zette zijn baanbrekend werk voort, rechtlijnig redenerend, zodat hij moest ontspreken, want de (levende) natuur ontsnapt aan het isolement van rechtlijnigheid.

De Vries trok in Die Mutationstheorie de consequentie dat, aangezien een soort de manifestatie van een pangenen-aggregaat is (elementairen Eigenschappen), een nieuwe soort zal ontstaan telkens als een pangen zich verandert. Die gebeurtenis heet Mutation (Die Mutationstheorie II, 1903: 3). Hierbij moet worden bedacht dat weliswaar de op den duur toenemende differentiatie in de levende natuur (progressive Mutation) uit nieuwe genen voortkomt (neue innere Anlagen), maar de innerlijke toevoeging of wijziging van het erfpotentieel gaat als een Prämutation de uiterlijke, zichtbare, actuele mutatie vooraf. Deze laatste verschijnt pas na activering van de Prämutation (1903).

Mutabiliteit is het verschijnsel dat de pangenen in het Idioplasma in verschillende toestanden kunnen voorkomen of van plaats kunnen veranderen (1903).

Het laat zich voorspellen, besloot De Vries, dat als eens de wetten van het muteren bekend zullen zijn, men in de toekomst kunstmatig en naar believen mutaties zal kunnen opwekken en daardoor planten en dieren van geheel nieuwe eigenschappen zal kunnen voorzien. Misschien kan de beheersing van het muteren eens constante en betere soorten cultuurplanten en -dieren in het leven roepen.

Die Mutationstheorie oogstte warme bijval van Strasburger, Weismann en al heel spoedig van W. Johannsen (1857-1927), die in Kopenhagen plantkunde had gestudeerd en daar hoogleraar was. Hij verving in de Deense editie van zijn colleges (1903) de term pangen door lateron. In zijn Elemente der Exacten Erblichkeitslehre (1909, 2e druk 1913) verklaarde hij dat 'geen' mv. genen) beter de materiele basis van de erfelijkheid aanduidt

dan namen zoals pangenen, of Elemente of Anlagen. Hij experimenteerde o.a. met kruisingen van *Phaseolus vulgaris* en isoleerde de zogenaamde 'reine Liniën'.

Het neo-Darwinisme werd in de 20e eeuw verbouwd en uitgebreid tot de synthetische evolutieleer en de mutatietheorie vormde een hoeksteen van die vernieuwing. Het was zeker niet de eerste keer in de geschiedenis van de biologie dat uit onjuist geïnterpreteerde resultaten de juiste conclusies getrokken werden. Vormen die De Vries voor mutanten hield en zijn 'nieuwe soort' *O. gigas*, bleken later vooral door het kernonderzoek van O. Renner (1883-1960; werkzaam in Jena) geheel anders begrepen te moeten worden. *O. lamarckiana* is een 'komplexheterozygote' die voor mutatieproeven ongeschikt is (Versuche . . . Konstitution . . . Oenotheren; 1917). Het deed geen afbreuk aan de betekenis van de vernieuwing die De Vries heeft bijgedragen aan de erfelijkheidsleer en de plaats die hij inneemt in de ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie.

IX. Embryologie en morfologie

1. Ontwikkeling van de Westerse embryologie

Embryologie is de wetenschap over de vroege ontwikkelingsfasen van levende wezens en betreft daarom de periode van het begin van groei tot de voltooiing van de vorm der lichaamsdelen. In mijn overzicht geef ik vooral aandacht aan morfogenese (het ontstaan en de vorming van organen) en aan ontologie (het ontstaan van organismen), dus aan een dynamische morfologie. Mijn bespreking beperkt zich tot veelcelligen. Biochemie kreeg in de moderne embryologie de overhand en krijgt daarom in het nu volgende historische overzicht weinig aandacht.

Het ontstaan en groeien van mens, dier en plant hebben altijd grote belangstelling getrokken; de redenen liggen voor de hand. Totdat schei- en natuurkunde en de bijbehorende techniek na de 17e en vooral in de 19e eeuw nieuwe wegen voor onderzoek openden, kon de embryologie weinig anders dan een beschrijvende wetenschap zijn: veel waarnemingen en interpretaties steunend op en omlijst door bonte bespiegelingen. In de laatste honderd jaar ontwikkelde de embryologie zich snel, omvangrijk en veelzijdig. Voor een uitvoerige geschiedenis verwijs ik naar Cole (1930), Needham (1934), Meyer (1939) en Adelman (1965) en naar de rijkdom aan gegevens in Roger (1963). Aan hen heb ik veel te danken.

De biologie van het Westen ontplooidde zich zelfstandig, slechts zo nu en dan even door wetenschappen van buiten-Europese huize aangeraakt. Nadat de Europeanen zich in Amerika en hier en daar in de overige werelddelen gevestigd hadden, ontstond op den duur een uitwisseling van biologische vondsten met buiten-Europese biologie (en embryologie) en Europees geaard en gevoed onderzoek vond tegelijkertijd voortgang.

Historici hebben zich gewoonlijk beijverd om de bronnen van de biologie goeddeels buiten Europa te zoeken en zelfs aan te wijzen, maar slaagden niet. Het blijkt, als men de gevonden en daarna aangeboden gegevens kritisch en zonder vooringenomenheid beschouwt, dat de Westerse embryologie de weg van de Westerse biologie strikt volgde. J. Needham, die in 1934 een fraaie en degelijke geschiedenis van de embryologie publiceerde, poogde naar gewoonte een brug te slaan tussen de antieke Indiase en Oostaziatische embryologie, en het werk van de beste embryoloog der Oudheid, Aristoteles. Mij schijnt het toe dat zijn opzet niet slaagde, omdat de wederzijdse opvattingen zo veel verschillen als maar mogelijk is bij het bestuderen van hetzelfde onderwerp binnen de toenmaals geldende beperkende omstandigheden.

Meyer (1939, p. 14) is het met Needham eens. De feiten echter bevestigen niets anders en niets meer dan de erkenning dat alle mensen ter wereld, gemeten naar aard en verstand, gelijk zijn. Daarom zullen emoties, gevoelens ten aanzien van de natuur der gedragingen en eigenschappen van levende wezens, en vooral als het de mens betreft, in zeer hoge mate

overeenstemmen. Zulke overeenkomstigheden wijzen op de mondiale identiteit van de mens en zij gaan slechts vergezeld van voor land en volk (en tijd) kenmerkende verschillen. Gedachten over embryologie in de vroege historie zijn dus overal ter wereld gelijk. Incidenteel was er een vleugje beïnvloeding dat nooit de eigen ontwikkelingsgang kon wijzigen, noch in het Westen, noch ook omgekeerd daarbuiten.

Het gemis aan ontvankelijkheid van Westerse biologen voor buiten-Europese biologie laat zich niet empirisch bewijzen, maar wel illustreren door details. Bij voorbeeld: voor embryologisch onderzoek was het bebroede kippeëi het meest geschikt en het behield de voorkeur de eeuwen door. Zowel biologen als pluimveebezitters waren voortdurend met bebroede eieren bezig. In Egypte – het land dat door zijn ligging en cultuur het Westen in vroege eeuwen het meest nabij kwam – broedde men sinds 20 eeuwen v. Chr. eieren op grote schaal kunstmatig uit, een gevestigde boerepraktijk. De nodige warmte werd door smeulende droge mest verkregen.

De geleerden op de noordoever van de Middellandse Zee hadden van de kuikenbroedrij in Egypte gehoord. Wie voor zijn onderzoek kuikenembryonen bestudeerde zou van een kunstmatige broedmethode kunnen profiteren. Men was en bleef van mening dat broeiende vochtige mest in Egypte werd toegepast of anders de hitte van de Egyptische zon (p. 155–156). Nog in de 17e eeuw wist De Réaumur (VIII.8), de belezen auteur van een handleiding voor kunstmatig broeden, niet beter. In de 19e eeuw ontdekten natuuronderzoekers wat tweeduizend jaar lang iedere geïnteresseerde bezoeker had kunnen ontdekken. De ‘ontdekkers’ waren met Napoleon naar Egypte gekomen (hij had zoals Alexander de Grote biologen in zijn legeretrost) en zij beschreven de ware staat van zaken.

In details en in hoofdzaken verlieten de Westerse embryologen de weg die zijzelf baanden niet, vijf en twintighonderd jaar lang.

Het kippeëi bleef het steeds opnieuw onderzochte, steeds beschikbare object. De embryologie van de mens neemt de tweede plaats in; andere organismen verschijnen incidenteel in de literatuur. Van de meeste soorten levende wezens zijn heden ten dage geen of slechts weinige embryologische gegevens beschikbaar.

2. Fragmenten van vroege bedenksels; het magisch links en rechts

De in de Oudheid geopperde gedachten over embryologie zijn wat de interpretatie van de feiten betreft, vrijwel alle achterhaald. Zij hebben een gemeenschappelijke eigenschap: in de regel handhaafden zij zich meer dan duizend jaar in de biologie.

De Pythagoreeërs waren de eersten van een lange rij geleerden die sperma als een afscheiding uit bloed beschouwden, een schuim van de hoogste zuiverheid en kwaliteit, dat het lichaam uit voor voeding overtollige stoffen bereidde. Een onstoffelijke zaadkracht, zeiden de Pythagoreeërs, ligt in sperma besloten.

Een embryo, verklaarden zij, ontstaat uit *sperma* – dat de fijnste en nobelste bestanddelen aan het nieuwe lichaam bijdraagt – en *katamenia* samen. Dit laatste is de grondstof voor de grovere lichaamsbestanddelen. Sperma en *katamenia* werken samen en vullen elkaar aan, maar behouden in de nakomeling hun identiteit. De Grieks-klassieke term *katamenia* (*kata*: omlaag(stromend), en *mèn*: maand) werd vertaald in het Latijn *menstruum* (*mensis*: maand, en *ruo*: (neer)storten). *Menstruum* bleef in het spraakgebruik gehandhaafd.

Hipponax van Efeze (ca. 550 – ca. 500) kon meedelen dat uit dik sperma een mannetje

en uit dun vloeibaar sperma een vrouwtje zal groeien, maar omdat van zijn dichtwerken slechts enige regels van laag niveau bekend zijn, kan hij het grappig of satyrisch bedoeld hebben. Niettemin bleef de mening gelden dat een heterogene samenstelling van sperma bij embryovorming een rol zou spelen, en keert bij voorbeeld nog in de 17e eeuw terug, bij Kenelm Digby en Highmore.

Alkmaioon, eveneens uit de 6e eeuw v. Chr. (p. 20, 21) maakte bekend dat een groeiend embryo door zijn hele lichaam voedsel opneemt, dat het zich zoals een spons volzuigt. Dit sprak Demokritos, veertig jaar later, tegen. Al in de uterus kan een embryo met de mond voedselvloeistof opzuigen en dit verklaart waarom pasgeborenen al dadelijk zo bekwam melk naar binnen kunnen halen. Epikoeros beaamde dit, ruim een eeuw later en zij kregen in de laat-5e eeuw v. Chr. steun van Diogenes van Apollonia (p. 21), die deze levensverrichting van een embryo nog nader kon toelichten. Hij verzekerde in de zwangere uterus een tepelvormige knobbel te hebben waargenomen waaraan het embryo zich laafde. Harvey, bij zijn onderzoek van drachtige hinden (ca. 1633), moest er nog aan denken (p. 274), en nog tegen het einde van de 17e eeuw verscheen het bekoorlijke bedenksel in wetenschappelijke lectuur.

Melk is babyvoedsel, wit als schuim en nauw aan bloed verwant, een alternatief bloed, want bij zogende moeders blijven *katamenia* weg. Alkmaioon, die in vogeleieren een gele dooier en melkig eiwit aantreft, besluit dat het groeiende kuikenembryo eiwit als voedsel verwerkt. Aristoteles verbeterde de fout tweehonderd jaar later: de eidooier is met de moedermelk gelijk te stellen (*Gen. Anim.* III, 752 b 26–29).

De Pythagoreeërs hielden staande dat het hoofd het eerst gevormd werd, evenals bij voorbeeld Alkmaioon en Hippoon van Samos (Rhegio), maar Diogenes meende het vlees eerst en vervolgens botten en zenuwen, terwijl wat heden placenta heet de nodige voeding verschaft. Het begin en groeien van een embryo is voor Diogenes geen wonderlijk voorval, want in slijmige warme stoffen ontstaan van nature kleine diertjes en de uterus is dan ook een zeer geschikte plek voor embryovorming (vgl. *Timaios*; p. 39).

De kruisingsprodukten van ezel en merrie, de steriele muil dieren, kregen van veel biofilosofen in de Oudheid aandacht. Alkmaioon kon de steriliteit van het ♂ muil dier verklaren omdat dit dier te schraal, te vloeibaar sperma zou afscheiden, en de muil diermerrie is steriel omdat de monding van de uterus te stijf gesloten is.

Rechts en links hebben sinds de prehistorie een mystieke betekenis gehad: rechts (*dexter*) duidt op gunstig en beter, links (*sinister*) op ongunstig en minderwaardig. Platoon aanvaardde die gedachte.

Eeuwenlang bleef de links-en-rechts-mystiek van kracht. In de Oudheid en lang daarna werd de menselijke uterus dezelfde vorm toegeschreven als die van veel zoogdieren: een gevorkte holte, de *uterus bicornis*. Zodoende lag een embryo in de rechter- of linkeruterus.

Parmenides wist dat in de rechter uterus ♂ embryonen ontwikkelen en in de linker ♀. Anaxagoras betoogde dat slechts ♂ dieren sperma voortbrengen en dat dit door ♀ organismen kon worden opgenomen, waarna zonder enige voorafgaande ♀ bijdrage een embryo ontstaat. Van een gelijkwaardig aandeel van beide ouders aan de nakomeling (zoals Hippokrates wilde) kon dus geen sprake zijn. Embryonen in de rechter uterus lijken op de vader en zijn dus ♂, en in de linker op de moeder en zijn dus ♀. Latere auteurs verbonden Anaxagoras' leer, misschien ten onrechte (VIII.1), aan een theorie met grote biologische consequenties: preformatie (IX.12). Hippokrates en Galenus geloofden Parmenides en Empedokles dacht er niet anders over. De instemming van Galenus met de rechts-links-embryologie besliste het voortbestaan van deze opvatting.

Leophanes (? 5/4e eeuw v. Chr.), een agronoom van wie nauwelijks iets meer bekend is dan wat Aristoteles over hem vermeldde (*Gen. Anim.* IV, i 765 a 21–23), gaf het voorschrift dat wanneer de boer σ jonge dieren wenste, hij de linker testis van het σ ouderdier moest afbinden en omgekeerd als hij vrouwtjes wenste. Het middel vond eeuwenlang toepassing. Hippokrates raadde het aan bij de gezinsvorming (midden 4e eeuw v. Chr.) en Columella vermeldde deze methode in zijn boeken voor de Romeinse boerepraktijk van de 1e eeuw (*De Re Rustica*, VI.28), maar wel geheel voor rekening van Demokritos.

Avicenna kon in de 11e eeuw voorspellen dat als een kind afkomstig van sperma uit de rechtertestis links in de uterus tot ontwikkeling komt, een verwijfde man zal worden terwijl een rechtse ligging en zaad van de linker testis een manwif levert.

Eén 16e-eeuws voorbeeld uit vele. Melanchton (1497–1560), die naast de theologie de astronomie en de biologie bestudeerde (p. 212), onderschreef de mogelijkheid van een rechter of linker plaatsing, waarbij het rechtse embryo σ en het linkse φ zal worden. Bovendien was hij vrijwel zeker, naar hij verklaarde, dat een rechterembryo voortkomt uit door de rechtertestis geleverd sperma.

Halverwege de 17e eeuw verscheen *Callipaedia* (1655), een werkstuk van de dichter en medicus Claude Quillet (1602–1662), dat in 1832 de negende druk beleefde. Het boek gaf informatie voor gezinsplanning en een van de veelzijdige voorschriften om zeker van een jongen te zijn is dat de toekomstige vader te gelegener tijd de linker testikel afbindt. Nog in de 19e eeuw verschenen publikaties waarin deze overtuigingen verdedigd worden, maar dan gaat dit wel vergezeld van een fysisch-causale redenering en werd warmte als oorzaak aangewezen.

Een man is warmer dan een vrouw – dat wist iedereen – en medici wisten al sedert Hippokrates dat de rechterzijde van het lichaam warmer is dan de linker (want de rechterkant is rijker aan bloedvaten).

Aristoteles toonde overigens al de onhoudbaarheid van de stelling rechtertestis–rechteruterus– σ -embryo aan. Vissen en slangen zijn δ σ of δ φ en toch bezitten ze geen testis, zodat testes niets met embryonale geslachtsbestemming te maken kunnen hebben.

Weer andere auteurs wilden dat een σ embryo juist aan de linkerzijde in de uterus zijn plaats zou innemen, want juist die helft is warmer (het hart klopt aan de linkerzijde en is bron van levenswarmte). Zij steunen daarbij op Aristoteles die na veel wikken en wegen besloot inderdaad dat σ organismen in de linker en φ organismen in de rechter uterus opgroeien (*Hist. Anim.* VI, x), terwijl hij noteerde dat uitzonderingen voorkomen.

Asklepiades (p. 344–345) kon nog meedelen dat mannetjes door dit warmteverschil sneller dan vrouwtjes groeien. Hij droeg zo weer eens bij tot de fysisch-mechanistische interpretatie van de levensverschijnselen, een benadering die niet uit de 16e of 17e eeuw stamt zoals sommige geschiedschrijvers betoogden, maar uit de Oudheid. Pas na vier maanden zijn de φ embryonen geheel gevormd, zei Asklepiades, en de σ in de helft van die tijd. Uit de lotgevallen van deze fabel kies ik nog de eensluitende conclusie van Tertulianus, die omstreeks 200 n. Chr. besloot dat het tijdsverschil te wijten was aan de schepping: Adam werd eerder en sneller dan Eva geschapen.

Empedokles heeft ongetwijfeld aanspraak op erkenning als grondlegger van mechanistische verklaringen van embryologische ontwikkelingen. Zijn beroemde uitspraak over het ontstaan van de wervelkolom van Gewervelden bewijst het. Embryonen moeten in een kleine ruimte groeien; te klein eigenlijk, oordeelde Empedokles. De ruggegraat, van nature een recht en lang, smal bot, breekt door de druk van de uteruswand aan stukken: de wervels.

Vier elementen die zich in verschillende verhoudingen samenvoegen, vormen een embryo, schreef Empedokles (I.10). Bloed dat via vier bloedvaten het groeiende embryo bereikt, regelt die opbouw. Na 31 dagen is de vorm van lichaamsdelen waarneembaar (het hart verschijnt het eerst) en na 49 dagen is het embryo geheel gevormd. De ademhaling begint onmiddellijk na het in aanraking komen met de buitenlucht, want die dringt de ledige ruimten in de boorling binnen (*horror vacui*; Parmenides I.9). Na de eerste ademhaling is het kind gelijk te stellen aan een mens; vóór die tijd verschilt het embryo niet van een dier. In de tweede helft van de 20e eeuw werd deze kijk op zaken weer bijzonder actueel.

Een volksgeloof dat tot in onze dagen voortleeft bracht Empedokles onder woorden. Hij vermeldde dat gedachten of waarnemingen van een zwangere het embryo beïnvloeden en zelfs dat zij kunnen leiden tot de verschijning van tweelingen, misgeboorten en 'monsters'; een thema dat door de eeuwen heen steeds veel aandacht kreeg naar voorbeeld van Jakob (VIII.2, slot).

De wezenlijke gelijkstelling van dieren en planten maakte in talrijke varianten van oudsher deel uit van het biologische denken en blijkt bij voorbeeld uit Empedokles' verklaring dat 'hoge olijfbomen eieren leggen' (een vertaling die voor rekening van de kenners van Grieks komt). De biologisch-functionele juiste opvatting over de identiteit van vrucht en ei (gesteund door de eivorm van de olijf) is duidelijk en wordt toegelicht in hoofdstuk VIII.7

Deze gegevens zijn veel meer dan amusante biohistorische curiositeiten. Zij stoelen op cultuurhistorische bodem en hadden onder meer theologische consequenties die ik vrijwel onbesproken moet laten.

3. *Hippokratische embryologie en gezinsplanning*

Het overzicht van de biologie der Hippocratici (I.13) schiet als kenschets van hun embryologie te kort. De Hippokratische embryologie is vrijwel geheel in drie opstellen van het *Corpus Hippocraticum* te vinden: *peri diaitès*, *peri gonès*, en *peri fyseoos paidiou*. Taalhistorici wilden de drie opstellen aan Polybos toeschrijven of bepleitten dat althans de twee laatstgenoemde opstellen van een en dezelfde auteur afkomstig zijn. Die werden door Littré (1851), voortreffelijk Hippokrateskenner, tot één opstel verenigd.

Biologen zijn gewoonlijk geneigd Sarton (1927) te volgen, die meent dat Diokles van Karystos (p. 68) veel bijdragen leverde, ook embryologische, aan het *Corpus*. De kruidendokter zou als eerste medegedeeld hebben dat beide seksen 'zaad' voor de embryovorming produceren en ook zou hij voor het eerst in een zoogdierenembryo het kloppende bloedstipje (*punctum saliens*) gezien hebben.

Zeker is dat de teksten in het *Corpus* van zeer verschillende herkomst zijn. Een bewijs daarvoor is de volstrekte tegenspraak betreffende embryovorming (IX.12).

De Hippokratische auteurs schreven de fysiologie van het embryo toe aan de uitwerking van de elementen vuur, water en lucht op aardachtige bouwstoffen. Leven ontstaat door de afwisseling van droog en vochtig, door warmte begeleid. Dit algemene standpunt werd nimmer geheel verlaten en behield, bijgekleurd en met varianten, aanhangers ook in onze dagen. Voedsel dringt het groeiende organisme als vloeistof binnen en de materie wordt door vuur (warmte) opneembaar gemaakt, betoogden de Hippocratici. De toeneming in omvang van embryonen is groei en laat zich door de opnemng van voedselbestanddelen

begrijpen. De aangevoerde stoffen voegen zich in het embryo bij dezelfde, daar al aanwezige stoffen. Een experiment verduidelijkt het.

Corp. Hipp., Peri Gonès (Over de Voortplanting), sect. XVII (slot): 'Maak als demonstratie een buis aan een blaas vast en breng door de buis modder, zand en schilfertjes lood de blaas binnen. Giet er water op en blaas daarna door de buis. Eerst zullen al die stoffen in het water omhoog warrelen. Daarna zullen zich door de uitwerking van de luchtstroom het lood bij het lood, het zand bij het zand, en het slijk (*gè*) bij het slijk voegen. Indien iemand na droging de blaas openscheurt en de inhoud nauwkeurig bekijkt, zal hij opmerken dat het gelijke zich bij het gelijke gevoegd heeft. Op dezelfde manier groeien nieuwvormingen (*gonè*) en vlees (*sarx*), en elk bestanddeel voegt zich bij zijnsgelijke.'

Uit deze zo primitieve proefneming blijkt hoe lucht (vgl. *pneuma*) ordent, stoffen van dezelfde soort bijeenvoegt en de juiste plaats aanwijst.

Aan de Hippocratici dankt de biologie de vroegste beschrijving van de epigenetische groei van het embryo.

Corp. Hipp., Peri Gonès, sect. XVII: 'Het vlees dat door *pneuma* in hoeveelheid is toegenomen rangschikt zich in gedeelten en daardoor gaat het gelijke naar het gelijke, het stevige naar het stevige, het weke naar het weke, het vochtige naar het vochtige. Elk bestanddeel gaat volgens zijn afkomst en verwantschap naar de goede plaats. Uit stevig komt stevig voort, uit vochtig vochtig, en evenzo al het andere, en alles draagt doelbewust bij aan het groeien (*auxèsis*) volgens de eigen aard (*logos*). De beenderen verharderen als gevolg van de stolling door warmte veroorzaakt. Daarom ziet men een vertakking zoals van een boom [doelt misschien op de eerste bloedvaten]. De afdelingen van het lichaam onderscheiden zich steeds beter, zowel inwendig als uitwendig. Het hoofd immers zondert zich af van de schouders, de armen en bovenarmen maken zich los van de flanken. De benen wijken uiteen. De spieren verzamelen zich snel rondom de bollingen van de gewrichten en verbinden zich met elkaar. De neus en de oren verwijderen zich van het vlees en worden van openingen voorzien. De ogen vullen zich met een zuivere vloeistof. Het wordt zichtbaar van welke sekse de geslachtsdelen zijn. De opbouw van de ingewanden heeft plaats. Mond en neus worden zo gemaakt dat zij in staat zijn te ademen en de maag zwelt door levensadem op. En nadat het inwendige van boven af met *pneuma* gevuld is, is de weg van de adem (*pnoë*) die door de navelstreng (*omphalos*) binnen komt, versperd en buiten werking gesteld. Voor de maag en de ingewanden ontstaat een weg naar buiten en ook voor de blaas ontstaat een uitweg naar buiten. Elk van deze lichaamsbestanddelen komen tot ontwikkeling (*physomena*) door de inwerking van de levensadem, en alle onderscheiden zij zich (van de overige), gevormd in overeenstemming met hun verwantschap.'

De vroegste tekst over gepreformeerde embryo's, eveneens in het *Corpus*, volgt in IX.12. Het thema zou ruimer citeren waard zijn, maar het blijft hier bij enige gegevens (de meeste uit *Peri Daitès* I).

Water, spijzen en gedragingen die koud, vochtig en meegaand zijn doen vrouwtjes ontstaan. Vuur, spijzen en intenties die droog en warm zijn mannetjes. Als een man een dochter wenst moet hij daartoe veel water in zijn voedsel en zich meegaand gedragen en als hij een jongen wenst, veel vuur en hij moet krachtig optreden. De vrouw (echtgenote) moet zich evenzo gedragen, want nageslacht ontstaat uit de geslachtsprodukten van beiden. Elk van de twee zaadvloeistoffen is afzonderlijk niet beweegkrachtig, dat is embryo-

vormend, genoeg omdat de vochtigheid het vuur overheerst, maar de twee samen bevatten meer vuur, zodat vocht stollen kan. Die stolling gelukt geheel op één dag in iedere maand indien de zaadvloeistoffen op dat tijdstip op de goede plaats komen. Tot zover Hippokrates over de gezinsplanning.

Tweelingen ontstaan als de uterus aan weerszijden van de monding gelijk ontwikkeld is, zodat het ♂ zaad dadelijk in gelijke hoeveelheid links en rechts in de uterus terecht komt, als deze na menstruatie aan beide zijden gelijk opdroogt. Tweelingen zijn aan elkaar gelijk omdat zij op dezelfde plaatsen groeien, tegelijk werden afgescheiden, door hetzelfde voedsel in omvang toenamen en beide het daglicht tegelijkertijd zien.

Vuur veroorzaakt de structuur van het organisme in wording, want botten zijn verhardingen, het gevolg van plaatselijk stollen of verstijven (zo'n verharding is na het koken van een ei te zien). In weke lichaamsgedeelten bewerkt het vuur dat holten ontstaan, grote zoals de buikholte en kleinere, zoals de holle aderen. De buitenlaag van het organisme verstevigt door indrogen (Platoon, p. 41).

Sperma ontstaat weliswaar in het hele lichaam, maar is toch grotendeels uit het hoofd afkomstig. Het verplaatst zich langs de oren (zaadaderen) naar het ruggemerg. Door een insnijding naast de oren vormt zich een litteken en dat blokkeert de passage. Een eunuch voorzien van zo'n litteken is vrijwel steriel, maar een gecasteerde volkomen, want de doorgang van sperma door de testikels is nu geheel onmogelijk geworden (VIII.2).

Van den beginne af wordt *katamenia* benut als materiaal voor de opbouw van het embryo en zodoende blijft na intrede van zwangerschap *katamenia* weg.

Toeval bepaalt de sekse van het embryo, maar vóór de geboorte bestaat toch enige zekerheid. Een ♂ embryo is in ten hoogste 30 dagen gevormd, beweegt zich in de derde maand en een ♀ twaalf dagen tot een maand later.

De ervaring had de Hippocratici geleerd, naar zij zeiden, dat zowel ♂ als ♀ zaad in man en vrouw aanwezig zijn, want een vrouw die door een man dochters kreeg, kon naderhand door een andere man zoons krijgen, en ook het omgekeerde heeft plaats. De voortplanting van dieren wijst hetzelfde uit. Niets laat zich daarom met zekerheid omtrent de sekse voorspellen.

Soms is het ♂ zaad krachtig van aard en soms zwak en voor het ♀ zaad geldt hetzelfde. Bij gelijke hoeveelheden van ♂ en ♀ zaad geeft het krachtigere de doorslag. Indien de hoeveelheden sterk verschillen, kan het zwakkere toch de sekse bepalen. Met een eenvoudig experiment liet zich dit verduidelijken.

Meng was en vet. Voeg vet in overmaat toe. Smelt en laat afkoelen. Van de overmaat vet zondert zich vet af terwijl voor het overige was en vet toch in goede verhouding samengaan: overmaat betekent bij nieuwvorming nog geen overwicht.

Het zaadmengsel wordt van nature in de uterus dikker en warmer (*thermainomene*). Daarbinnen verzamelt zich *pneuma*, omdat de plek warm is en ook omdat de adem van de moeder *pneuma* aanvoert. Het *pneuma* baant zich, in overmaat aanwezig, een uitweg. Dit warme *pneuma* ontsnapt uit het zaadmengsel, maar ander, koud *pneuma* komt met de ademhaling naar binnen en neemt de plaats van het verdwenen *pneuma* in. Dit herhaalt zich voortdurend, want alles wat warm is dampt naar buiten. Koude lucht dringt op elke verlaten plek naar binnen en bevordert het warmer worden van het embryo.

Aan brandend hout kunnen wij dit proces goed waarnemen, vooral als het hout niet erg droog is. Lucht komt naar buiten en kringelt om de spleet in het hout waaruit hij ontsnapte. Dat toont aan hoe de hete lucht die uit het hout ontsnapt, koude lucht aantrekt, want als die koude lucht niet zou toestromen dan zou de ontsnappende lucht niet kringe-

len. Let op de rook. Als men groene bladeren verbrandt, blazen zij lucht uit. Die lucht baant zich een uitweg in de kringelende rook, en geluid ontstaat bovendien omdat op de plek van het ontsnappen de buitenlucht binnendringt. 'Waarom zou ik verder uitweiden?' zegt de Hippokratische auteur. 'Al datgene wat zichzelf warmer maakt, zendt lucht (*pneuma*) uit en trekt op die zelfde plek een in tegengestelde richting gaande koude luchtstroom aan die de inwendige warmte-ontwikkeling bevordert.'

Bakkend brood is ook een fraai voorbeeld, en dit laat tegelijkertijd zien hoe warmte een korstje of huidje buitenom maakt, zoals een vlies rondom een embryo.

Het onderzoek van bebroede eieren gaf de Hippocratici meer houvast.

Corp. Hipp., Peri Fyseoos Paidiou (De Groei van het Kind), sect. XXVIX: 'Nu zal ik de uiteenzetting (*diagnoois*) geven die ik zoëven beloofd heb en die de stand van zaken zo helder laat zien als menselijk begrip (*anthroopina gnomè*) zich maar kan voorstellen, aan eenieder die van de feiten wil kennismaken.

Het voortgebrachte (*gonè*) is binnen een vlies, de navelstreng (*omphalos*) is in het midden. Eerst zuigt het adem (*pnoë*) naar binnen en daarna ademt het uit, en de vliezen zijn aan de navelstreng gehecht. Kortom, de hele bouw van het kind zoals ik die heb beschreven zult gij in overeenstemming bevinden hiermee, van begin tot eind, zoals ik bericht heb en indien u het bewijsmateriaal ten nutte wilt maken waarvan ik u ga spreken.

Neem een twintigtal eieren of meer, en laat deze door twee kippen, of meer, bebroeden. Neem vervolgens iedere dag, van de tweede tot de laatste, de dag van uitkomen, een ei, breek het en bekijk het. U zult alles volgens mijn betoog (*logos*) aantreffen in zoverre de natuur (*fysis*) van de vogel met de natuur (*fysis*) van de mens overeenkomt. De vliezen gaan uit van de navel(streng). Alles wat ik over het kind (*paidion*) gezegd heb laat zich van begin tot eind ontdekken in een vogelei. Degene die deze waarnemingen nog niet gedaan heeft zal zich verbazen een navelstreng in een ei te ontdekken.'

In deze rommelige tekst weerklinkt het plezier over zelf gedane, recente ontdekkingen. De ontwikkeling van een vogel laat zich waarempel tot in detail met die van een mens vergelijken.

Navel en navelstreng (*omphalos*) worden niet onderscheiden, dezelfde voorkeur voor een functionele definitie boven een morfologische die later Platoon en Aristoteles beweegt baarmoeder en eierstokken samen met één term aan te duiden: *hystera*.

Hippocratici experimenteerden veel en gaarne, niet met de voorwerpen die zij onderzochten, maar door met andere materie proeven te nemen en naar analogie besluiten zij tot een geleverd bewijs.

Gewoontegetrouw wilde de Hippokratische auteur de groei van het mensenembryo aanschouwelijk voorstellen en dit leidde tot de eerste vergelijkend-embryologische studie (vogel en mens), vervat in het boven geciteerde eerste verslag van de vergelijkende controle van een reeks bebroede kipeieren.

Lucht bereikt het kuikenembryo door de poreuze eischaal. Het ademt zoals een zoogdierembryo, waarbij lucht de holten binnendringt (zie boven). Buitenlucht vervangt en alterneert met binnenlucht. De broedwarmte wekt *fysis* op. Het groeiende kuiken wordt uit de dooier gevormd, terwijl het eiwit het benodigde voedsel verschaft dat door de navelstreng (nu de ei-chalaza) naar het embryo vloeit.

Een zoogdierembryo betreft op dezelfde manier bloed en lucht via de navelstreng uit de cotyledo (*kotuledoon*). Deze opvatting verdedigde Diokles van Karystos, Aristoteles'

medewerker in het Lykaion. Kotuledoon betekent bekertje of napje (een Attische *kotulè* was 27 cm³). Het woord werd de vakterm voor zaadlob in de plantkunde, een ontwikkeling die past in de klassieke gelijkstelling van plant en dier. De cotyledo van de vroege dierembryologie heet tegenwoordig placenta.

Het verslag van het ontwikkelende mensenembryo (*Peri Fyseoos Paidiou*) wordt door een plantkundige verhandeling onderbroken (sect. XXII-XXVI), een zeer belangwekkend betoog dat, dacht ik, meer aandacht verdient dan het van de zijde der biohistorici heeft ontvangen. Hier een citaat van het embryologische gedeelte.

Corp. Hipp., Peri Fyseoos Paidiou (De Groei van het Kind), sect. XXII: 'Zoals de gezondheidstoestand van de moeder goed is of slecht, zo zal zich het ongeboren kind bevinden. Met dat wat, groeiend, voedsel aan de aarde onttrekt is het evenzo, en ook met het zaad dat van de bodem afhankelijk is en door haar moet groeien. Een zaad (*sperma*) dat in de aarde bedolven werd, vult zich met bodemvocht (*ik-mas*). De bodem zelf is als het ware vervuld van alle plantenvoedende vochten. Geheel en al doordrenkt komt het zaad tot leven (*fysatai*) en het zwelt. Het vocht dwingt de groeikracht (*dynamis*) zich aan te gorden (*systrefestai*), de groeikracht die van het zaad het minst wegende bestanddeel is. En zo, aangezet door *pneuma* en door vocht, brengt de groeikracht blad voort en het zaad scheurt open. Het eerst komen de bladeren omhoog. Op zeker ogenblik kunnen de bladeren, omhoog gekomen, zich niet meer met het in het zaad aanwezige vocht voeden. Dan doen zaad en bladeren een omlaag gerichte uitval. Het gedeelte van de groeikracht (*dynamis*) dat door zijn gewicht in het zaad achterbleef, wordt na aandrang van de bladeren omlaag geduwd en zo beginnen de wortels hun groei, vanwege de vermeerdering der bladeren. Als het gewas (*to phyèn*) van onderen goed beworteld is en zelf voedsel uit de bodem kan puren, is het hele zaad verdwenen en door het gewas verteerd, met uitzondering van de dop (*lepurios*) die het stevigste (*stereootatos*) is. De dop, in de bodem, verrot en verdwijnt op zijn beurt.'

Hoofdzaken uit deze vroegste plantenembryologie zijn: de bodem bevat alle benodigde voedselvochten, de bladeren verschijnen eerder dan de wortels, de groeikracht is een stof-felijk agens; hij weegt. Dit doet ons 20e-eeuwers denken aan auxine, een wonderlijke analogie. Diokles (hij mag als de schrijver worden aangezien) vatte kiemstengel en kiembladeren (*phylla*) samen en dit deed hij, schijnt het wel, ook met de zaadhuid en de vruchtwand. Hij onderscheidde niet tussen één en twee cotylen. Met aantekening dat het model van deze embryologie mechanistisch-materialistisch is, besluit ik dit overzicht van de embryologie in het *Corpus Hippocraticum*, dankbaar voor de hulp die voornamelijk E. Littré (1851) en W.H.S. Jones (Loeb Library) mij door hun werk verschaften.

4. *Aristoteles, grondlegger van de embryologie*

Platoon had geen belangstelling voor de biologie van het embryo. Hij voegde niets toe aan de inzichten van vroegere auteurs, vermeldde in het voorbijgaan de fabel van de identiteit van sperma en ruggemerg (waaraan hij geloof hechtte). Zijn merkwaardige, visionaire uitspraak die min of meer met embryologie van doen heeft (de zaaddiertjes) wordt vermeld op p. 39, 40.

Aristoteles nam de embryologie als een terrein voor biologisch onderzoek ter hand. Het ongeboren, groeiende organisme had zijn volle aandacht en in al zijn biologische

verhandelingen – zelfs nog wel daarbuiten – komen passages met betrekking op embryologie voor. Een bundel opstellen en aantekeningen, geschreven van 347–335, draagt de titel *De Generatione Animalium (Peri Zoo'oon Geneseos)*. Later volgde misschien nog een geïllustreerd werk over alle aspecten van voortplanting, maar in elk geval is dit verloren gegaan.

Voor een goed begrip van Aristoteles' embryologie blijft de studie van de oorspronkelijke teksten noodzakelijk. Talrijke doorwrochte publikaties zijn echter beschikbaar om 20e-eeuwers behulpzaam te zijn, bij voorbeeld die van Peck (een voortreffelijke inleiding; tekst en vertaling verschenen in 1942, dikwijls herdrukt, en herzien in 1979).

Het overzicht hierna gegeven kon niet meer dan een besnoeide en vereenvoudigde weergave van Aristoteles' beschouwingen zijn; ik deed mijn best de samenvatting duidelijk, leesbaar en niet al te onvolledig (dus misleidend) te maken. De meest krachtdadige hulp kreeg ik van Aristoteles zelf door zijn geciteerde (en hier vertaalde) teksten. Voor de vertalingen volgde ik Louis (1961), Platt (1912), Peck (1979), Tricot (*Hist. Anim.* 1957; commentaren!), d'Arcy W. Thompson (1910) en de Aristoteles-uitgave door Smith & Ross (deel 4, 5, 6), en nog anderen. Ik erken soms eigengereid (in bijzaken) van hun meningen afgeweken te zijn.

De eerste impuls tot embryovorming schuilt in het sperma. Aristoteles' mening daarover wordt grotendeels vermeld op p. 339–342 en in VIII.2. Ter aanvulling het volgende.

Sperma is een witte, schuimige vloeistof, schuimig tengevolge van heel kleine luchtblaasjes en warm van aard, want die spermalucht bevat vuurverwant *pneuma*. Bij dieren roept dit *pneuma* een zeer bijzondere warmte op, terwijl het bij die organismen een zielextract is dat gewaarwordingen mogelijk maakt (zien, horen enzovoorts). Ook hebben warmte, lucht en *pneuma* gezamenlijk in een groeiend embryo een pulserend vermogen. Sommige organen vormen zich en functioneren daarna dank zij dit bezielende *pneuma* door samentrekking en uitzetting.

De vormende ziel die als *causa formalis* zijn taak uitoefent, wordt door het sperma vervoerd en daarom kan het aan meer dan één embryo vorm geven.

Bovendien bezit zaadvocht van de mens nog een uniek *pneuma* dat zich met *aither*, door Platoon omschreven als het element dat in de hoogste hemelen de cirkelgang der sterren begeleidt, laat vereenzelvigen. Nog tweeduizend jaar later verscheen *aither* in Hoffmanns fysiologie (VII.38) in 18e-eeuws costuum, en daar niet alleen.

Aristoteles dacht dat *pneuma* niet van de buitenwereld uit een dier binnengaat. Hij noemde het *pneuma* van levende organismen *symphyton pneuma*, een ingeboren of immanente, veelzijdige krachtbron. Ik wees op Empedokles' *emphyton thermon*, waarmee hij de karakteristieke levenswarmte aanduidde (p. 333). Kennelijk nam Aristoteles de term over en verruimde hij de inhoud, zodat het *symphyton* werd (immanent), terwijl *pneuma* en *thermon* beide op warmte betrekking hebben. Dierlijk sperma bevat die verwarmende, creatieve vermogens. De endogene *pneumaleer* volgens Aristoteles verschilt sterk van de exogene Hippokratische (IX.3).

Het embryo kan slechts ontstaan uit beschikbare materie, lichaamsmaterie in wording, want het sperma draagt geen bouw materiaal aan of bij. Bouw materiaal verschaft het ♀: de *katamenia*.

De uitwerking van sperma op *katamenia* in de uterus is gelijksoortig aan die van stremsel in melk, verklaarde Aristoteles (*Gen. Anim.* 739 b 21–30; p. 147, 340).

Stremsel herbergt levenswarmte (in beginsel), evenals het spermatische *pneuma*. Stremsel verdicht en structureert de structureloze vloeistof (melk). Stremming laat zich uitste-

kend met embryovorming in *katamenia* vergelijken, omdat sperma en *katamenia* twee vloeistoffen met dezelfde afkomst zijn, beide voortgekomen uit, en overgeschoten na, het verwerken van nuttige voedselstoffen in het bloed. Melk is ook een bloedprodukt.

Natuurlijk moet (*anagkè*) eerst stremming plaatshebben en daarna zullen als gevolg van warmtewerking zich uit aardachtige bestanddelen vliezen rondom het beginnende embryo vormen ten einde het van de wei (vruchtwater) te scheiden die na stremming zich afzondert. Omhuld door de beschermende vliezen moet het groeien: we noemen die membranen *hymenes* en *chorion*. Al naar de diergroep zijn ze min of meer verschillend en zij komen zowel bij eierleggers als bij levendbarenden voor.

Warmte bewerkt dus de vorming van huid, bloedvaten, vliezen en zezen die de lichaamsgedeelten bijeen houden; Aristoteles zegt het Hippokrates na.

Wat vervaardigt de delen van een embryo? Als iets van iets gemaakt wordt, hetzij door toedoen van de Natuur (*fysis*), hetzij kunstmatig door techniek (*technè*), dan is dit de actualisering van een potentie, een mogelijkheid. De mogelijkheid die de ongevormde en de te benutten grondstof beschikbaar heeft, is een gevormd voorwerp, een ding, te worden. De mogelijkheid wordt werkelijkheid. Omdat sperma zowel een kracht die doet bewegen als een vermogen tot bezieling bezit, zal elk lichaamsgedeelte nadat het gevormd is tevens bezield zijn. Ter verduidelijking gaf Aristoteles een voorbeeld van bezield zijn. Een gelaat is een samenstel van gevormde vlezige gedeelten. Als bestanddeel van een levende mens is het bezield. Van een lijk mist het gelaat die bezieling, ofschoon de uiterlijke vorm gelijk is gebleven. Het gelaat van een levende verschilt met dat van een dode en het verschil is de ziel.

Homogene (*homoiomera*) en heterogene (*organika*) delen van een organisme worden in het embryo gelijktijdig en gecoördineerd gevormd. Vergeet niet dat:

Gen. Anim. 734 b 30–735 a 10: 'Zoals we over een bijl of een ander gereedschap sprekend niet mogen zeggen dat alleen vuur het eigenmachtig kon maken, mogen we evenmin zoiets over een voet of een hand zeggen en evenmin over vlees, want dat heeft ook een functie. Warmte en koude kunnen bezielde dingen van hardheid of van weekheid, taaiheid, breekbaarheid en al dergelijke eigenschappen voorzien, maar kunnen zeer zeker geen *logos* toepassen, geen inzicht dat bepaalt wat in een lichaam vlees en wat been zal worden. *Logos* richt de kracht die bewegen doet (*kinèsis*) en die van de verwekker afkomstig is. De verwekker belichaamt de *entelechie*. In feite is hij geactualiseerd, is hij dat wat uit het embryo gevormd wordt door de inwerking van de *dynamis* op de potentialiteit van het materiaal, en dat daardoor tot ontwikkeling komt.

Met voorwerpen door techniek gevormd is het precies zo gesteld. Warmte en koude maken ijzer star of slap, maar een zwaard ontstaat door de *kinesis* van de werktuigen (*organoon*), en de *logos* van het ambacht bestuurt de werktuigen. De ambachtelijke techniek herbergt het begin (*arche*) en de vorm van het te vervaardigen voorwerp. Die techniek echter verblijft buiten het voorwerp zelf. De vormende Natuur (*fyseos kinèsis*) is daarentegen binnen in het ding, is het groeiende ding eigen dat uit een ander door de Natuur gevormd ding voortkomt. Het laatstgenoemde ding [lichaam van de verwekker] bezit de vorm geactualiseerd.

Afgezien van een vooronderstelling of sperma nu ziel bevat of niet, het is aan dezelfde *logos* onderworpen als alle overige lichaamsbestanddelen. Ziel is nergens anders dan juist daar waar hij de ziel van is. Geen lichaamsdeel kan van een levend organisme deel uitmaken of het moet bezield zijn. Denk eens aan het oog van een

dode. Hier volgt uit dat sperma *dynamis* bevat, kortom ziel in potentia vervoert.' Kort hierna werkte Aristoteles deze stellingen uit in een welbekende passage:

Gen. Anim. II, iii 736 a 34–736 b 8: 'Niemand zou toch willen volhouden dat een embryo zielloos is, geheel verstoken van leven. Zaad en embryobegin van dieren leven, en van planten ook, en zij bezitten zelfs al het vermogen (*dynamis*) zich te vergroten. Om die reden hebben zij voedende ziel. Waarom eerst voedende ziel in werking moet komen, heb ik in een andere verhandeling [*De Anima* II, iv] uiteengezet. In de loop van hun ontwikkeling verwerven de embryo's bovendien ervaringsgevoelige ziel (*aisthètikon*) en daardoor wordt een dier een dier. En houdt wel in gedachten dat een zich ontwikkelend dier in beginfasen niet zowel dier en tevens mens is, of zowel dier en paard is, en bij de andere diersoorten is het niet anders. Want het einddoel komt het laatste en het soorteigene is het einddoel van elke ontwikkeling.

Dit vestigt onze aandacht op de ratio, de rede (*Noes*). Wanneer en hoe krijgen levende wezens die hierover beschikken, daar de kiem van? Het is een moeilijk vraagstuk dat wij zo goed wij kunnen, zullen proberen op te lossen.'

In deze passage meenden commentatoren de voorbode te zien van de biogenetische grondwet (recapitulatietheorie) die Von Baer in de 19e eeuw zou opstellen. Von Baer verklaarde (1828) dat de klasse-kenmerken van een organisme voorafgaan aan de genuskenmerken en deze aan de soortkenmerken. Het is een morfologische wetmatigheid waarneembaar tijdens de groei van een dierenembryo. Aristoteles' wet is echter een ontogenetische wet die gebaseerd is op de ontwikkelingsfasen van de ziel (van een individu). Hij wijst niet op een plant-embryo dat daarna dier-embryo wordt maar op een bezielde begin dat leeft zoals een plant leeft en daarna leeft zoals een dier leeft, en dat groeiend naar geest en lichaam zijn eindbestemming als organisme bereikt. Het Aristotelische epigenetische model van embryo-ontwikkeling is in zeer beperkte zin verwant aan Von Baers wet, eigenlijk niet meer dan een metafysische parallel.

Gen. Anim. II, iv 740 a 26–740 b 3: 'Een dierembryo is een mogelijk dier, een onvoltooid dier en het moet dus van elders voedsel ontvangen. Zodoende benut het de uterus en voedt zich daar zoals een plant doet, totdat het dierembryo genoeg dier geworden is en de aanleg om zich te kunnen verplaatsen verworven heeft. Terwille daarvan regelde de Natuur (*fysis*) het allereerst zo dat de twee bloedvaten die aan het hart ontspringen zich in enige kleinere bloedvaten splitsen die naar de uterus leiden en navelstreng worden. De navelstreng (*omphalos*) is immers een bloedbaan die bij sommige dieren uit één en bij andere uit enige bloedvaten bestaat. Een huidmantel (*keluphos dermatikon*) onthult die bloedvaten, want zij zijn kwetsbaar en hebben bescherming nodig. De bloedvaten hechten zich als wortels in de uterus en het embryo ontvangt zijn voedsel door hen. Dit en niets anders is de reden waarom het dier in de uterus verblijft en niet opdat het daar in overeenstemming met de vorm van zijn moeder gefatsoeneerd zal worden, zoals Demokritos zegt. Dit blijkt ook zonneklaar bij de eierleggers die zich binnen het ei vormen terwijl zij van het moederlichaam gescheiden zijn.'

Het citaat bewijst Aristoteles' vage kennis van het bloedvatstelsel in een volgroeid menselijk lichaam. Men kan zich zelfs afvragen of hij zich rekenschap gaf van de aanwezigheid van een placenta bij zoogdieren (hij vermeldde bij andere gelegenheden de zaadlobben van plantezaden ook niet).

Kritiek op Demokritos is bij Aristoteles gebruikelijk. Twee grondig verschillende visies op levensverschijnselen, op levende organismen, op biologie: die van Demokritos, mecha-

nistisch atomist, en van Aristoteles, holistisch biofilosoof, botsten in de 4e eeuw voor Christus. Het verschil van inzicht werd door latere auteurs nimmer overbrugd. De aard van de controverse benaderde Aristoteles op zijn eigen manier.

Gen. Anim. II, iv 740 a 15: 'Demokritos beweert dat de uitwendige lichaamsvormen zich allereerst aftekenen, maar levende organismen ontstaan niet zoals de dieren die een houtsnijder of een beeldhouwer vormt. Er moet een begin zijn, inwendig, dat eenmaal ontstaan alle opeenvolgende levensverschijnselen tijdens de embryonale ontwikkeling regelt. Dat beginorgaan is het hart.'

Hier is het eerste spoor van wat in de 19e eeuw zich tot een van de voornaamste strijdvragen in de evolutieleer zou ontwikkelen: het exogene Darwinisme (Demokritos) tegen het endogene Lamarckisme (Aristoteles).

Aristoteles verklaarde dat een levend wezen geen resultaat is van uitwendige factoren, maar het gevolg van aangeboren, centraal gecoördineerde processen. Vervolgens deelde hij mee dat het eerst gevormde orgaan, het hart, de toedeling van de levenswarmte in het groeiende lichaam regelt en daarmee bijgevolg ook de sekse van het embryo (♂ warmer) bepaalt. Door het elementaire tegenspel van het natuurlijk evenwicht doet koude boven in het embryo (ver van het hart) waar de bloedvaten met fijne vertakkingen eindigen, de hersenen ontstaan, een soort stolling of stremming, want oorspronkelijk bevindt zich daar ter plaatse veel vloeistof.

Dierlijk nakroost ontwikkelt zich in verschillende milieus en binnen of buiten het ouderlijke organisme. De ontwikkeling tot een klein maar volkomen dier heeft in de uterus plaats (van zoogdieren) of binnen een ei (roodbloedige dieren). Soms ook tot een onvolkomen dier (rood bloed ontbreekt), zoals een larve die te zijner tijd een ei (cocon of pop) wordt. Het werd gewoonte Aristoteles in de schoenen te schuiven dat hij de insektepop voor een ei hield. Dat is onverdiend; zo simpel is het met analogie of homologie, twee volstrekt moderne begrippen, in de Aristotelische teksten niet gesteld.

Gen. Anim. II, i 732 a 28: 'Een ei (*ooion*) en een larve (*skoolex*) verschillen. Een embryo ontstaat uit een gedeelte van een ei terwijl het overige gedeelte van zo'n ei voedsel voor het embryo is. Als het een larve (*skoolex*) betreft vormt de gehele inhoud een nieuw dier.'

Het was de herhaling van wat hij jaren eerder opgemerkt had: 'Uit een *skoolex* in zijn geheel ontstaat het volgroeide dier tengevolge van de structurering en vergroting van de *skoolex*-inhoud' (*kuèma*; *Hist. Anim.* I, v 489 b 7-10). Aristoteles bedoelde met *kuèma* het mengsel van ♂ en ♀, groeiende materie tot op het moment van de geboorte. Daarom is een embryo van levendbarenden *kuèma*; dit geldt ook voor een vogelei, een koppotigen-ei, een visse-ei, en ook een larve (*kuèma*) die het hele dier in beginsel is.

Larve en pop verschijnen door *generatio spontanea* (XII.2) en zijn de aanloop naar het volkomen insect. Het popstadium fungeert als ei, is echter inhoudelijk verschillend, is een onvolkomen en géén volkomen ei. Insekten zijn koud en missen rood bloed. Zij kunnen dus geen eieren leggen die de graad van vervolmaking zouden bezitten die vogeleieren kenmerkt, eieren van warme dieren met rood bloed. Insekten ontstaan, in tegenstelling met de andere dieren, drietraps (*tritè genesis*): larve, pop, volkomen dier (imago).

Na een vergelijkende beschouwing van de verschillende mogelijkheden vraagt Aristoteles zich af wat nu eigenlijk de embryonale vorming besturend bewerkstelligt.

Gen. Anim. II, i 733 b 24: 'Hoe ontstaan planten en dieren uit zaad? Het kan niet anders of dat wat ontstaat moet uit iets ontstaan en door iets iets worden. Uit iets: dat is vanzelfsprekend het materiaal, de grondstof.'

Ik vat Aristoteles' verdere betoog kort samen. De materiële *causa* is gemakkelijker aan te wijzen dan de efficiënte. Deze laatste moet immanent zijn, want hoe zou een van buiten af werkzame kracht een embryo kunnen doen groeien en structureren? Steeds is de efficiënte *causa* inwendig werkzaam tijdens alle groeifasen van alle organen. Tengevolge van ziel (*psyche*) worden alle lichaamsgedeelten tot wat zij zijn. Ziel doet de *causa*'s doelgericht werkzaam zijn.

Let wel: sperma en embryobegin bezitten ziel (en *causa*'s) in potentia (*dynamis*) en niet geactualiseerd (*energeia*) (*Gen. Anim.* II, iii 737 a 17). Actualisering heeft inwendig, in het groeiende embryo, plaats. Bij de mens wordt rede (*noes*) van buiten af toegevoegd, want Rede is goddelijk en niet lichamelijk (*Gen. Anim.* II, iii 736 b 26; *De Anima* 413 a; vgl. p. 225).

De organen ontstaan na elkaar, een organisme wordt 'zoals een net geknoopt'. Sommige organen zijn eerder zichtbaar dan andere. Die andere zijn niet onzichtbaar omdat zij zo klein zijn, want een long – groter dan een hart – wordt toch later zichtbaar.

Als een orgaan zich ontwikkelt zal het niet zelfstandig het volgende orgaan kunnen vormen. Het hart maakt de lever niet en de lever vervolgens evenmin weer wat anders. Vorm is de actualisering van een vorm-in-potentia, die in de voortbrenger de geactualiseerde vorm was (daar *act*, werkelijkheid was) en die als vorm-in-potentia overgedragen wordt (in sperma) zodat in de embryonale nakomeling de actualisering mogelijk blijft.

Alle organen zijn bovendien verschillend van vorm en daarom kan het ene orgaan niet uit het andere, vorige, orgaan voortkomen. Het embryo en zijn organen gedragen zich zoals automatische (*automatos*) poppetjes. In de oudheid was men in hoge mate geboeid door de opstelling van figuurtjes in een nauwsluitende rij. Als het eerste poppetje in gang gezet wordt, omtuimelde, gaan de overige na elkaar als vanzelf ook bewegen. Dat gebeurt, overwoog men, omdat in opeenvolgende poppetjes van de rij de al aanwezige mogelijkheid tot bewegen door de val van één, het eerste poppetje geactualiseerd wordt: een metafysisch gevolg van een fysieke gebeurtenis. Welnu, het sperma zet het embryobegin in beweging, in groei, dat wil zeggen wekt het begin van de ontwikkeling op tot bewegen. Het embryo verwezenlijkt daarna autonoom, zoals de rij vallende poppetjes, de vorming van de organen. De embryologie van de 19e en 20e eeuw kwam, deze richtlijn volgend, tot grote resultaten; de leer van de geprogrammeerde levensverschijnselen.

Aristoteles vestigde met zijn verslag de leer van de epigenese. Hij lichtte toe:

Gen. Anim. II, vi 743 b 18–25: 'In de loop van de embryonale groei tekent zich het bovengedeelte het eerst af. Het benedengedeelte krijgt pas mettertijd zijn vorm [het betreft roodbloedige dieren]. Vroegtijdig worden alle delen geleidelijk in omtrek zichtbaar en van lieverlede krijgen zij, al naar hun aard, verschillende kleuren en harde of weke gedeelten. Het lijkt wel of een dierenschilder aan het werk is. Het is het kunstenaarschap van de natuur (*fysis*). Schilders schetsen immers de omtrekken van de dieren eerst en vullen de kleuren daarna in.'

Het bovengedeelte van het lichaam vormt zich het eerst. Dit geldt niet voor insecten en ook niet voor Koppotigen; die hebben geen boven- en ondergedeelte.

In *De Incessu Animalium* (iii 705) zette Aristoteles uiteen dat het bovengedeelte van een organisme niet in verticale zin topografisch bepaald wordt, maar dat het een functioneel begrip is. Het lichaamsgedeelte dat voedsel voorzien van groeivermogen opneemt om het daarna, verder weg, in het lichaam beschikbaar te stellen, is het bovengedeelte, het 'hogere', en het ontvangende lichaamsgedeelte het 'lagere'. Niet alleen treffen wij boven (*anoo*) en onder (*katoo*) bij de dieren aan, maar ook bij de planten.

Planten nemen door de wortels voedsel op en die zijn dus het bovengedeelte van de plant en zijn aan hoofd en mond gelijkwaardig.

Part. Anim. IV, x 686 b 35: '... plantewortels hebben de aard en het vermogen (*dynamis*) van mond en hoofd, terwijl het zaad het tegenstuk is, want het ontstaat aan de einden van de takken, in het zich 'omhoog' bevindende deel van de plant.'

De plaats van diere- en plantezaad in het diere- en plantelichaam is fysiologisch overeenkomstig. Meer nog: de vorming van het bovengedeelte van het lichaam van planten gaat aan die van het onderlichaam vooraf, net zoals bij dieren, want uit zaden (*spermata*) verschijnen eerst de wortels en daarna de kiemloot (*Gen. Anim.* II, vi 741 b 35).

In de ontwikkeling van het levende organisme gaat boven aan beneden vooraf. Aristoteles verbond er enige (grotendeels juiste) conclusies aan, die bij voorbeeld in de 16e eeuw, toen Coiter de embryologie ter hand nam (IX.7) gevolgd en uitgewerkt werden.

Part. Anim. IV, x 686 b 3-27: 'Met de mens vergeleken zijn alle andere dieren dwergachtig. Dwergachtig is [een lichaam] dat van boven groot is en klein waar het lichaamsgewicht gedragen wordt en de voortbeweging zetelt. Het bovenstuk is dat wat men romp (*thoorax*) noemt; ik bedoel het lichaamsgedeelte beneden het hoofd tot aan de uitscheidingsopening. Bij de mens staan de romp en de lagere lichaamsgedeelten in de juiste verhouding. Bij volgroeide mensen is het lagere gedeelte van het lichaam naar verhouding veel groter. Bij peuters is het bovengedeelte, integendeel, naar verhouding veel groter, en het benedengedeelte klein. Daarom kunnen peuters niet lopen maar kruipen zij en boorlingen kunnen zelfs niet kruipen en blijven op hun plaats. Met andere woorden: alle kinderen zijn dwergen.

Van mensen wordt, mettertijd, het benedengedeelte groter. Van viervoetige dieren is daarentegen in het begin het benedengedeelte het grootste en op den duur neemt het bovengedeelte in omvang toe, dat is [het lichaamsgedeelte] tussen kop en staart. Daarom zijn veulens even, of bijna even, hoog als paarden. Jeugdige paarden kunnen met de achterpoot de kop aanraken, maar als zij ouder zijn geworden, kunnen zij dit niet. Dit betreft dieren met één hoef of met gespleten hoeven. De veelvingerige, hoornloze dieren zijn ook dwergachtig, maar minder nadrukkelijk en de groei van het benedenlichaam blijft in de goede verhouding (*logos*) met de afwijking (*el-leipsos*).

Al wat bij de vogels en vissen hoort (*genos*), en eigenlijk alle dieren met [rood] bloed, zijn dwergachtig, zoals ik gezegd heb. Daarom zijn alle dieren minder verstandig (*aphronester*) dan mensen. Ook mensen onderling, want als kinderen met volwassenen vergeleken, en volwassenen met dwergachtige groei met anderen vergeleken worden, kunnen die laatsten in een of ander opzicht de meerderen zijn [van normaal ontwikkelde volwassenen], maar als het op redelijk verstand (*noes*) aankomt zijn zij de minderen.'

Een slapende landmeter is een stap verder verwijderd van de landmeterij dan een ontwaakte en een ontwaakte moet nog aan het werk gaan om als landmeter te functioneren en in feite landmeter te zijn. Dit verduidelijkt, zei Aristoteles, dat er graden van *potentia*, van *dynamis*, zijn. Een van elders aangevoerde kracht (sperma) brengt de ontwikkeling op gang (grondstof met *dynamis* (*katamenia*) komt in beweging). Daarop volgen op eigen kracht groei en vorming door de verkregen bezieling van het eerst gevormde.

Planten en dieren bezitten voedende ziel. Deze veroorzaakt groei en maakt de voortplanting, te zijner tijd, mogelijk door de geslachtsprodukten, die vorm in *potentia* bezitten. Entelechie houdt een evenwichtig plantenrijk en dierenrijk in stand waarbinnen elke

deelnemer doelmatig en doelgericht leeft, innerlijk en uiterlijk aan zijn voorouders gelijk.

Misschien zocht Aristoteles, getroffen door de wetmatige gelijkheid van opvolgende generaties dieren (en planten), naar een verklaring voor dit verschijnsel en hielden zijn entelechie- en *causa finalis*-concept daar verband mee. De overdenking van het kosmische raadsel, hoe niets en nergens iets standvastig is in de tastbare wereld en hoe alles cyclisch verandert, zodat het voorafgaande met zekerheid zal terugkeren nadat de dingen zich in de loop der tijden volgens vaste wetten wijzigden, moet hem rust noch duur gelaten hebben. Het is de aanleiding voor telkens en telkens terugkerende beschouwingen.

Entelechie samen met zielfaculteiten, die als *causa*'s de veranderingen bewerkstelligen, moeten hem de *fysis* van de levende dingen verklaren, de organismen die steeds verandrend, herlevend en stervend, steeds dezelfde blijven.

De finale *causa* domineert: de embryonale ontwikkeling is daaraan onderworpen. De formele *causa* is mede afhankelijk van het materiaal, de *causa materialis*. Elk individu is een voltooid geheel, een bereikt doel dank zij de *causa efficiens*.

Gen. Anim. II, vi 744 b 13–28: 'Elk der andere lichaamsdelen ontstaat uit het voedsel. De edelste, degene die de centrale lichaamsfuncties beheren, ontstaan het eerst en uit het zuiverste, meest volkomen doorstooft voedsel (bloed) dat voorhanden is. De vereiste lichaamsdelen (*anagkaia moria*) uit tweederangs voedsel, overschotten en bijprodukten. Zoals een goede huisvader betaamt, is ook de natuur niet gewoon iets weg te gooien waar nog wat nuttigs van gemaakt kan worden. In een huishouding (*oikonomia*) krijgen de vrijen (*eleutheroi*) van het beschikbare voedsel het beste toebedeeld. De overschotten en restanten gaan naar de huisbedienden, en meeëttende huisdieren krijgen de slechtste kwaliteit. Dit nu is een geval waarin een beleid (*noes*) buiten hen om hun groei regelt. De natuur is echter inwendig in de organismen op dezelfde manier werkzaam en stelt vlees (zetel van het tastorgaan) en de bestanddelen van de overige zintuigen samen, bouwend met de zuiverste grondstoffen (*hyle*) terwijl zij uit de overschotten botten, pezen, haar en ook nagels en hoeven en al dergelijke dingen maakt. Totdat tijdens de voortgang van de *fysis* de overschotten beschikbaar komen, moeten vanzelfsprekend, deze laatste hun opbouw afwachten.'

Voedsel wordt in twee kwaliteiten verwerkt bij de embryonale ontwikkeling. Aristoteles legt uit dat het ene, meest voortreffelijke voedsel zo voedt dat het hele organisme en de organen er elk voor zich uit kunnen ontstaan. Het is het materiaal dat door de voedende ziel (*psyche*) gehanteerd wordt en dat de *dynamis* bezit om gevormd te worden en om voort te brengen. Dit edelste voedsel voedt zodat het dier als levend organisme tot stand komt, terwijl het zich tevens bestaanseigen, soorteigen, zal kunnen voortplanten. Dit voedsel is dus een grondstof met een lichamelijke (vormende) taak en een onstoffelijke (*psyche* vervoerende en steunende) taak. De andere voedselmaterie is omvang vergrotend. Met behulp hiervan ontstaat meer dier en wordt het om tot voltooiing te geraken te zijner tijd voorzien van allerlei wel noodzakelijke, maar niet absoluut onmisbare organen.

Veel materiaal hoeft geenszins te betekenen, leert Aristoteles, dat ook meer levenswarmte aanwezig zal zijn. Juist datgene wat na de voedselverwerking overschiet kan hoogwaardig vitaal zijn, al is het weinig.

Gen. Anim. IV, i 765 b 30–35: 'Hier is een overeenkomstig geval. Uit het voedsel dat terwille van vruchtzetting en vruchtgroei aanvankelijk overvloedig is, blijft na alle levensprocessen maar weinig over en ten slotte is die hoeveelheid als rendement (*chrèsimon*) niets in vergelijking met de oorspronkelijke hoeveelheid.'

In het dierenlichaam is het evenzo. De lichaamsbestanddelen ontvangen elk op hun beurt voedsel en het eindprodukt van zoveel voedingsstoffen is heel gering in hoeveelheid. Bij de een is dit bloed [*katamenia*] en bij de ander het *analogon* of tegenstuk [*sperma*].'

Vrucht en zaad worden niet onderscheiden. Tot het einde van de 16e eeuw bestond nauwelijks enig begrip van een verschil tussen de twee. Functie maakt hen één – zoals uterus en ovarium, navelstreng en navel – en zij krijgen samen één naam: *karpos*.

Gen. Anim. IV, iv 769 b 33–770 a 24: 'Demokritos verklaarde dat misvormingen ontstaan wanneer twee zaadmassa's (*gonas*) in de uterus samentreffen en de ene eerder dan de andere op pad ging. Dit maakt dat zij scheef groeien en vervorming is het gevolg, maar als nu vaststaat dat uit één zaadmassa (*sperma*) verscheidene nakomelingen ontstaan kunnen, na één paring, en dat is ontegensprekelijk zo, dan is het beter ter verklaring geen omweg maar de kortste weg te nemen. In die gevallen kan van gescheiden zaadmassa's geen sprake zijn en de ontwikkeling [van de embryo's] heeft toch voor elk individu afzonderlijk plaats.

Indien wij heus genoodzaakt zouden zijn de oorzaak van misvormingen te zoeken in het van het mannetje afkomstige zaad dan zou ik menen dat een verklaring in overeenstemming met het boven vermelde [Demokritos' bewering] gezocht kan worden. Het verdient echter in alle opzichten de voorkeur te onderstellen dat de oorzaak in de materie (*hyle*) schuilt [de *katamenia*] en in het zich vormende embryo.

Dit standpunt verklaart tevens waarom misvormingen heel zelden bij dieren optreden die maar één jong werpen, vaker in dieren met talrijke jongen per worp (*polytokos*), en het allermeeft bij vogels, in het bijzonder hoenders (*alektoor*). Die vogels krijgen veel jongen, niet alleen omdat zij eieren leggen zoals duifachtigen doen, maar ook omdat zij veel embryokiemen (*kuèma*) tegelijkertijd dragen en in elk jaargetijde paren. Vandaar dat kippen dikwijls tweeling-eieren leggen. Als de embryokiemen tegen elkaar liggen vergroeien zij zoals vruchten niet zelden doen. Tweeling-eieren waarin de dooiers door het vlies gescheiden zijn leveren twee kuikens en beide kuikens zijn volstrekt normaal. Als de twee dooiers samenliggen en niets hen apart houdt, ontstaan misvormde kuikens: met één romp en één kop, maar met vier poten en vleugels.

Het bovenlichaam vormt zich het eerst uit het eiwit, terwijl het ook voedsel uit de dooiervoorraad ontvangt. Het onderlichaam wordt daarna gevormd. Dit ontvangt voedsel van slechts één samenstelling, dat niet differentieert.' (tweederangs voedsel tweemaal, dus vier poten en vier vleugels.)

Het schijnt verantwoord te geloven dat Aristoteles deze broedresultaten controlerend bestudeerd heeft. Hij tekende nog aan dat misvormingen niet tegennatuurlijk zijn. Zij zijn even natuurlijk als het gebruikelijke normale, want zij komen voort uit een weliswaar alternatieve, maar toch dezelfde, door *fysis* bepaalde ontwikkeling.

Dit geldt ook voor de ♀ staat, die het *primum mobile* (vermogen de embryonale groei in gang te zetten) niet bezit zoals een ♂ dier; beide seksen zijn natuurlijke en doelmatige organismen. Het ♀ organisme is onvoltooid, in de zin dat het lichamelijk perfect is en in staat op (de vereiste) wijze aan de natuurlijke cyclische *fysis* deel te nemen. Toch bereikt het niet de voor een ♀ organisme overbodige hoogste fysische perfectie, die het ♂ organisme niet ontberen kan en eigen is. Platoon betrok de geest, de ziel, bij zijn afweging van onderlinge kwaliteiten van dieren en plaatste, gemeten naar ethische maatstaven (p. 38), het ♀ van de mens lager dan het ♂. In tegenstelling daarmee komt hier bij Aristote-

teles de ongelijkheid van ♀ en ♂ uitsluitend neer op lichamelijke eigenschappen. De *ratio* of *noes*, van buitenmenselijke herkomst, blijft buiten deze discussie over lichamelijkheid. Beide seksen zijn onmisbare deelnemers aan de kringloop van de natuur en zijn daartoe perfect toegerust. Het ♀ dierlijke organisme voedt en mist het vermogen ‘vormende groei’ in gang te zetten. Het ♂ dierlijk organisme verschaft de vormende bezieling en mist de daartoe onontbeerlijke materie. Vormend vermogen is van hogere kwaliteit dan voedend vermogen en hierbij is de term ‘kwaliteit’ een wijsgerig criterium, geen biologische waardering.

Gen. Anim. IV, iv 775 a 15: ‘De ♀ staat is een natuurlijke, en klaarblijkelijk van minder vermogen (*anapèria*).’

Hippokrates had de embryonale ontwikkeling van vogels met die van de mens vergeleken en Aristoteles ondernam nu de vergelijking met planten.

Een levend organisme ontstaat door de samenwerking van twee zaadmassa’s. Dan moet elk organisme zowel ♂ als ♀ geaard zijn. Elk levend wezen met die dubbele oorsprong leeft omdat het door twee ouders gezamenlijk van leven voorzien werd.

Een plant beschikt over ♂ en ♀ vermogens, een ♂ levenbrenger en een ♀ levendrager, in één lichaam – zoals een dier – en leeft dus om dezelfde reden die een dier tot levend wezen maakt (*Gen. Anim.* II, i 732 a 13). Dieren zijn (gewoonlijk) òf ♂ òf ♀ omdat het ♂ of het ♀ aandeel de overhand heeft. Bij planten is dit niet zo. Elke plant kan zichzelf herhalen, en omdat ♂ en ♀ al beide in één plant aanwezig zijn, worden componenten van tweeërlei herkomst overbodig.

Gen. Anim. I, xxiii 730 b 34–731 a 10: ‘Van alle dieren die zich verplaatsen kunnen, zijn ♂ en ♀ gescheiden. Het ene dier is een mannetje en het andere een vrouwtje. Zij hebben dezelfde gedaante (*eidè*) en zijn òf het ene òf het andere geslacht, denk aan mensen en paarden. Bij planten echter zijn de twee geaardheden (*dynamis*) gemengd en het ♂ is niet van het ♀ gescheiden. Om die reden brengen zij zichzelf uit zichzelf voort en zij scheiden geen embryovormende vloeistoffen (*gonè*) af, maar brengen kiemen (*kuèmata*) voort die wij zaden (*spermata*) plegen te noemen. Empedokles zegt het fraai en dichterlijk: ‘Daardoor zijn de grote bomen eierleggers, alle-reerst de olijven . . .’ Evenals een ei een kiem (*kuèma*) bevat en zich gedeeltelijk tot een dier ontwikkelt terwijl het overige deel als voeding dient, zo ontwikkelt de vol-groeide plant zich uit een deel van een zaad en het andere deel is voedsel voor de kiemloot (*blastos*) en de eerste wortel.’

Het onderzoek van bebroede eieren bevestigt, dacht Aristoteles, dat het ♂ begin (*arrènos arche*) zich aftekent en zichtbaar wordt op de plek van aankomst, waar dan van nature het ei aan de uterus gehecht is, met de smalle eitop. De eischaal wordt daar dikker en steviger, want het kuikenbegin heeft bescherming nodig. Het lichaamsbegin, het hart, verschijnt daar dus ook en de smalle eitop verlaat de kip het laatste.

De fouten in dit bericht ontstonden omdat Aristoteles kennelijk eieren onderzocht heeft die met het smalle eind naar boven bewaard waren (Platt, 1912) en de kiemvlek beweegt zich steeds (in onbebroede eieren) naar het hoogste punt.

Het waren fouten met grote gevolgen. Aan het slot van de 16e eeuw hebben deze citaten Cesalpino’s ontwerp voor een plantensysteem sterk en gunstig beïnvloed en Malpighi er-toe gebracht het punt van samenkomst van de zaadlobben ‘cor’ (hart) te noemen, en als de zaadlobaanhechting een plantenhart is dan moet de aanhechting van de stengelbladen als een secundair hart, een hartje (*corculum*) gelden en dit leidde tot plantenfysiologische vergissingen (sapkringloop).

De opmerkingen die Aristoteles her en der over de eibouw maakte, dwingen ertoe te constateren dat hij navelstreng en hagelsnoer dezelfde functie toeschreef en dus gelijk achtte. Bij voorbeeld: 'Vissen hebben één navel (*omphalos*) en vogels twee.' Dit houdt verband, zegt Aristoteles, met de éénkleurige eïnhoud van visseieren en de tweekleurige (wit en geel) van vogeleieren.

Mogelijk heeft Hippokrates tot de verwarring bijgedragen, want hij onderscheidde blastoderm en hagelsnoer niet duidelijk, en Aristoteles placht naar hem te luisteren. Hoe dan ook, hij verbeterde Hippokrates niet en ik durf te vermoeden dat dit weer Fabrizio's ontsparing aangaande de kuikenembryologie (hagelsnoertheorie, IX.7) omstreeks het begin van de 17e eeuw bevorderde (p. 266-267).

Een zekere humor kan bij al die missers niet ontkend worden. Allereerst was de waarneming van slechts één hagelsnoer in het visseïi nieuw, goed en raak. Tegelijkertijd bracht Aristoteles zijn vondst – een en twee *omphaloi* – in verband met de embryonale voeding. Waarom hebben vogels twee navelstrengen? Welnu, het vogelembryo voedt zich zowel met dooier als met eiwit. Zou Aristoteles dit laatste ronduit beweerd hebben, dan had hij – op geheel onjuiste gronden, maar niet zeldzaam in de historie – de juiste stand van zaken bekend gemaakt. Hij hield echter streng vast aan de voeding van het vogelembryo uit de dooier en uitsluitend de dooier. De tegenstrijdigheid van de twee standpunten is hem mischien ontgaan, in elk geval koos hij van twee mogelijkheden de verkeerde.

Gen. Anim. III, iii 752 a 19-24: 'Dezelfde situaties treffen we ook bij de zaden van planten aan. Nu eens is het zaadbegin (*arche tou spermatos*) aan de vruchtsteel (*klados*) verbonden, dan weer aan een splitvrucht en bij nog andere aan een omsluitende vruchtwand [die niet opensplijt].

Bij peulvruchten is de aanhechting erg goed te zien. De zaden van bonen en dergelijke zaadragers zijn aan de twee peulschillen (*dithuron*) gehecht en daar precies is het begin van de plantekiem.'

Peck vertaalde 'cotyledons' waar ik 'peulschillen' schreef. Aristoteles gebruikte hier niet het woord *kotyledon* maar *dithuron* en ik denk dat Aristoteles, indien hij de twee cotylen van de bonen al opmerkte, hij hen geen betekenis toekende. Bonen en erwten zijn gehecht aan de buiklengtenaad van de peul, dat is de vergroeiingsnaad van de twee (bij rijpheid vaneensplijtende) vruchtwandhelften, de peulschillen. Een boon is zoals een ei gehecht aan de 'uterus'wand. Het is de tweede mogelijkheid door Aristoteles genoemd. De eerstgenoemde manier van aanhechten past bij voorbeeld op de olijf en de derde kan op de granaatappel doelen.

De voedende ziel (*threptikè psyche*) is in dieren zowel als in planten werkzaam, hanteert warmte en koude zoals een ambachtsman zijn gereedschap, en zo komen de organen van het organisme tot stand (*Gen. Anim.* II, iv 740 b 25-741 a 3). Planten en dieren kunnen slechts vloeibaar voedsel in het lichaam opnemen (*Gen. Anim.* III, ii 753 b 27).

Aristoteles sprak de *Fysikoi* van vroeger tegen. Een embryo ademt niet en ook wordt door de navelstreng geen *pneuma* aangevoerd terwille van groei en vorming, zoals Hippokrates beweerd had (p. 709). Integendeel. Een ingeboren *symphyton pneuma* voedt en vormt. Maar hoe kan nu de embryonale kiem van planten de groei beginnen?

Gen. Anim. II, iv 740 b 3-b 11: 'Iemand zal misschien opmerken dat, als bloed voedsel is en het hart zich het eerst vormt en dan vol bloed is, waar kwam dat eerste voedsel dan vandaan? Het is niet volstrekt waar dat het voedsel geheel en al van buiten komt. In de zaden van planten is iets zodanigs dat aanvankelijk melkachtig is (*galaktodes*). Het kan heel goed zijn dat bij dieren van de grondstof (*hyle*) zo'n

overschot als voedsel dient voor het begin van groei.

Welnu dan, het vervolgens nodige voor de groei van het dierenembryo komt via de navelstreng (*omphalos*) zoals door de wortels het voor de plantengroei benodigde aankomt.'

Gen. Anim. II, vi 745 b 26-35: 'De navelstreng is bloedvaten in een foedraal. Grotere dieren, zoals runderen en dergelijke, hebben een navelstreng met veel bloedvaten, middelgrote dieren met twee, en kleine met één bloedvat. Door deze navelstreng komt het door het bloed verschaft voedsel aan. In de uterus eindigen talrijke bloedvaten. Alle dieren met een éénrijig gebit [geen voortanden in de bovenkaak; herkauwers] en de dieren met een tweerijig gebit die niet een navelstreng met één groot bloedvat maar een met veel gebundelde bloedvaten hebben, zijn [als embryo] in de uterus aan kotyledonen, zoals zij genoemd werden, bevestigd. De navelstreng is met de kotyledonen verbonden en stevig daaraan verankerd. De navelstrengbloedvaten lopen naar weerskanten en vertakken zich over het hele (binnen)oppervlak van de uterus. Daar waar de bloedvaten eindigen, zonderen de kotyledonen zich af. Hun bolle zijde is naar de uterus gekeerd en de holle zijde naar het embryo. Tussen uterus en embryo (*embryon*) zijn het *chorion* (= vlokkenvlies) en de vliezen.'

Een in de 16e en 17e eeuw omstreden kwestie was, of het zoogdierembryo door de mond voedsel opneemt. Aristoteles had hier een goed antwoord op, zij het dat zijn interpretaties en waarnemingen bepaald niet boven kritiek verheven waren.

Gen. Anim. II, vii 746 a 20-29: 'Degenen die beweren dat kinderen door de mond voedsel opnemen door aan een vleesuitwas (*sarkidion*) te zuigen tijdens hun verblijf in de uterus, vergissen zich. Als dit zo zou zijn, dan was het bij andere dieren ook zo, maar het blijkt niet zo te zijn, hetgeen door ontleding duidelijk aan het licht komt. En voor alle embryonen geldt hetzelfde, van vliegende, zwemmende, of lopende dieren: zij zijn door dunne vliezen omhuld die hen van de uterus scheiden en van de vloeistoffen die daar gevormd worden. Niets voedends bevindt zich in die vliezen en embryonen kunnen zich al evenmin iets ten nutte maken dat daar doorheen zou komen.'

Deze uitlating grijpt terug op Aristoteles' meesterlijke verslag van de kuikenembryologie; ik laat dat opstel hier in zijn geheel volgen met weglating van passages die doorknede filologen als 'verdacht' of als 'latere toevoegingen' aanwezen. Ik ging te rade bij het werk van d'Arcy Thompson (1910), van Peck (1970, met onder meer een schema van een 10-daags embryo volgens Aristoteles) en van Tricot (1957). Platt (1912) vertaalde (en wijdde een studie aan) Aristoteles' vergelijkende vogel- en zoogdierembryologie.

Het vlies dat Aristoteles *chorion* noemde, herinnert door zijn naam aan zijn functie: scheiding, dat is *chooris* in het Grieks. Bij zoogdieren is het chorion een deel van de placentale nageboorte.

Hist. Anim. VI, iii 561 a 4-562 a 22: 'Groei in en geboorte (*genesis*) uit een ei zijn voor alle vogels hetzelfde ofschoon de vereiste tijdsduur voor deze ontwikkeling verschilt, zoals ik vermeldde. Wat onze kippen betreft zijn na drie dagen en nachten (broeden) tekenen van de beginnende embryovorming zichtbaar. Grotere hebben meer tijd nodig en kleinere minder. In deze periode baant de vormende dooier zich een weg naar boven, naar het spitse eind waar de eikem (*arche*) is en waar het ei bij het uitkomen breekt; het hart is een bloedige stip (*stigmè haimatikè*). Dit levensteken klopt en beweegt alsof het bezielde is (*empsychon*) en al groeiend leiden

twee aderachtige, kronkelige buisjes (*poroi*) die met bloed gevuld zijn naar weerszijden, een naar elk van de beide omhullende vliezen (*chitoon*). Een vlies dat met bloeddraadjes uitgaande van de bloedbuisjes dooraderd is, omsluit in dit stadium de dooier. Kort daarop laat zich het lichaam onderscheiden, aanvankelijk heel klein en wit. De kop is heel duidelijk te zien en de heel sterk gezwollen ogen daarin. Zij blijven zo geruime tijd, maar gaandeweg worden zij toch kleiner en krimpen. Het lagere deel van het lichaam is in het begin vergeleken met het bovendeel bijna niets.

Een van de twee bloedbanen die van het hart uitgaan, leidt naar het omhullende vlies en de andere naar de dooier, en deze bloedbaan gedraagt zich zoals een navelstreng. Het levensbegin (*arche*) van het kuiken komt uit het eiwit voort. De voeding uit de dooier, door de navelstreng.

Tien dagen oud zijn het hele kuiken en alle lichaamsdelen goed zichtbaar. De kop alleen is groter dan het overige lichaam en de ogen nog groter dan de kop, maar het gezichtsvermogen ontbreekt. Omstreeks deze tijd puilen de ogen uit. Zij zijn groter dan bonen en zwart. Als de huid over hen weggenomen wordt blijkt dat zij met een melkachtige, koude vloeistof gevuld zijn, die in daglicht helder glinstert maar geen vaste deeltjes bevat. Zo is de staat van zaken wat de ogen en de kop betreft.

Op dit tijdstip zijn de ingewanden duidelijk te zien, zowel de maag als de zich ontwikkelende darmen, en tevens de bloedvaten die van het hart uitgaan en op weg naar de navel zijn. Van de navel leidt een bloedvat [*arteria en vena vitellina*] naar het vlies dat de dooier omsluit (de dooier is in deze fase dun vloeibaar en groter dan voorheen). Bovendien leidt een tweede bloedvat [*arteria en vena alantoidea*] naar het vlies dat het geheel omsluit, te weten het vlies waar het kuiken binnen ligt, het dooiervlies, en ook de vloeistof tussen die vliezen. Tien dagen daarna ligt het geringe overschot van het eiwit aan de oppervlakte; het is kleverig, dik en vaalgeel.

De ligging van elk der delen die het ei samenstellen, is als volgt. Allereerst, van buiten af, vindt men onder het schaalvlies (*ostrakos hymen*) dat, welbegrepen, tegen de dop ligt, het eivlies [*allantois*]. Binnen dat vlies is een witte vloeistof. Vervolgens het kuiken dat zelf echter wederom door een beschermend vlies omhuld is [*amni-on*], zodat het niet in de vloeistof gedompeld is. Onder het kuiken ligt de dooier.

Als men omsteeks de twintigste dag het ei opent en het kuiken aanraakt, beweegt het binnen het vlies en piept. Het begint al donzig te worden, zoals het zijn zal als, na meer dan twintig dagen, het openpikken van de eieren begint. Het kuiken houdt de kop tegen de flank gedrukt op de rechterpoot terwijl de vleugel over de kop ligt. In dit stadium tekent zich nu het vlies dat op een *chorion* lijkt (*chorioeidès*) en direct onder het buitenste, het schaalvlies, ligt af; we hebben vermeld dat een van de navelstrengbloedvaten daar naar toe loopt. Het kuiken is thans geheel door dit vlies omhuld. Ook is het andere dooiervlies te zien, dat eveneens chorionachtig is en waar het tweede bloedvat heenvoerde; het werd beschreven. Beide bloedvaten ontspringen aan het hart en de grote bloedbaan (*phlebs megalè*).

Nu is het ogenblik gekomen dat het navelbloedvat leidend naar de buitenste chorion ontbindt en van het kuiken loslaat, terwijl het andere bloedvat dat naar de dooier leidt op de dunne darm van het kuiken aansluit. Omdat intussen veel dooier het kuiken binnen is gekomen ligt in de maag een geel bezinksel. Tevens stroomt een overschot weg in de richting van het buitenste chorion terwijl een restant in de maag achterblijft. Het uitgescheiden overschot is wit. Ten slotte is de dooier die

voortdurend in hoeveelheid afneemt geheel en al uitgeput en door het kuiken opgenomen, zodat, als tien dagen na het uitkomen een kuiken wordt opengesneden, men nog een restje dooier tegen de ingewanden aangedrukt aantreft, maar dit is niet met de navel verbonden en levert niets meer op want de dooier is uitgeput.

Gedurende de tijdperiode die wij zojuist bespraken, slaapt het kuiken maar als het gestoord wordt, ontwaakt het, opent de ogen en piept, terwijl hart en navel kloppen zoals van een ademend dier. Dit nu is het verloop van het ontstaan (*genesis*) van de vogels door middel van een ei.'

Het relaas van de ontwikkeling binnen het ei is beeldend, en vrijwel in overeenstemming met de feiten die later, na vaak herhaald onderzoek en geholpen door betere instrumenten aan het licht kwamen. Op de derde dag echter zijn de beide buitenste eivliezen nog niet zichtbaar, te oordelen naar de gebeurtenissen in de huidige kippeëieren. Aristoteles zou dat dan onnauwkeurig genoteerd hebben. Maar als de antieke Griekse kippeëieren van steviger vliezen voorzien waren dan nu de eieren van de industriële kip, dan zou dat de aanleiding geweest kunnen zijn voor de hernieuwde uitleg over de vliezen op de tiende dag, die in dat geval de vroege, half gegiste waarneming, zou bevestigen.

De theorie van Aristoteles over het ♂ agens bij bevruchting vereiste een (onderstelde) verplaatsing van de kiemvlek (*arche*) naar het smalle ei-einde, alwaar het bovenlichaam zich het eerst vormt en de kop in de vroege stadia zeer veel groter is dan het overige lichaam (vgl. het 'dwergachtige' bij de zoogdieren, p. 718).

De kuikenembryologie volgens Plinius, 400 jaar later, is een slechte en slordige samenvatting van de Aristotelische (een bron die Plinius niet vermeldt).

Hist. Nat. X, 1 xxiv: 148–150: 'Midden in de dooier is in alle eieren een klein, schijnbaar bloedig druppeltje dat naar men denkt het hart van de vogel is, want men meent dat het als eerste in elk lichaam ontstaat. Ongetwijfeld schokt en klopt dit druppeltje in het ei. Het lichaam van het dier vormt zich uit de witte eivloeistof, maar zijn voedsel is in de dooier.

In het begin is de kop van alle dieren groter dan het hele lichaam en de ogen zijn samen groter dan de kop. Als het kuiken groeit, verplaatst het wit zich naar het midden en de dooier vloeit eromheen. Als op de twintigste dag het ei bewogen wordt, kan men de stem van het reeds levende kuiken horen. Tegelijkertijd beginnen de veren te verschijnen en de houding van het kuiken is zo dat de kop boven de rechterpoot ligt en de rechtervleugel ligt boven de kop. De dooier verdwijnt geleidelijk.'

Plinius voegde nog een boeketje vogelcuriositeiten toe en als nieuwtje dat eieren met een zachte dop gelegd worden en dat dadelijk na het leggen de dop verhardt. Eieren kunnen zonder de warmte van de kip door de natuur uitgebroed worden: het gelukt in mesthopen in Egypte. Zelfs heeft men in Rome kort geleden een methode uitgevonden om eieren in kaf en met de voorzichtige toepassing van een vuurtje uit te broeden (IX.1).

Een analyse van Aristoteles' en Plinius' berichten over vogelembrýologie toont niet alleen de verschillen tussen beide auteurs goed aan, maar illustreert ook de verschillende benadering en denkwijzen van Grieken en Romeinen ten aanzien van de levende natuur.

Aristoteles heeft een degelijk begin van de haaienembryologie gemaakt (p. 63, 230, 324) en Haberling schreef in 1927 een gedocumenteerd overzicht van Aristoteles' ontdekking en zijn geschiedenis.

De beenvissenembryologie begint eveneens met Aristoteles; steeds is zijn embryologische studie vergelijkend, een schakel in het geheel van de voortplantingsbiologie van de

levende wezens volgens zijn metafysica ontworpen, en getoetst aan de voor hem toegankelijke feiten.

Hist. Anim. III, i 510 b 20–27: ‘Van de eierbarenden die eierleggers zijn bevinden de voortplantingsorganen zich niet altijd in een vergelijkbare positie. Bij vogels liggen zij dicht bij het middenrif, maar bij vissen zijn zij lager geplaatst, zoals bij de vier- en tweevoetige levendbarenden, met dit verschil echter dat zij van vissen dunwandig, vliezig en langgerekt zijn. Van heel kleine vissen lijkt elk van de twee lobben van het voortplantingsorgaan daardoor slechts een enkel ei te zijn. Deze vissen die men een zogenaamd ‘korrelig’ ei toeschrijft, schijnen zodoende niet meer dan twee eieren te hebben. In werkelijkheid echter zijn beide ‘eieren’ een talrijke massa eieren en dit verklaart waarom dat ‘kuit’ in talrijke brokjes versnipperd.’

Het vlies van de ‘uterus’ (*hystera*) van vogels, legde Aristoteles verder uit, is in het nabij het middenrif gelegen deel zo dun dat de eieren er zelfs boven op schijnen te liggen. Bij grotere vogels is het vlies duidelijker aantoonbaar. Door het toegangskanaal kan men lucht inblazen en het laten opbollen. Bij eierleggende viervoeters, zoals de schildpad, hagedis, kikker, en ‘andere dieren’ treffen we hetzelfde aan.

Pootloze dieren die uitwendig levendbarend zijn en inwendig eierleggers, die men Selachiërs (haaien) noemt, hebben ook een tweelobbig voortplantingsorgaan, dat tot het middenrif reikt. De eieren ontstaan nabij het middenrif en zich in de grote lichaamsholte verplaatsend worden zij tot jonge dieren. Vergelijkenderwijs, onderling en met andere vissen, geeft ‘Ontledingen’ (*Anatomoï*, een verdwenen studie) verder uitsluitel, deelde Aristoteles mee.

Hij maakte ook aantekeningen over de slangen. Zij zijn alle eierleggers, maar de levendbarende adder is een uitzondering. De voortplantingsorganen zijn vrijwel gelijk aan die van de Selachiërs. Vermoedelijk heeft hij na de dubbele placenta van de herkauwers gezien te hebben dit verschil met de enkelvoudige placenta van andere zoogdieren besproken, maar de tekst die beschikbaar is gekomen is onduidelijk.

De mens en de lichamelijk hoogst ontwikkelde dieren zijn levendbarend. Zij bezitten de meest vervolmaakte *fysis*, hetgeen blijkt uit het feit dat zij lucht ademen. Inwendig levendbarend zijn slechts die dieren die van nature warmer zijn dan de overige, dat wil zeggen dat zij longen (ter afkoeling) bezitten. Een wijde, open en rijkelijk van bloed voorzien long duidt op meer natuurlijke warmte dan een sponzige, vlezige (*stifron*) of bloedarme. Deze richtlijn bijgesteld door de aard van de lichaamsmaterie (vochtig, droog, star, elastisch) bracht Aristoteles tot een gelede opsomming van mogelijkheden in het dierenrijk in verband met embryovorming en voortplanting.

Needham (1934: 23) stelde aan de hand hiervan een ‘systeem’ op, modern gemodelleerd, maar Aristoteles (die nog andere systeemmodellen aan latere auteurs in de pen gaf) heeft nimmer een systeem bedacht of gewild.

Ik heb de hoofdzaken in volgorde opgesteld en aaneengeschakeld, veel precieser dan Aristoteles dat zelf gedaan heeft of nodig oordeelde, om daarmee een gemakkelijk te doorzien schema beschikbaar te maken. Needham bedoelde hetzelfde te doen en ik raadpleegde met voordeel Needhams model en Pecks beschouwingen (Introduction . . . ; 1965).

De voortplanting en embryovorming van dieren volgens Aristoteles:

1. Materie (water, lucht) wordt samen met onstoffelijke krachten (*pneuma*, warmte) levende stof (een organisme of een deel van een organisme). Uit anorganische en organische stoffen ontstaan levende wezens: talrijke insecten, vliegen, muggen, allerlei kleingedoe zoals visjes of alen, en wormen.

2. Uit vloeistof en aardachtige bestanddelen ontstaan *Testacea* (zeepokachtigen) die enerzijds plantaardig en anderzijds dierlijk zijn, en soms schijnbaar éénslachtig.
3. Alle volgende groepen uit levende ouders. Planten en dieren.
4. Min of meer éénslachtige planten (vijg-caprificus, olijf-kotinos (? *O. oleaster* of *Phyllaria*).
5. Dieren met larvale voortplanting (rood bloed ontbreekt), door een *skoolex* of proto-ei. Geboorte vindt plaats na ontwikkeling tot een schijn-ei (pop, insekten).
6. Dieren met onvolkomen eieren (rood bloed ontbreekt). Na de leg groeit het ei (koppotigen, schaaldieren, insekten en veel waterdieren).
7. Bloeddieren met onvolkomen eieren. Na de leg groeit het ei (amfibieën, vissen).
8. Bloeddieren met volkomen eieren. Na de leg geen eigroei (tweevoeters: vogels, viervoeters (hagedis) en pootlozen met harde huid (slangen, schildpadden).
9. Bloeddieren met inwendige eieren, waarin aan de ouders morfologisch gelijke jongen aanwezig zijn (Selachiërs, adders).
10. Bloeddieren levendbarend; de jongen zijn morfologisch gelijk aan de ouders (tweevoeters (mens), viervoeters (zoogdieren), pootlozen (walvisachtigen).
11. Bloeddieren met onvruchtbare nakomelingen (muiddieren en muilezels).

Op goede gronden heb ik Aristoteles' embryologie ruim aandacht gegeven. Na Aristoteles' studies houdt de embryologie de pas in en nog in de 17e en 18e eeuw bleven Aristotelische opvattingen bepalend voor vele embryologische inzichten. Dit betekent dat ik naar Aristoteles verwijzend in het vervolg dikwijls bekort verslag kan doen van het verdere verloop van de ontwikkelingsgeschiedenis van de embryologie.

In de eeuw vóór Christus' geboorte verscheen nog één verhandeling die een grote invloed op de biologie bleef uitoefenen: het even briljante als barokke leerddicht van Lucretius over het Wezen der Dingen (II.10, XI.8). Het voegde aan de embryologie niets wezenlijks toe en vatte vagelijk enige Aristotelische gegevens lyrisch samen. Zijn inspiratie blijkt uit zijn bericht over de vogels die in de lente uit hun barstende eitjes komen, waar dadelijk op volgt dat 's zomers de krekels evenzo uit de pop verschijnen. Het is de pseudo-Aristotelische parallel ei-pop, die Albertus rectificeerde en die Harvey onveranderd toeliet in zijn beschouwingen.

5. Embryologie in Alexandrië (3e eeuw v. Chr.)

Tussen de 4e eeuw v. Chr. en 1651 – het jaar van Harveys boek over voortplanting – verstreek een periode van 2000 jaar, een tijdperk van stilstand en verval, zelden van enige ontwikkeling.

Nog in de 3e eeuw v. Chr. bracht Stratoon van Lampsakos – de opvolger van Theofrastos als leider van het Lykaion – de leer van Aristoteles en de Stoa naar Alexandrië, waar hij Ptolemaios II Filadelfos (p. 79) in de wetenschappen inwijdde. Ptolemaios wist Alexandrië tot een wereldcentrum van Griekse wetenschappen te maken. Indien Diokles van Karystos, die met Aristoteles samengewerkt had en als arts aan Hippokrates verknocht was, ook naar Alexandrië is gegaan (naar men zegt), dan zal hij vermoedelijk Stratoon vooraf gegaan zijn. Naar verluidt zou Diokles de ontdekker zijn van de verschijning van het hart in het zoogdierembryo (op de 9e dag een paar puntjes bloed); de hartslag zou op de 18e dag beginnen en op de 27e dag zag hij sporen van ruggestreng en hoofd. Merk op dat telkens van een veelvoud van drie sprake is en ik dacht dat dit niet toevallig

kan zijn. Diokles was veel meer in botanie (farmacie, fysiologie) geïnteresseerd dan in zoölogie en misschien heeft hij Aristoteles' embryologie naar Alexandrië overgebracht Platonisch herzien (het getal drie ingevoerd).

Erasistratos, de Alexandrijnse fysioloog-anatoom, aanvaardde epigenese maar legde het begrip niet goed uit en kreeg daarom, vierhonderd jaar na zijn dood, van Galenus er duchtig van langs (p. 111). Zijn collega Herofilos (II.2) moest het ook ontgelden (XI.11), maar is desondanks de ontdekker van de zoogdierovariën (die hij *didymia* noemde) en waarschijnlijk ook van de eileiders (*tuba Fallopii*, p. 343). Herofilos ontwikkelde bovendien een theorie die door de eeuwen heen een voornaam punt bleef bij embryologische discussies en een thuishaven vond in de evolutieleer: de morfologisch en functioneel gelijke aard van de ♂ en ♀ genitalia.

Het ♂ geslachtsapparaat onderzocht hij veel beter dan ooit te voren. Hij vond de *epididymis* en de *ductus deferens* en hij onderscheidde (vermoedelijk) prostaat en spermablaas. Omdat Aristoteles had bepleit dat de testes geen sperma producerende organen konden zijn, besloot Herofilos dat de ductus deferens en de omringende (bloed)vaten de plaats van oorsprong waren, want hij trof daarin een witachtige vloeistof aan.

De ovariën zijn, zegt Herofilos, aan testes gelijk te stellen. In de 16e eeuw kregen zij de naam *testiculi* en, *testes muliebri* (vrouwetestes). Hij meende echter dat de eileiders in de blaas uitmonden. Herofilos' vondsten ondersteunden het oude Hippokratische standpunt, dat zowel mannetje als vrouwtje actief werkzame zaadvloeistof leveren en met vereende krachten een embryo tot stand brengen (een misverstand dat pas in de tweede helft van de 17e eeuw zou verdwijnen). Dit was, zei Herofilos, toch het geval niet. Het ♀ sperma gaat met de urine verloren en heeft daarom met een later embryo niets te maken.

De embryovorming geschiedt volgens Aristoteles' (en Herofilos') theorie. Nadat echter Galenus in de 2e eeuw n. Chr. zijn instemming betuigd had met Herofilos' anatomie, maar de embryologie van Hippokrates volgde, was de weg voor de leer van embryovorming door de samenkomst van twee actief vormende zaadgiften, één ♂ en één ♀, gebaad ofschoon de rechtzinnige Aristotelianen zich bleven verzetten.

6. *Embryologie volgens Galenus (2e eeuw n. Chr.)*

In de 2e eeuw n. Chr. had Athene zijn positie als centrum voor natuurwetenschappen voorgoed verloren en het biologisch onderzoek in Alexandrië, toch al beperkt tot minder dan een dozijn geleerde epigonen, was nauwelijks meer aandacht waardig (p. 355). Aristoteles was in Athene onderwerp voor kluchtig toneel; hij werd door Loekianos voorgesteld als een prikkebeen uit een ver verleden. Toch bleef hij in Rome inspiratie voor een bioloog van wereldwijde betekenis: de Griek Galenus (V.5; VI.5). Galenus hervormde en vernieuwde de embryologie voornamelijk in zijn *Peri Fysikoon Dynameoon* (Over Krachten van Fysis). Hij had bevonden dat *fysis* aan elk orgaan afzonderlijk van het groeiende embryo (en van het volwassen lichaam) een vermogen (*dynamis*) verleent om doelmatig en creatief met de omgeving in relatie te staan. *Dynamis* is een aangeboren, sluimerend vermogen om een kracht te kunnen uitoefenen. In bedrijf gebracht heet die orgaaneigenschap *technè*. Nuttige dingen haalt een orgaan daarmee in huis (*oikeion*) en onnutte zet het, met dezelfde *technè*, buiten de deur (*allotrion*); het krachtenschema stamt van Aristoteles.

Elk levend wezen bezit een *dynamis* voor *genesis* (vormende ontwikkeling), voor groei (toenemende omvang of afmeting) en voor voeding (opnemen, omzetten, uitscheiding).

Na een aanloopfase, waarin het embryo slechts over *genesis* beschikt, komen de beide andere *dynameis* zich bij de eerstaanwezige voegen en zijn alle drie *dynameis* actief in het embryo werkzaam. Vergeet niet dat in ieder orgaan het drietal op eigen wijze te werk gaat, want de organen verschillen onderling nu eenmaal naar vorm en naar functie.

Genesis heeft de leiding in het embryo en bestuurt zowel vorming als groei en voeding. Op groei en voeding samen past de term 'alteratie'. Door alteratie wijzigen de voedingstoffen waaruit het embryo opgebouwd wordt, zich in botten, spieren, aderen enzovoorts, en de omzetting van voedselement tot orgaanmaterie verloopt doelmatig dank zij de *facultas alteratrix*. De materie wordt, vergelijkenderwijs, als bouwsteentjes gevormd en de vormende kracht (*facultas formatrix*) rangschikt de steentjes, doelbewust, zodat 'de verschillende tempels die samen de Akropolis zijn, ofwel het voleindigde dier, tot stand komen', zegt Galenus (misschien een weinig nostalgisch).

Vier fasen van embryonale ontwikkeling moeten onderscheiden worden. De eerste: stolling van het vormloze ♂ en ♀ zaadmengsel, terwijl een omhullend vlies ontstaat. Inwendig is deze *conceptus* wit en ongevormd, het is een *genitura*, iets levends dat zich zal ontwikkelen. De tweede fase wordt door de dooradering van de *conceptus* gekenmerkt. Het embryo is nu een foetus. In de derde fase tekenen de *tria principia*, hart, lever en hersenen, zich in het inwendige duidelijk af. De vierde fase of slotfase is een embryo met voltooide buitenontrekken en inwendig met alle organen, inclusief de botten en beweegbare gewrichten; we noemen het *puer*.

Aanvankelijk is het embryonale leven plantaardig en na enige tijd wordt het dierlijk. De navelstreng is voor een embryo wat een wortel voor een plant is.

Na voortgezette studie ondergaat Galenus' embryologie enige wijzigingen. In de eerste opzet laat Galenus hart en lever tegelijkertijd ontstaan met voorrang op alle andere organen (*De Semine*), maar later besluit hij dat de bloedvaten zich toch nog eerder vormen. Wel ontstaat de lever onmiddellijk daarna door het bloed te benutten, want de lever lijkt heel veel op bloed. Men kan de levervorming aanschouwelijk voorstellen door een bloedvat van een dier te openen en het bloed in lauwater te laten uitstromen. De klonters in het water lijken op lever (*De Foetuum Formatione*).

Na de lever verschijnt het hart. Ten slotte de hersenen. Het is de natuurlijke gang van zaken, overwoog Galenus: de lever ligt het meest nabij de uterus, die aan de moederlijke bloedbaan voedend bloed onttrekt en het door de navelstreng naar het embryo zendt. Het embryonale hart ligt wat verder weg en de hersenen – die voor het embryo nutteloos zijn – liggen het meest verwijderd. Galenus had voor deze epigeniale praat nog andere argumenten, maar die zijn onderling strijdig. De Galenisten van de 16e en 17e eeuw doorzagen de zwakte van het betoog en erkenden in grote meerderheid de voorrang van de lever niet; zij verkozen het hart.

Roger (1971) besprak dit verschil tussen de Galenische en de Aristotelische embryologie en gaf daarvoor een verklaring die ik minder overtuigend vind dan deze eenvoudige: Aristoteles zag (in het kippeï) het pulserende hartbegin, het *punctum saliens*. Hij was biofilosoof en voor hem moest hart-en-bloed, dat is denkend leven, het universele begin zijn. Galenus daarentegen, heeft ongetwijfeld niet werkelijk gezien dat de lever zich het eerst vormde. Hij was arts-bioloog en daarom kregen de voedende organen, lever-en-bloed, de eerste plaats.

Galenus verbeterde Aristoteles' vergissing: de testes zijn wel degelijk de organen die ♂ zaad voortbrengen, dat wil zeggen zij vervolmaken de zaadvloeistof die in het warnet van vaten dat naar de testes leidt wordt aangemaakt, maar daar nog onvolkomen blijft.

In de ovariën ontstaat bovendien, na een overeenkomstige voorfase, de ♀ zaadvloeistof.

Ondubbelzinnig had Aristoteles uitgelegd dat zogenaamd ♀ 'zaad' slechts als passieve *katamenia* aan de embryovorming bijdraagt. Het heeft een voedingsfunctie, meer niet. Galenus echter geloofde (zoals Hippokrates) aan een kleurloos, actief embryovormend ♀ zaad, toegevoegd aan de voedende *katamenia*. Omdat hij Herofilos' fout aangaande de uitmonding van de *ductus Fallopii* ontdekte en vaststelde dat deze in de uterus holte uitkomt, had hij een nieuw argument voor zijn standpunt. Het ♀ zaad – dun vloeibaar, kleurloos en in geringere hoeveelheid (het vocht in de Graafse follikels) – speelde daarom vanzelfsprekend wel een ondergeschikte rol. Na met het ♂ zaad in de uterus holte versmolten te zijn zal het de *allantois* vormen.

Het voltooide zoogdierlichaam bestaat uit witte en rode bestanddelen. De witte zijn *spermaticeae*, uit sperma voortgekomen, en de rode *sanguineae*, bloedprodukten. Bloed vormt de spieren en de buikorganen. *Katamenia* hebben nauwelijks alteratie nodig om embryonaal vlees te worden. Het oog is gedeeltelijk spermatisch (oogwit, hoornvlies) en gedeeltelijk sanguinisch (donkere delen).

Pas in de 17e eeuw zou A. Everaerts, een leerling van de Groningse hoogleraar A. Deusing (1612–1666), als een der eersten ronduit bezwaar maken tegen de *katamenia*-theorieën. Everaerts schreef in 1661 een encyclopedische embryologie. Deusing en hij verklaarden dat *katamenia* voor het embryo waardeloos zijn, ook dat zij niet tijdens de zwangerschap in een soort melk omgezet worden en zo het embryo voeden (eveneens volgens Aristoteles), maar dat melk door het moederlijke bloed aangevoerd het embryo voedt, zoals Alkmaioon (I.7) al had verzekerd.

Galenus verstrikt zich niet in de zielproblematiek. Hij schrijft wel over de ziel van een embryo, maar laat in het midden vanwaar de rationele ziel komt; is *ratio* extern van herkomst of immanent? Naar de trant van Aristoteles overweegt hij dat degenen die een stad of een schip bouwen niet dezelfde zijn als degenen die stad en schip besturen. Indien nu twee zielen, de ene vormend en de andere besturend, een groeiend embryo bewonen, welke komt dan het eerst in actie en welke heeft de overhand? Hoe dan ook, voor Galenus gaat de voedende ziel voorop en die wil hij 'natuur' noemen. Voeding en de daarmee verbonden vermeerdering (groei) zijn een zaak van de 'natuur'. De overige werkzame krachten zijn, besluit Galenus, eigenschappen van zielen met verschillende vermogens en van verschillende kwaliteit: dieren- en mensenzielen. Beide zielen bezitten dezelfde 'faculteiten': een bloedvormende in de bloedvaten, een 'sfigmische' (*sphingo* (Gr.)) in het hart en verder heeft elk orgaan de voor het orgaan passende faculteiten die ook *dynameis* genoemd mogen worden. Nadat de organen door hun *energeia* aan het werk gezet zijn, produceren zij een *ergon*, een werkstuk, bij voorbeeld bloed. Elk orgaan zal dank zij zijn eigen kunnen de bijzondere taak verrichten waartoe het werd gevormd.

Volgens Aristoteles is in ieder groeiend individu een *causa finalis* (een *to ou eneka*, 'met dat oogmerk') immanent en soeverein aanwezig. Dit werd door Galenus tegengesproken. Hij bleef overtuigd dat een *fysis* de aarde omarmt, alle dingen doordrenkt, een *fysis* die misschien van de goden of van God afkomstig is. Het concept was Platonisch en de nieuwe Stoa wilde het aanvaarden.

Fysis voorziet niet alleen elk orgaan doelmatig en welberaden van de eigen karakteristieke vermogens, maar bovendien van krachten die doen bewegen, beweging verhinderen, functies opwekken of remmen. De uterus past eerst een vasthoudende kracht toe om het embryo op zijn plaats te houden. Zodra het volgroeid is, zal een uitdrijvende kracht – die zijn tijd roerloos afwachtte – de geboorte doen plaatshebben.

Overall is *fysis* aanwezig, weliswaar aards, maar zij treedt soms op met inachtneming van sterreïnvloeden en tevens is er een nauwe samenwerking met de ziel. Deze laatste kan zelfs tijdelijk de leiding overnemen. *Fysis* roept bij Galenus gedachten op 'aan de goden die men staande voor de altaren pleegt toe te zingen'. Daar laat hij het bij. Het buiten- of bovenaardse blijft buiten bespreking. Ofschoon hij een verhandeling wijdde aan de gedragingen van de ziel, verduidelijkte deze zijn inzicht over die kwestie niet.

In latere eeuwen geloofden talrijke biologen, zonder zich daar rekenschap van te geven, dat de *fysis* volgens Galenische opvattingen in theorie en praktijk identiek met Aristoteles' *causa finalis* zou zijn. Een vergissing voortvloeiend uit de overeenstemming van de beschrijving van de feiten en hun oorzaken door beide auteurs. Anaxagoras' *Noes* (p. 29) staat veel dichter bij de *fysis* volgens Galenus, een externe en interne, in de micro- en macrokosmos doelmatig actieve kracht.

Bespiegelingen daargelaten, Galenus werd door secties en bekwame waarnemingen de ontdekker van het *foramen ovale* (de doorgang in het harttussenschot van embryonen die de beide harthelften verbindt), de *ductus arteriosus Aranzii* (in 1564 herontdekt, p. 256) en de *ductus venosus Botalli*. Bovendien constateerde hij verbindingen van de navelstrengbloedvaten met de poortadervertakkingen in het embryo.

Met zijn beschrijving van het achterwege blijven van manen, geweien, slagstanden e.d. bij mannelijke dieren na castratie, bracht Galenus een verschijnsel onder de aandacht dat heel veel later een aanleiding voor de hormoonfysiologie zou worden.

7. Middeleeuwse embryologie: Galenus tot Aranzio

De 3e-4e-eeuwse kerkleraren herhaalden Aristoteles en Galenus, als zij over embryologie kwamen te spreken, waarbij zij als de gelegenheid zich voordeed niet verzuimden op christelijke waarheden te wijzen. Basileios (II.21) ontdekte bewijs voor de maagdelijkheid van Maria bij de vogels die soms zonder voorafgaande paring vruchtbare eieren leggen. Deze vorm van mystiek trof ik ook bij Harvey aan (p. 274) en er zijn veel andere voorbeelden.

Firmianus Lactantius (ca. 250 - ca. 325) schreef in zijn jeugd *De Opificio Dei* en vermeldde daarin de zaadmenging en -functies volgens Aristoteles. Hij volgde Platoon voor de oorsprong van de zaadvloeistoffen (hersenen en ruggemerg) en deelt mee dat de embryonale ontwikkeling met het hoofd begint. Vogelembryonen tonen dit aan, want Aristoteles had de grote ogen en de kop van embryonale kuiken uitstekend beschreven. Men kan vermoeden dat Lactantius met instemming overdacht dat zo'n embryonaal begin klopte met de herkomst van de zaadvloeistoffen. Hij was, zoals zijn tijdgenoten-collega's, aanhanger van de rechts-links-theorie.

Oribasios (p. 118, 335) schreef Galenus na en voegde fragmenten van allerlei herkomst toe en de Alexandrijnen van de 4e-6e eeuw imiteerden weer Oribasios. Hard mag men deze auteurs van al die lijvige werken (grotendeels verdwenen) niet vallen: zij waren dokters en meer dan de meesten verdienstelijk omdat zij hun medische kennis op schrift stelden.

De Arabische geleerden van de vroege Middeleeuwen met biologische belangstelling herhaalden en redeneerden naar hartelust en droegen niets bij tot de ontwikkeling van de natuurwetenschappelijke embryologie. Avicenna (III.6) kon echter nog een detail aan Galenus' gegevens toevoegen: de drie voornaamste organen van het beginnende embryo

ontstaan elk uit een blaasje, een embryosegment.

Of Hildegards werk (12e eeuw) nu 'the lowest depth' was, zoals Needham het kwalificeerde, kan ik niet schatten, maar uit niets blijkt dat zij, zelfs binnen het kader van de toenmalige biologica, een verstandig woord over embryologie zou hebben geuit (III.13).

Pater Michael Scot(t) (? 1178–ca. 1230), de ijverige, onrustige, intelligente en hoogst bewaame geleerde (p. 137) die zich in wiskunde, alchemie en medicijnen verdiept had en een groot kenner van de Arabische en Latijnse literatuur was, kwam na jaren in Zuid-Italië (Sicilië), Toledo (1217) en Bologna (1220–1221) naar Oxford (1230), waar hij reeksen in broedmachines verwarmde eieren onderzocht. Wat hij vond en wat hij daarvan dacht weet ik niet, tot mijn schade, want hij was zozeer vertrouwd met de eeuwenoude problemen dat zijn overwegingen alle aandacht verdienen.

De pre-Renaissance die Scot, Frederik II (III.18) en Albertus Magnus in de biologie vertegenwoordigen, heropende de studie van de embryologie met enthousiasme (p. 357–358).

Albertus baseerde zich op Scots Aristoteles-vertalingen en op Avicenna's *De Animalibus*. Hij begreep de functie van de insektepop veel beter dan zijn tijdgenoten (heeft hij direct contact met Scot gehad?). De verbetering bleef echter onopgemerkt. Vierhonderd jaar later was Harvey op dit stuk nog minder ver dan Aristoteles: Harvey en zijn tijd bleven insektelarven nog steeds als proto-eieren beschouwen, cocons als 'eieren'.

De *facultates of dynameis*, doelmatige vermogens naar Galenische trant, riep Albertus ter verklaring even vlot te hulp als Galenus gewoon was. Zoals de oude meester wilde, liet ook Albertus het embryo uit drie bestanddelen ontstaan, ♂ en ♀ zaad en *katamenia*, maar Albertus kon hun uitwerking nog treffender toelichten.

Een bloedbestanddeel in het embryo verenigt zich met het ♂ zaad. Dit bloeddeel neemt de zaadeigenschappen over, in zoverre dat nu daaruit tanden (wit) gevormd kunnen worden. Het resultaat levert het bewijs. Worden tanden van het kind uitgetrokken, dan groeien daarvoor in de plaats nieuwe tanden omdat het kinderbloed de embryonale spermatische faculteit nog bezit. Op wat latere leeftijd verschijnen geen nieuwe tanden op de plaats van verloren tanden, omdat de juveniele spermatische vermogens uit het bloed verdwenen zijn.

De kuikenembryologie in boek VI van Albertus' *De Animalibus* is gedetailleerd, en beter begrepen dan sedert vele eeuwen het geval was geweest. Albertus' visse-embryologie was een flinke stap vooruit (p. 358). Juist zoals bij Aristoteles is de richtlijn in Albertus' hele embryologische werk het streven naar vergelijking, gelijkheid ontdekken van vogel- en zoogdierorganen en lichaamsbouw tussen gewervelden onderling, terwijl hij zelfs insecten betreft bij die beschouwingen. Albertus wilde de fysiologie, anatomie en embryologie van mens en dier zonder bedenken gelijkwaardig verklaren, door materie die zich door overeenkomstige krachten bestuurd op overeenkomstige wijze gedraagt.

Da Vinci sloot zich bij Albertus aan, tweehonderd vijftig jaar later, met dien verstande dat hij weliswaar de mens- en dierembryo's gelijkstelde maar de embryologie ingrijpend vernieuwde (p. 243, 361–362). Uit het 3e deel van Quaderni behoort hier nog zijn fysisch-kwantitatieve methode bij het embryologisch onderzoek aangehaald te worden. Ofschoon de aanpak een duidelijke voorloper is van de gevolgde methode een eeuw later, bleef Da Vinci's werk (p. 261) nagenoeg onbekend.

Een embryo ligt door water omringd in de uterus, want zware dingen wegen in water minder dan in lucht. Ademen is onmogelijk en onnodig, want het embryo ontvangt leven

en voedsel van de moeder. In het eerste levensjaar groeit de boorling langzamer dan vóór de geboorte. De lever van een ongeboorene is naar verhouding veel groter dan van een volwassene. Aldus Leonardo.

Leonardo bestudeerde bij voorkeur de mens en gaf nog andere uitbreidingen aan Albertus' embryologie; gedachten die hij mogelijk op eigen kracht gevonden kan hebben (ik weet niet of hij *De Animalibus* gelezen heeft, maar men kan het vermoeden).

In die jaren ontleedde Alessandro Benedetti (1460–1525) een zwangere hond om meer van zoogdierembryologie aan de weet te komen. Zijn werk kreeg geen belangstelling. De 16e-eeuwse embryologie is aan belangrijke biologen zoals Belon, Gesner en Rondelet en zelfs aan Vesalius weinig verschuldigd. Belon bij voorbeeld (V.14) onderzocht het kuikenembryo – volgens traditie – en kwam tot zijn geliefkoosde stelling, dat er een morfologische overeenkomst bestaat tussen de organen van mensen en vogels (1555). Hij bleef pijnlijk ver achter bij Coiter, die nog geen twintig jaar later hetzelfde onderzoek deed. Belons lezers moeten met volgende tevreden zijn:

‘Laat twintig of meer eieren door twee of meer kippen bebroeden, neem elke dag een ei weg uit het nest, van de tweede tot de laatste dag van de broedtijd, en maak het open om het te onderzoeken; dan zult u constateren dat al mijn vroegere beschouwingen over de ontwikkeling van het menselijk embryo met de waarheid overeenstemmen en dat u daarom terecht de ontwikkeling van beide met elkaar kunt vergelijken. U zult ontdekken dat wat ik indertijd over het menselijk embryo schreef ook geldt in het vogelei, met name dat de verschillende vliezen zich van de navel uit ontwikkelen. Als men dat nog niet gezien heeft, dan is de navelstreng in een vogelei raadselachtig...’

Hieronymus Cardanus (Girolamo Cardano; 1501–1576) beweerde, steunend op Aristoteles dat uit het eiwit de kuikenromp en -kop afkomstig zijn en uit het eigeel de kuikenledematen (*De Subtilitate Libri XXI*; 1550). Zijn beweegreden was ongetwijfeld dat het bovenlichaam spiritueel is en witachtig eiwit (dat aan melk en sperma herinnert) de natuurlijke grondstof voor bezielde organen, terwijl de voedende dooier de domme poten maakt.

In *De Conceptu et Generatione Hominis* (1554) door Jacob Ruf (Ruff, Ruof, Rueff) verschenen de eerste gedrukte afbeeldingen van embryo's. Jacob werd in de streek van Sankt Gallen geboren en deed vele jaren gynaecologisch werk als chirurg in Zürich, waar hij in 1558 stierf. Hij schreef veel bijbelse toneelspelen, was een inventieve tekenaar en een slordige naper van Aristoteles. Zijn boek dat in hetzelfde jaar in de volkstaal beschikbaar kwam (*Ein Schön und Lustig Tröstbüchli von den Empfengknussen und Geburten der Menschen*) werd snel populair. Veel vertalingen zijn bekend (de Hollandse dateert van 1591) en het samenraapsel werd de troebele bron voor talrijke afkooksels, vroedvrouwboekjes van de 16e en 17e eeuw.

De legendarische arts en grondlegger van de moderne chirurgie Ambroise Paré (1517/9–1590) raapte alles over embryologie wat hij kon vinden bij elkaar en kwam nauwelijks verder dan Ruf. Hij was een van de weinige volgelingen van Galenus die de vergissing van de oude meester slikte en daarom bleef beweren dat de lever als eerste orgaan van het embryo verschijnt.

Aristotelisch is Paré's bewering, dat het embryo geen excrementstoffen afstaat omdat het met het zuiverste, nauwkeurig op de embryonale behoeften afgestemd bloed gevoed wordt, zodat geen restanten overblijven. Aristoteles had dit voor planten geconcludeerd door vergelijking van de stofwisseling van planten en dieren. Door diens gezag gesteund, werd Paré's mededeling dat ♂ zaad zowel warm als droog zou zijn en het ♀ zaad koud

en vochtig – een herhaling van de sage uit de Oudheid – uitgangspunt voor allerlei betogen van leidende auteurs in de 17e eeuw, zoals Mundinius en Sennert.

Jean Fernel (p. 389 en XI.19) schreef een boek over de verborgen oorzaken van de levensuitingen in 1530. Het werd in 1548 gedrukt (*De Abditis Rerum Causis*). Daarin stelt hij vast dat een embryo bij het eerste begin òf al dadelijk zijn vorm heeft, òf nog niet. Indien niet, dan kan geen vermogen of aanleg van de materie de toekomstige vormen maken. Het is de door de eeuwen heen herhaalde mening dat materie op eigen kracht geen organen of organismen kan opbouwen. Ergo: elk embryobegin is gevormd, heeft vorm.

Vormen, hield Fernel zijn lezers voor, komen uit de hemel, de hemel van de Ideeën wel te verstaan, het verborgene waar de tijdloze, immateriële vormen zich bevinden (Cusanus VI.8).

Ofschoon zowel ♂ als ♀ zaad zielloos zijn, zijn zij toch gereed en in staat om ziel te herbergen. Ziel ontvangen zij te gelegener tijd uit de uterus, die een *vis insita* bezit, een de uterus eigen, bezielend vermogen (Galenus).

Nu voegen de *katamenia* zich bij het zaadmengsel en uit deze drie componenten ontstaat de *conceptus*. Het voedende bloed bewerkt vervolgens de groei tot volwassen organisme. De uterale *vis insita* draagt zorg dat het embryo op het juiste moment wordt uitgestoten.

Hersenen, hart en lever staan elk de eigen *spiritus* af en deze drie *spiritus* samen zijn verenigd de *zaad-spiritus* die in de testikels tot stand komt. Zodoende verkrijgt het ♂ zaad de vorm van de beide ouders in potentia. De *vis insita* brengt de potentiële vormen tot feitelijke aanwezigheid.

Fernels embryologie kan, dunkt mij, beter als epigenese begrepen worden dan als preformatie.

Vervolgens schreef Fernel een verhandeling over de voortplanting van de mens (*De Homine Procreatione*). Deze werd in 1567 gepubliceerd als een afdeling in Fernels *Universa Medicinæ* en in 1656 te Utrecht herdrukt. Zoals bij zoveel 16e-eeuwers treft men er veel beschouwingen in aan, maar weinig of geen nieuwe gegevens over embryologie. De verhandeling is echter historisch van belang, omdat Fernel een poging ondernam om tot de ware interpretatie van Aristoteles' *psyche*'s of *causa*'s te komen.

Hoe kan ♂ zaad *causa formalis* aanvoeren, een *causa* die van buiten af en op afstand invloed op de *katamenia* uitoefent, terwijl die zelfde *causa* tegelijkertijd immanent in de materie verblijft? Materie bezit in potentia immers het vormende vermogen? Hoe is dit te rijmen met de uterale *vis insita*?

Fernel kwam er niet uit en probeerde redeneringen naar Platonisch en Galenisch model. Het kan niet anders of vorming en vormen komen door hemelse interventie tot stand en hij wil erop vertrouwen, bekent Fernel, dat Aristoteles deze parafrase zou hebben goedgekeurd. Zijn dilemma kwam voort uit het nieuwe verbond van de zielen, zoals ik uiteenzet in XI.19.

Fernels zoeken naar vernieuwing, waarbij hij zich bovendien onttrok aan de eeuwenoude, ingeburgerde Arabische tradities, ontmoette bezwaren. Jean Riolan (senior, 'le père') wijdde een uitvoerige en onbarmhartige kritiek aan zijn denkbeelden (*Ad Librum Fernelii*...; 1578), maar Fernel kon niet antwoorden want hij was al twintig jaar dood.

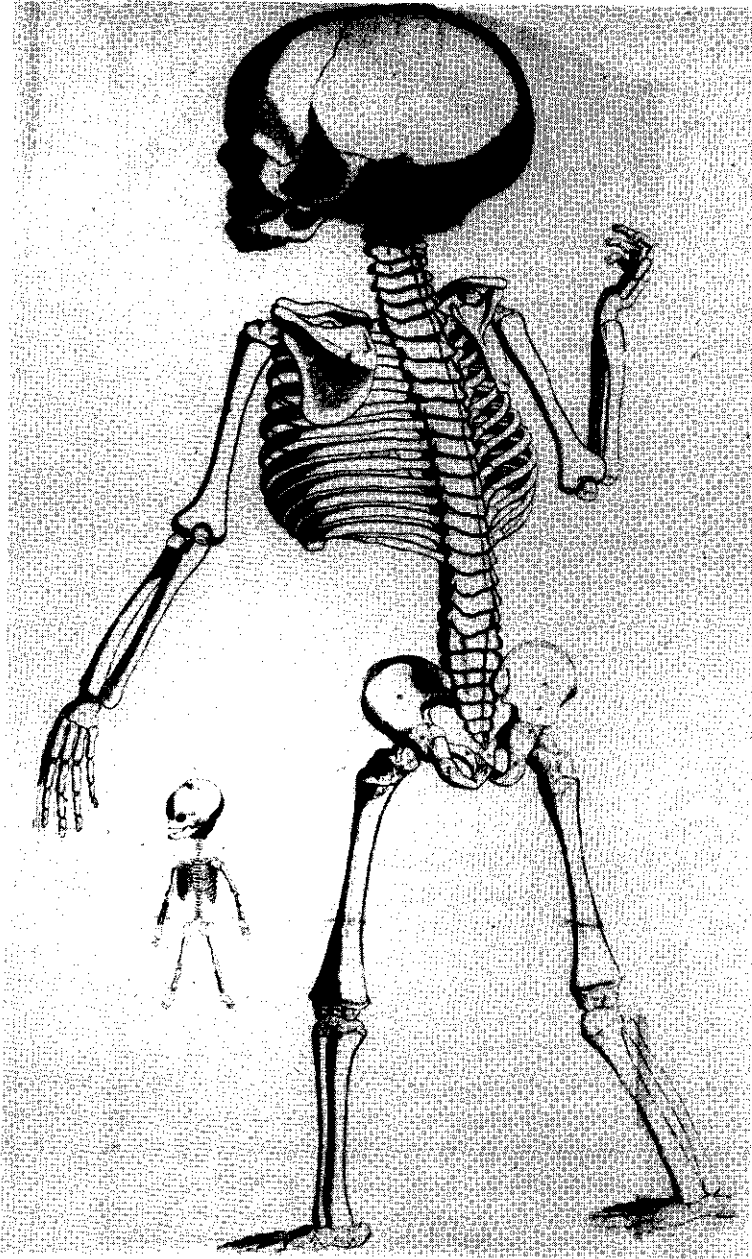


Fig. 58. Skelet van een embryo (links beneden) en een zesmaandskinderskelet in *Externarum et Internarum...* (3, 1572, figuur 2, 3) door V. Coiter. De verhouding van de afmeting van het hoofd tot de afmeting van het overige lichaam is bij kinderen en volwassenen sterk verschillend. Aristoteles had hierop gewezen. De hoofdomvang van kinderen, dwergen en veel dieren in verhouding tot de omvang van het overige lichaam stemt overeen. Coiter was de eerste die dit Aristotelische probleem illustreerde. Tijdens de Verlichting kreeg deze eigenaardigheid opnieuw aandacht (bij voorbeeld van La Mettrie) en ook daarna. Men leidde er geestes-eigenschappen uit af, terwijl bij overwegingen over evolutie deze veranderende verhouding tijdens de ontogenie (individuele groei) en fylogenie (afstamming met wijzigingen) een rol speelde. (Universiteitsbibliotheek, Leiden.)

8. Italië neemt het initiatief tot een nieuwe embryologie

De embryologie volgens Aristoteles en Galenus vermengd met Hippokratische opvattingen bleef eeuw na eeuw ongewijzigd beleden, nu en dan met een kleine fantasie verfraaid tot de jaren zestig van de 16e eeuw. Een snelle ontwikkeling begon, onder leiding van Italië. Fallopio, Vesalius' vriend en erfgenaam van zijn geestelijke nalatenschap, werkzaam in Padua, herontdekte (na Herofilos) de eileider van zoogdieren (*tuba Fallopii*) en zag de blaasjes (follikels) in de ovariën van levendbarenden die hij met eieren gelijkstelde (*Observationes Anatomicae*; 1562).

Een nieuw tijdperk in de embryologie begon in 1564 door de verschijning van Arantius' boek *De Humano Foetu Liber* (p. 256). Omdat Aranzio vaststelde dat de placenta een scheiding tussen de twee bloedvatstelsels (moederlijk en embryonaal) teweegbrengt, kan verdedigd worden dat hij embryo's een eigen lichaamsbloedbeweging heeft toegekend. Na een studie bij Arantius en Aldrovandi werd Volcher Coiter in hetzelfde jaar 1564 docent aan de universiteit van Bologna.

Ulisse Aldrovandi (p. 204, 264) had, gedreven door de 'vurigste toewijding en nieuwsgierigheid', 22 bebroede eieren in successie geopend en besloten dat Aristoteles gelijk had. Het hart en niet de lever is het eerst gevormde orgaan. Aldrovandi ontdekte de eitand (p. 264) en Needham (1934) tekende aan dat niemand zo iets de moeite waard vond, zodat in 1826 de eitand als een nieuwigheid beschreven werd door Yarrell en Rosenstadt. De *chalaza* in het eiwit is hanesperma en het kuiken ontstaat in het dooiervlies, niet in het eiwit.

Coiter ondernam opnieuw de studie van het bebroede kippeï. Hij woonde in bij Aldrovandi en zijn werk leed geen schade door het dagelijkse contact met die fanate literatuuronderzoeker die met nooit verflauwende ijver, de omvangrijkste compilaties bijeen bracht van gegevens over dieren (vogels) en over dierlijke misgeboorten ooit vertoond.

Aan de vermelde gegevens over Coiters embryologie (V.16) hoeft hier weinig te worden toegevoegd. Hij stelde vast dat na vijf dagen broeden in het kuikenembryo de hersenholten ontwikkeld zijn. In 1572-1573 beschreef hij de *ductus intestinalis* (de toevoerbus van dooier naar embryo) opnieuw, hoewel Aristoteles deze ontdekt en zijn functie goed had vermeld (*Hist. Anim.* 562 a 5 en *Gen. Anim.* 753 b 20-25). Dikwijls moest Coiter opnieuw vinden wat Aristoteles wist en wat onderzoekers en bespiegelaars daarna over het hoofd hadden gezien, zodat een glimlach geoorloofd is als men bedenkt dat Aldrovandus - de ongeëvenaarde compiler - Coiter nu juist de opdracht gaf de kuikenembryologie ter hand te nemen om de vergissingen van Aristoteles (en van Galenus) op te sporen en te verbeteren.

In het embryo van de kip zijn twee uteri en in de volwassen kip maar één, ontdekte Coiter; de rechter embryonale uterus (ovarium in dit geval) is zeer veel kleiner dan de linker. Uit onderzoek in later jaren bleek dat roofvogels dikwijls twee volgroeide ovariën bezitten.

Toch kon Coiter Aristoteles verbeteren. De eischaal ontstaat niet tijdens het leggen, zoals de Filosoof dacht, maar reeds in de eileider. Coiter schreef het hogere deel van het (linkse) ovarium de functie toe de ei-inhoud te vormen en het lagere deel de schaal. Aldrovandi was ingenomen met de verbetering van Aristoteles' fout en nam de correctie en de vondst van de ware toedracht zonder bronvermelding over in *Ornithologia* II. Hij liet de situatie door A. Ulmus afbeelden, voor het eerst in de historie.

Van meer algemeen belang was Coiters waarneming van scheurtjes in de ovariumblaas-

jes (Graafse follikels) van zoogdieren. Bij een konijn zijn die scheurtjes haarfijn en bij koeien veel groter ('zo groot als een sonde'). In navolging van Galenus geloofde Coiter dat de gescheurde blaasjes ♀ zaad bevat hadden en hij zocht naar een toegang tot de tuba Fallopii waardoor het in de uterus zou kunnen afdalen. Dat bleek vergeefs (Coiter gebruikte geen vergrootglas) en het scheen hem daarom niet mogelijk dat ♀ zaad inderdaad langs die weg beschikbaar zou kunnen komen. Hoe dan wel? Hij kon het mysterie niet oplossen.

Aristoteles' mededelingen werden door Coiter weer eens bevestigd en Fabrizio's nadere uitwerking daarvan ten aanzien van vogels scheen Coiter terecht. Fabrizio had immers uitgelegd dat bij vogels ♂ zaad op afstand embryovorming opwekt en dat de conceptus zich op een toevallige plaats in de uterus vestigt. Harvey kende en waardeerde Coiters werk. Hij kan diens bevindingen begrepen hebben als steun voor zijn opvattingen over bevruchting ('contagio', infectie, p. 274).

Door een zes maanden oud menselijk embryo kreeg Coiter de mogelijkheid het tussenkaaksbeen in aanleg in het verhemelte af te beelden (1572). Goethe verwees er naar (IX.30).

De kwaliteit van Coiter als bioloog, anatoom en embryoloog beschreef Schierbeek (1955) in een uitstekende samenvatting.

Twee publikaties besluiten de 16e-eeuwse embryologie. Allereerst een geïllustreerd verzamelingwerk dat de professor in de medicijnen te Straatsburg, Israël Spach (? 1560–1610), samenstelde (*Gynaeciorum...*; 1597) en waarin onder meer de boeken van C. Wolff (Wolphius) en C. Bauhin (X.8) zijn opgenomen, die als titel hetzelfde beginwoord hebben en die resp. in 1566 en 1586 verschenen. De tweede publikatie kwam al kort ter sprake (V.18) en is zeer veel belangrijker: Fabrizio's *De Formato Foetu* (1600, Venetië, herdruk 1604, Patavia).

Voor Fabrizio's kuikenembryologie verwijs ik nog naar A.W. Meyers boeiende overzicht (1939: 284–289). Hier noteer ik ter aanvulling dat Fabrizio de term *ovarium* bedacht ter vervanging van *testes muliebri* en dat hij Coiters functionele topografie van de uterus verwierp (Coiter wilde twee zone's, Fabrizio drie). Terwijl bij eileggers het ♂ sperma op afstand werkzaam is, is dit bij levendbarenden wel direct betrokken bij de embryovorming, enerzijds door onstoffelijke krachten en anderzijds door een materiebijdrage.

Het foetus van dieren ontstaat, volgens Fabrizio, uit sperma of uit een ei of uit rotting. Daardoor zijn sommige dieren vivipaar, andere ovipaar en nog andere die door natuurkrachten zonder ouders ontstaan 'automaten'.

De naam *chalaza* voor het hagelsnoer in het vogelei heeft Aristoteles bedacht (*chalaza* (Gr.) = hagel). Hij heeft weliswaar gezegd dat de *chalaza* in kippeëieren geen rol bij de voortplanting speelt (*Hist. Anim.* 560 a 28), maar dit niet beargumenteerd. Dat geeft mij het recht hem tegen te spreken, zei Fabrizio, en hij herhaalde wat Avicenna in de 11e eeuw had verdedigd (p. 137).

Wel bleef Aristoteles de onvergelykelijke leermeester, maar Fabrizio was geen slaafse leerling. In navolging van Galenus signaleerde Fabrizio in het bebroede ei een *facultas mutatrix* (of *alteratrix*), dat is een assimilerend vermogen en een *facultas formatrix*, dat is een vormend, profetisch begaafd vermogen, werkzaam gericht op latere functies. De eerstgenoemde kracht bedient zich van warmte, koude, droogte en vochtigheid bij de vorming van homoiomere delen (weefsels) en de tweede vormt de heteromere delen (organen).

Merk op, schreef Fabrizio, dat er twee hagelstrengen in een ei zijn en dat slechts één embryo ontstaat. Welnu, de spermatische invloed beperkt zich tot één van beide en kiest

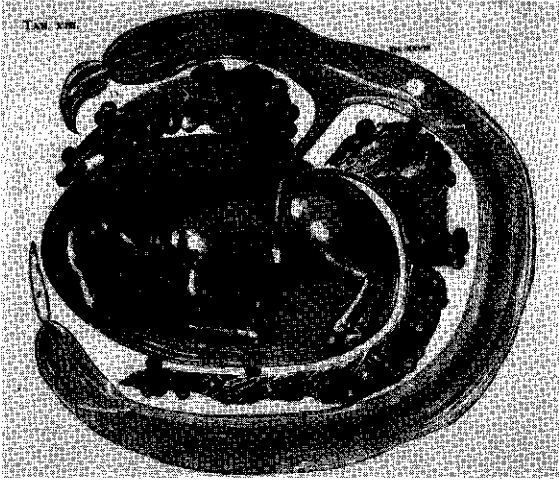


Fig. 59. *De Formato Foetu . . .*, plaat XIII, figuur XXVIII in *Opera Omnia Anatomica* door Fabrizio ab Aquapendente (1737). De tekening werd de eerste maal gepubliceerd in 1600 (V.18), en beeldt het foetus van een schaap binnen de baarmoeder af. Links en rechts een placenta, met de verbindingsvaten en de tussenliggende funiculus die baarmoederwand en foetus verbindt. Het foetus ligt door vliezen omsloten (chorion en amnion). De 'dubbele placenta' is een karakteristieke herkauwerseigenschap. De bolvormige placentaholten of placentavlokken noemde Fabrizio cotyledones omdat *kotulè* (Gr.) bekertje of napje betekent en hij deelde mee dat het foetus uit de cotyledones gevoed wordt. De term werd toegepast in de plantkunde, voor de zaadlob(ben) die de kiemplant voeden en is tegenwoordig een uitsluitend botanische vakterm geworden. (Universiteitsbibliotheek, Leiden.)

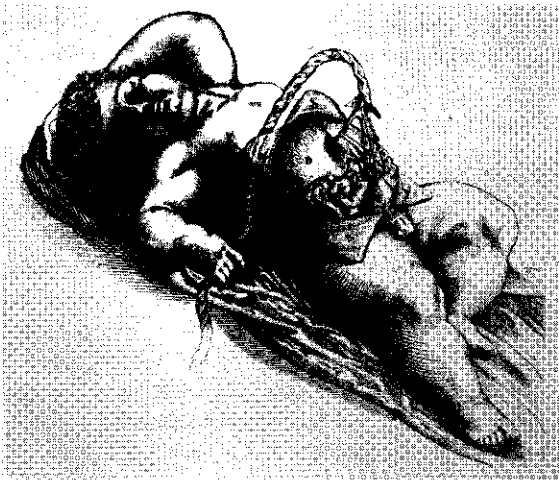


Fig. 60. *De Formato Foetu*, plaat VII in *Opera Posthuma* (1645) door Adriaen van den Spieghel (X.20). De tekening werd de eerste maal gepubliceerd in 1625 (1626?) en beeldt de verbindingen van de funiculus (navelstreng) met de inwendige organen van het foetus af (bij de mens). Van den Spieghel was een vriend van Harvey, die samen met hem in Padua bij Fabrizio studeerde. Harvey ging naar Engeland terug en Van den Spiegel werd later hoogleraar in Padua. Hij betoogde ten minste een jaar eerder dan Harvey dat het harttussenschot niet poreus is (en dacht dat Vesalius dat eertijds al gezegd had; p. 277).

Zoals Vesalius een landschap rondom zijn skeletafbeeldingen liet tekenen, zo liet Van den Spieghel de navelstreng en buikorganen encadreren door een dik jongetje dat de navelstreng vasthoudt, even sierlijk als een van de skeletten in Vesalius' meesterwerk dat dezelfde titel had als Van den Spieghels verzamelwerk (*De Fabrica*).

gewoonlijk de streng die van nature de meest verkieselijke is: die aan het stompe ei-eind. Vervolgens staat vast dat de functie van de *chalaza*'s is, de dooier op zijn plaats te houden, en daartoe zijn zij bevestigd aan het dooiervlies en aan het schaalvlies. Dit is geen wezenlijk bezwaar, want hierdoor is als het embryo groeit een verbinding met de dooier-voedselvoorraad verzekerd. Ten derde is de hoeveelheid materie van de *chalaza* ontoereikend voor de vorming van een embryo. Ongetwijfeld, maar let op de zaadjes van planten en zie tot welk een omvang die opgroeien. Deze drie eigenschappen karakteriseren de *chalaza* in het rustende, niet-bebroede ei.

Niettemin: de materie van de *chalaza* is duidelijk een andere dan de overige ei-inhoud. Zijn vorm ook. In de regel zijn er drie, op hagelstenen gelijkende opzwellingen. Bekijk een embryo in een drie tot vier dagen bebroede ei. We zien een verdikte opzwellingskop, bijna doorschijnend, met zwarte ringvlekken (ogen) en een witte stip er binnen in. De ruggegraat laat zich al onderscheiden. Even later verschijnen daaraan nog twee duidelijke, donkerder knobbels, die borst en buik zullen worden. Zo beginnen hersenen, hart en lever ook: drie knobbels. Dit model komt het kralensnoer-model van de *chalaza* treffend nabij. In een kuikenembryo zijn soms *chalaza*-resten te zien: ongetwijfeld ontstaan daar vleugels en poten uit. Zodat eigenlijk vijf knobbels vereist zijn en inderdaad heeft Fabrizio dikwijls vijf knobbels in de *chalaza* van een vers ei aangetroffen. Bedenk bovendien, besluit hij, dat vierknobbelige *chalaza*'s niet voorkomen.

Fabrizio's onderzoek van kippe-, kalkoen-, duive-, tortel- en musse-eieren wees uit dat alle vogeleieren *chalaza*'s bevatten, maar in 'miere-eieren' kon hij geen *chalaza* vinden. Ze zijn te klein, legde hij uit, maar mochten hagelsnoeren daar inderdaad ontbreken, dan is er zeker een of andere gelijkwaardige voorziening met knobbeltjes aanwezig.

Het kuiken vormt zich in het brede (stompe) ei-einde, niet in het spitse zoals Aristoteles dacht, dat is een hoge uitzondering.

Albertus Magnus had (na de Arabieren, p. 137) al besloten dat het stompe ei-einde de juiste plek moet zijn voor de embryo-ontwikkeling, want hoe ronder en boller, hoe volmaakter (cirkel en bol zijn de meest volmaakte wiskundige figuren, had Platoon geleerd). Een bezielde wezen zal zich van nature daar vormen waar de situatie het meest volmaakt is. Fabrizio stelde nu met voldoening vast dat de embryovormende *chalaza* (met zijn bolvormige knobbeltjes) juist onder de luchtkamer in het brede ei-einde ligt en dat de nabije lucht (*pneuma*-drager) het groeiende embryo zeker ten goede komt.

Het geraamte ontstaat het eerst, want huizebouw vergt ook als eerste maatregel een stuttenconstructie. Aan Fabrizio dankt de biologie het eerste vergelijkende embryologische onderzoek bij zoogdieren, reptielen en kraakbeenvissen. Prachtige tekeningen, die keurig laten zien waar en hoezeer hij zich vergiste in zijn begeleidende teksten, bleven in Venetië bewaard (Bibliotheca Marciana).

Voorboden van de zoveel latere weefselleer en van de biochemie zijn Fabrizio's uitvoerige beschouwingen over de bouw en aard van de kuikenlichaamsdelen, die hij zowel morfologisch onderzocht als chemisch op de proef stelde. Merk op, schreef hij, hoe tijdens het koken van een ei eerst het wit en pas daarna het geel, na meer warmtetoevoer, stolt. Twee vloeistoffen die door dezelfde oorzaak stollen moeten ook van dezelfde aard zijn. Verder kon hij niet komen, maar hij heeft kennelijk gezocht naar een experimentele benadering van de embryologie.

Omstreeks 1600 was de vogelontwikkeling binnen het ei in de loop van de geschiedenis op alle denkbare manieren uitgelegd. De Hippocratici lieten het embryo uit de dooier ontstaan en het eiwit verschaftte voedsel. De Aristotelianen constateerden dat het kuiken ge-

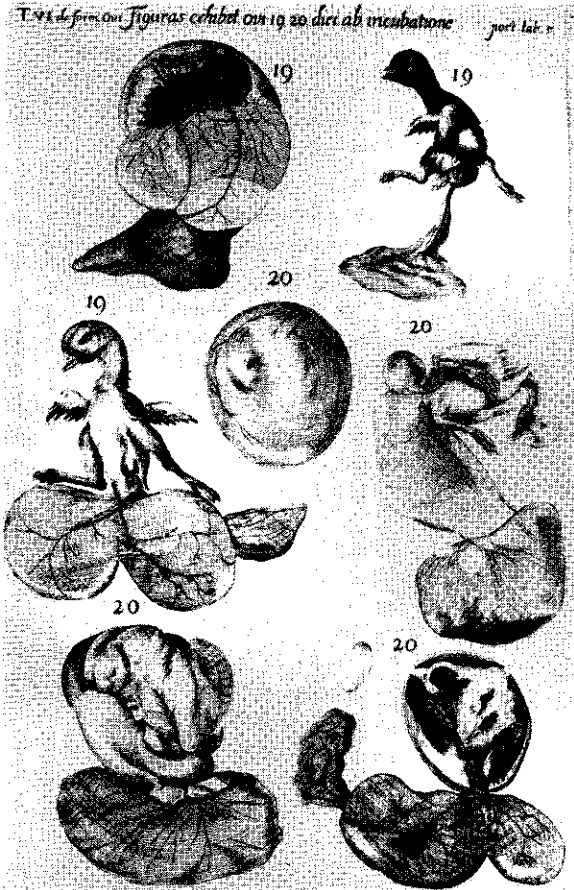


Fig. 61. Plaat VI uit *De Formatione Ovi...* (1621) door Fabrizio ab Aquapendente. Fabrizio beeldde de kuikenontwikkeling af binnen het ei tot en met de 24e dag van het broeden. Hier de 19 en 20e dag, de ei-inhoud in detail en onder verschillende hoeken gezien. (Universiteitsbibliotheek, Leiden.)

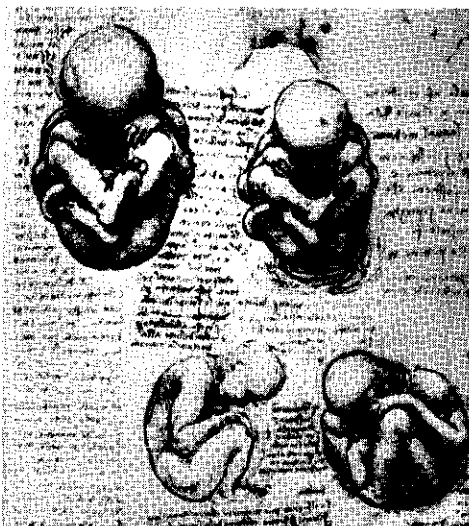


Fig. 62. Leonardo da Vinci's wereldbekende en -beroemde tekeningen van mensenembryonen (daterend vr 1500). Hij tekende de embryonen en voorzag ze van een herkauwersplacenta (p. 257, 362). Vesalius liet op gelijke trant een zevende oogspier tekenen aan het menselijk oog (p. 241), terwijl de mens er maar zes heeft (en herkauwers zeven).

deeltelijk uit de dooier en gedeeltelijk uit het wit ontstond. Fabrizio hield staande dat een van de hagelsnoeren de oorsprong was terwijl eiwit en eigeel het nodige voedsel vertegenwoordigden.

Fabrizio bevorderde de vergelijkende embryologie door zijn onderzoek van vissen, reptielen (adder), vogels, en allerlei zoogdieren (hond, kat, muis, mens, konijn, cavia, schaap, varken, paard, koe, geit, hert) aanmerkelijk. Hij vond bij insecten een 'dubbele generatie', van ei naar larve (zijderups), van larve naar ei (= cocon). Harvey zou later deze waarneming benutten bij zijn onderscheiding van metamorfose en epigenese.

Italië's voorbeeld inspireerde Midden- en Noord-Europa. De Parijse medici waren in de 16e en 17e eeuw machthebbers, hooggeplaatste notabelen, volstrekt overtuigd van eigen schrandere weten – daar was onvoldoende reden voor – en even ferm gelovig als het Galenus betrof – daar was nog minder reden voor. De hautaine afwijzing van het werk van geleerden buiten het eigen erf was arrogant en wakte spot en ergernis. Men leze er Rabelais op na, alumnus van Montpellier, die nooit moe werd de Parijse medico's over de hekel te halen. De Parijse bijdrage aan de embryologie was in de 16e en 17e eeuw nauwelijks iets anders of meer dan subtiele vertogen over de ziel en de ondoorgrondelijke vermogens van ♂ en ♀ zaadvloeistoffen. Nieuwe feiten kwamen nauwelijks aan de orde; heroverweging van gedachten uit het verleden was voor de Parijse biologie de voornaamste bezigheid.

Door het gehacketak ontstond een literatuur die een potpourri werd van antieke begrippen over embryonale ontwikkeling, het ene vertoog meer Galenisch, het andere meer Aristotelisch en allengs bleek dat indien de oude standpunten consequent doorgedacht werden, zij niet tot bevredigende antwoorden op de vragen van de tijd voerden. Een amusant en vlot geschreven overzicht gaf Roger (1971: 53–81). Ik beperk mij tot enige notities.

Bij het aanbreken van de 17e eeuw gloeiden de biologisch geïnteresseerde medici overduidelijk van belangstelling en redeneerlust. Zij konden weinig meer uitrichten dan hun voorgangers, omdat de onontbeerlijke technische hulpmiddelen ontbraken. 'Geen onderwerp in de Anatomie heeft de gedachten van de doctors meer gepijnigd en op de proef gesteld dan ons lichaam in opbouw, een opbouw die zich veel gemakkelijker door woorden verklaren laat dan door feiten aan het licht laat brengen' (Jean Riolan junior; 1608).

Roger (1971: 49) verschaftte mij dit citaat en voegde de volgende pakkende schets van de situatie in de eerste helft van de 17e eeuw toe.

'Overall heerste een vurige pennestrijd. De titels wapperen als banieren. Ten gevolge van een bescheiden *Conjectura* (Gissing) ontvlamt een bijtende *Disputatio* (Debat), een *Apologia* (Pleidooi) of een hartstochtelijke *Defensio* (Weerwoord), of meedogenloze *Animadversiones* (Opmerkingen), een verontwaardigd *Responsum* (Antwoord), en wellicht een zegevierende *Perturbatio Calumniatoris* (Ontreddering van de Lasteraar).'

Jean Riolan senior, hoogleraar in de medicijnen en deken van de faculteit in Parijs, verzekerde nog weer eens (1578) dat sperma een afscheiding van het bloed is, een bloedschuim (*spuma sanguinis*). Niet zo maar van elk bloed. Het bloed neemt uit alle lichaamsgedeelten spermacomponenten mee. Slechts bloed dat de spermatische bloedvaten passeert (bij de oren zijn die bloedvaten gemakkelijk waarneembaar) en ten slotte de testes bereikt bevat sperma. Het staat daar sperma af tengevolge van een ter plaatse aanwezige spermavormende kracht. Dit was de visie van Galenus en dit bleef in de 16e en 17e eeuw onder Galenisten (en veel Aristotelianen) de juiste kijk op zaken.

Het sperma is, vernemen Riolans lezers, een bezielde vloeistof, drager van verborgen

krachten, van warmte zowel als van 'esprit' (geest). Kortom, een sterrewarmte is sperma aangeboren (*calidum innatum*). Denk aan de zonnewarmte, legde Riolan senior nader uit, die op aarde zulke verbazingwekkende dingen tot stand brengt. Zon is, welbeschouwd, de oorzaak die een rund in staat stelt met behulp van sperma een nieuw rund te maken. De uitspraak herinnert aan William van Conches (III.16), en zelfs na de Renaissance was deze conclusie niet zonder risico ook al werd bij Riolans agrarische aanmaak de mens niet ter sprake gebracht.

De zon en de koe verschenen bij Riolan om historische redenen ten tonele. Van Aristoteles stamde – dachten de Middeleeuwen – de uitspraak *homo generat hominem atque sol: de mens brengt de mens voort, de zon ook*. Avicenna had de stelling in de 11e eeuw gepopulariseerd en daarmee tevens de zon meer macht toegekend. Voor Avicenna (en de alchemisten) was de tussenkomst van de mens (of eventueel een rund) voor voortzetting van de soort niet volstrekt vereist. Zouden alle mensen te gronde gaan, zei hij, dan zal de zon uit slijk een nieuwe mens maken. Riolan toomde die zonverheffing vijfhonderd jaar later in: een rund als tussenstadium is vereist en dat betreft nog slechts vee. Een rund is materie, bezielde materie, dat toch wel, maar geen christelijk bezielde materie. De voortplantingsbiologie van dieren is bij Riolan een mechanistisch, materialistisch, door de zon gaande gehouden proces.

Het verdient aandacht (en een diepgaande specialistische studie) hoe warmte (vuur) sedert de vroegste ontwikkeling van de biologie (Empedokles, Herakleitos) een hoofdrol speelde bij het zoeken naar inzicht in levensuitingen, zoals levenswarmte, als een vuurachtig beginsel of element, als zonnewarmte. Leven en levenswarmte waren weliswaar verwant, maar, zo meenden de geleerden van voor de Renaissance, van elkaar verschillend, al dadelijk omdat levenswarmte met ziel samengaat. Een historisch onderzoek van 'warmte' als begrip in het biologisch denken zou wellicht aantonen dat na de Renaissance na Copernicus (1543), Galilei (1632) en Descartes (1648–1649) de biologische (kosmische) warmte van aard en oorsprong verandert. De zichtbare zon werd meer en meer het centrum voor levensenergie door de warmte die hij, onmiskenbaar direct, verschaft.

In het 16e- en 17e-eeuwse organisme was leven als een vlammetje aanwezig en warmte bepaalde, zoals sedert de vroege Oudheid, de sekse van het embryo.

Fysische warmte was voor Riolan en tijdgenoten het antwoord op vele vragen. Riolan senior begreep waarom de ♀ testes (*testes muliebri* = ovaria) binnen de romp gelegen zijn en de (geheel vergelijkbare) ♂ testes buiten de romp. De noodzakelijke afkoeling vereist dit plaatsverschil, want mannen zijn veel warmer dan vrouwen en hebben dus koeling nodig. Men mag met Riolan concluderen dat de plaatsing het enige verschil tussen de spermaproducerende organen van de twee seksen is. Wel verbaasde het Riolan dat Aristoteles dit niet begrepen had. Ik wil hem er alsnog op wijzen dat de *testes muliebri* lang na Aristoteles' dood in Alexandrië ontdekt werden en hij dus nimmer de mogelijkheid had Riolans inzicht te verwerven.

In 1618 werd Jean Riolan junior hoogleraar en deken van de medische faculteit in Parijs (p. 370). Hij evenaarde zijn vader in alle opzichten en overtrof hem in sommige. Hij beoordeelde in 1651 de medische opleidingen en ontdekte niets in Duitsland en Italië dat ook maar enige waardering verdiende en in Frankrijk was het, met uitzondering van Parijs, al bijna even ellendig gesteld. Jean junior had zich wat Italië aangaat zeker wat milder kunnen uitlaten. Engeland en de Lage Landen keurde hij geen woord waard. Volcher Coiter ook niet van wie hij vijf hoofdstukken skeletembryologie woordgetrouw overschreef.

Aan nieuwlichterij geen behoefte. Galenus was meer dan goed genoeg. Riolans reactie

op Harveys ontdekking van de grote bloedsomloop (p. 370–371) is hier een sprekend voorbeeld van. Toch schreef Riolan een *Schola Anatomica* (1608) die wegens zijn kwaliteit goed ontvangen werd en die een afdeling gewijd aan embryologie bevatte (*Foetus Humanae Historia*).

De conceptus is, in ruimere zin, gelijk aan een vogelei. Riolan vergeleek het zoogdierembryo met de vogelei-inhoud en de uterus met de eischaal. Het mengsel van ♂ en ♀ zaad produceert in het ei het eigeel en het eiwit; de *chalaza* is de kiem, de 'portion le plus noble'. Het zaadmengsel van zoogdieren en van vogels is vol 'vertus', vol krachtige deugdelijkheden (afkomstig van beiderlei kunne) en begint dadelijk een embryo te vormen.

Riolan onderwees zijn studenten en hanteerde het ontleedmes zelf naar voorbeeld van William van Saliceto, Mundinus en Vesalius. Als alle tekenen niet bedriegen was hij een uitstekende leermeester. Voor het eerst in de geschiedenis maakte hij een goed verslag van een extra-uterale zwangerschap (embryo in de tuba Fallopii), al liet de embryologie van zijn tijd nog niet toe dat hij begreep wat hij zag. Het pleit voor hem dat hij – in tegenstelling tot zeer veel van zijn ambtsbroeders – de vergrootglazen die hij bemachtigen kon bij zijn embryologische waarnemingen gebruikte, ook al hielp het hem nauwelijks aan betere informatie.

Terwijl Aristoteles in de eerste helft van de 17e eeuw voortdurend meer aan gezag verloor, al behield hij toch invloed, kon Galenus op geduchte voorvechters rekenen (Parijs, Italië en de Lage Landen). In de biologie was het neo-Platonisme, door de alchemie tijdelijk met mechano-materialisme verzoend, krachtig in opkomst. Van Helmont (VI.12), die zich in Vilvorde aan de fysiologie en chemie van de levensverschijnselen wijdde, is een goed voorbeeld. Hij had bij Thomas Feyens ('Fienus'; 1567–1637), hoogleraar te Leuven, ongetwijfeld stof tot overdenken opgedaan. Hier is het genoeg enige aantekeningen over Feyens' (en Van Helmonts) meningen over embryologie te geven.

Een studie van de literatuur bracht Marsilio Ficino (1433–1499) onder Feyens' aandacht en hij voegde zich bij de neo-Platonisten. Deze interpreteerden de natuur en de kosmos volgens opvattingen die zich met uitspraken van Paracelsus en met een magische natuurbeschouwing goed verdragen. Tén slotte vond Feyens bij Platoon en de *Timaios* de weg die hem naar antwoord op zijn vragen kon leiden.

Wie of wat veroorzaakt en bestuurt de embryonale ontwikkeling? Zou het warmte kunnen zijn? Onmogelijk, dat is te simpel en het overschat het vermogen van een temperatuurstijging. Om zo'n ingewikkeld, fijn bewerktuigd en doelmatig functionerend geheel te kunnen vormen, is ingrijpen op hoger niveau vereist.

Het nieuwe mechano-materialistische denken droeg ertoe bij – mag men geloven – dat Feyens toch niet God, of *Noes*, of een Wereldziel (*anima mundi*) zo maar wilde aanvaarden als vormende maker van levende organismen. Hij redeneerde als volgt.

De *Timaios* leert dat de ziel het hele lichaam bewoont. Dat lichaam moet passend van bouw zijn, doelmatig georganiseerd. Het gaat niet aan te onderstellen, dat als de ziel van buiten af ingeblazen wordt en het lichaam gaat bewonen, het geheel en al tevoren voltooid en gereed zou zijn. Ziel moet ter wille van een harmonisch verblijf bij de opbouw van zijn huisvesting betrokken zijn, als *causa efficiens*, om de natuurlijke en passende perfectie te kunnen bereiken.

Het embryo vormt zich in de uterus en vanouds zijn alle biologen het eens dat de *causa* die het doet ontstaan, sperma is, *semen*. Dat sperma moet dan over de daartoe vereiste krachten beschikken. Zo ontdekte Feyens de *anima seminis*, de zaadziel, die embryonale groei opwekt en regelt, althans in het eerste begin.

Bovendien doet sperma de *katamenia* stollen. Dat gegeven stamde uit de Oudheid, uit de beste bronnen, en Feyens verklaarde zich akkoord. Drie dagen na copulatie is een vormloze, ongestructureerde kluit ontstaan. Gedragen door het sperma kwam de rationele ziel de uterus binnen en nu is het moment gekomen waarop die ziel de kluit binnengaat om vervolgens de embryonale vorming te regelen. Te Antwerpen verscheen in 1620 *De Formatrice Foetus*, een boek dat aantoonde, naar Feyens op de titelpagina liet vermelden, dat de *anima rationalis* op de derde dag het embryo binnengaat. Als we Feyens mogen geloven is sperma allereerst de stoller en daarbij de drager van de rationele ziel die als *causa formalis* en *causa finalis* de embryonale groei regeert. Het betoog karakteriseert de embryologie van de 17e eeuw – eerste helft – dat wil zeggen: een naar de smaak van de auteur gerangschikte assemblage van overoude meningen, met christelijke kleuren overgoten en met technische bijzonderheden gemechaniseerd.

Een dubbelnatuur van het ♂ zaad was een tweeduizend jaar oud model; met onregelmatige tussenpozen verschijnt het sedert Hipponax van Efeze in de literatuur. Zo had bij voorbeeld Riolan senior weer herhaald dat sperma uit dikke (*visceux*) en dunne (*liquide*) vloeistof bestond en aan beide componenten verschillende krachten toegeschreven. In Venetië werkte Emilio Parisano (1567–1643) deze feitelijk juiste waarneming fraai uit tot een rijk geborduurde fantasie in een statige foliant (*Nobilium Exercitationum de Subtilitate*; 1623; boek 4, 5 en 6 over embryologie).

Parisano kon Hippokrates' mededeling, dat sperma overall in het lichaam ontstaat, bevestigen en wilde het ♂ sperma *semen organicum* noemen. Het wordt door alle lichaamsdelen afgescheiden, al dadelijk bezield met vormend vermogen. Afgedaald naar de testes voegen deze dun vloeibaar, niet bezield, voedend sperma toe. Als vervolgens, zoals Hippokrates en Galenus het geleerd hebben, het ♂ en het ♀ zaad zich vermengen, dan zal dit mengsel dat van wederzijdse ouders en van alle lichaamsdelen afkomstig is door zijn bezieling het beeld van de voortbrenger vasthouden.

Geholpen door moderne technieken kon Parisano zelfs de beeltenis van de ouderlijke organen al in het ♂ zaad waarnemen. En al was dit 'schetsmatig en met dunne lijntjes' (dat wilde hij wel erkennen), toch mag hij daarom aanspraak maken een der grondleggers van de preformatieeler geweest te zijn (IX.12).

Hiermee is de trouw die ouderdieren vertonen voor hun jongen verklaard, want zij herkennen zichzelf. Terecht heeft Demokritos bekend gemaakt dat de sekse van de nakomeling bepaald wordt door de zaadgift van de ouders: het geslacht dat het meeste bijdraagt geeft de doorslag.

Als sperma bezield wordt afgescheiden, leeft het dus al in het lichaam van de voortbrenger. Voor die conclusie vond Parisano steun bij de planten, want een plantezaad leeft immers al voor het in de bodem zal gaan groeien. Ik zie ervan af Parisano's stellingen, die veel invloed hebben uitgeoefend, te vervolgen.

De oorsprong van Parisano's hatelijke kritiek op Harvey en diens beschrijving van de hartfunctie en de grote bloedsomloop (p. 276, 371), schuilt in Parisano's embryologische mededelingen. Hij had beweerd dat van mensen zowel het hart als de longen in embryonale staat bewegingloos zijn, maar dat het embryonale kuikenhart al klopt alvorens bloed gevormd wordt (dit laatste is juist, een nieuwigheid). Ook vormt de milt, zei Parisano, zich eerder dan het hart.

Wat Parisano, die een redelijk goede onderzoeker was, tot zulke vreemde beweringen verleid heeft, weet ik niet; misschien religieuze motieven. Zij droegen in elk geval bij tot

de botsing met Harvey. Harveys leer van de epigenese stelde later Aristoteles in het gelijk en stootte Parisano's hele gedachtenconstructie om.

Zes jaar na Adriaen van den Spieghels dood (V.20) verschenen nog gegevens over zijn embryologisch onderzoek (*De Formato Foetu*: 1631), wat commentaar bij enige goede afbeeldingen die indertijd voor zijn voorganger Casserio (p. 269) waren gemaakt. Spigelius had in de navelstreng geen zenuw aangetroffen en dat betekent isolement van het embryo en het moederlijk lichaam. Bijna twee eeuwen later, pas in 1824, verklaarde John Hunters zwager, Everard Home (1756–1832; p. 648), dat de navelstreng wel degelijk een zenuw bevat. Deze zal, samen met de zenuwen in de placenta die hij vond, indrukken die de moeder opdeed tijdens de zwangerschap naar het embryo transporteren, en hiermee is ook verklaard hoe pokkenbesmetting van de moeder op het ongeboren kind kan overgaan (*Philosoph. Transact.*; 1825). Home's verklaring sluit aan bij Jakobs geiten, die gevlekte boomtakken zagen (p. 607).

In Engeland publiceerde admiraal Sir Kenelm Digby (1603–1665), hoveling, alchemist en filosoof twee verhandelingen (*Two Treatises*; 1644); die hem een plaats in de ontwikkelingsgeschiedenis van de embryologie verschaffen. Hij had goede persoonlijke relaties met Descartes, maar aarzelde niet, indien zijn conclusies verschilden met die van de Franse wijsgeer, dit duidelijk kenbaar te maken. Digby is een van de neo-Platonische vertegenwoordigers van het zgn. spiritualisme. Digbys en Severino's biologie (p. 277) behoren vergelijkend onderzocht te worden.

Digby bestudeerde de aard (nature) van het lichaam en de aard (nature) van de ziel (p. 1169). Hij steunde de mening dat sperma uit alle lichaamsdelen afkomstig is en werd daarmee in Engeland de schakel tussen Hippokrates' leer en Darwins gemmulae-theorie, die ruim twee eeuwen na Digbys *Treatises* verscheen (VIII.24). De veronderstelde aard en herkomst van sperma had Digby bevestigd gezien door een kater met afgesneden staart, die voor de helft jongen met staart en voor de helft jongen zonder staart verwekte. Het ♀ zaad kon dus bij de staartloze jongen het staarttekort niet aanvullen.

Op een van zijn reizen zag Digby een vrouw met twee duimen aan de linkerhand. Bij navraag vernam hij dat haar moeder en haar grootmoeder ook twee duimen aan de linkerhand hadden, haar dochter en kleindochter ook, maar haar zonen bezaten de twee gebruikelijke duimen.

Hoe komen nu zulke kenmerken, gebruikelijke of ongebruikelijke eigenschappen, op de goede plaats in het zaad terecht? Welnu, het zaad vormt zich door uitwendige invloeden, door van buiten komende warmte. Na de rondgang van het voedende bloed door het gehele lichaam wordt het, als een overtolligheid, afgezonderd. Het dier is wel gevormd, maar toch in aanleg in het zaad aanwezig. Sperma vertoont – het is niet homogeen – de vastere en meer vloeibare delen van het lichaam en de vorm kondigt zich al aan door twee 'virtues', dat zijn verschillen in viscositeit van de zaadvloeistof, dichtheid en ijlheid. Omdat alle lichaamsdelen bijdragen zullen eventueel twee duimen worden overgebracht (VIII.9).

Occulte krachten, *dynameis* of andere kwaliteiten die materie werden toegeschreven, wilde Digby niet aanvaarden. Uitwendige factoren die inwerken op de grondstof veroorzaken beweging en daardoor de vorming van de levende organismen, met behulp van de genoemde 'specific virtues', bijzondere fysische toestanden en voornamelijk warmte.

Hij kon zich op de planten beroepen om zijn standpunt toe te lichten. Een plant groeit door uitwendige invloeden, warmte en vocht. Dan zal dierenzaad, aan warmte en vochtig-

heid blootgesteld, volgens dezelfde wetten groeien en vorm aannemen.

Een tekst (die Needham citeerde) laat Digbys redeneertrant, die zo recht als een scheepsmast is, zien.

‘Neem een boon, of een ander zaad, duw hem in de aarde, sprenkel water. Kan het anders of de boon moet opzwellen? Als de boon opzwellt, kan het anders of de zaadhuid moet scheuren? Als de huid gescheurd is, kan het anders of [als gevolg van de warmte die de boon bevat] de boon moet aangroeien en zich zo gedragen dat we van kieming mogen spreken? Kan het anders of de kiemen moeten de aarde doorboren als dunne stengeltjes, zodat zij in staat zijn hun levensweg te volgen? . . .’

De kuikenontwikkeling die Harvey tot Digbys voldoening beschreef, wijst uit dat niets dan fysische warmte een ei tot het vormen van een dier brengt. De specifieke virtue helpt de ontwikkeling van het vogelembryo op gang, vestigt zich in het hart en is van nature zo iets als vuur. Het nageslacht lijkt op de ouders omdat het bloed *spiritus animalis* uit alle lichaamsdelen van de voortbrengers heeft meegevoerd en overdroeg aan het zaad. Digbys steun aan epigenese blijkt uit zijn bericht dat met gerustheid ondersteld mag worden dat alle embryonale groei uit een homogene grondstof voortkomt, dank zij uitwendige factoren die volgens natuurwetten te werk gaan. Men kent die homogene grondstof weliswaar niet, maar hij wordt in heterogene materie omgezet. Hier werken weer factoren op in, zodat een aantal volgende fasen in de omzettingen leidt tot het ontstaan van een levend organisme. Digbys gezonde afkeer van occulte krachten komt nog nader aan het licht in het volgende:

‘Onnodig een vormende kracht of een *Vis formatrix* te vermoeden . . .’ En wat verder: ‘Maar in uiteenzettingen, gemakshalve en ter wille van korthed, zullen wij die term niet alle omgang met ons geheel weigeren als tenminste welbegrepen blijft wat wij bedoelen. Het is de polyvalente keten van alle oorzaken (complex assemblément or chain of all the causes) die samenwerken om dit resultaat te bereiken wanneer zij met dat doel [een levend wezen te vormen] aan het werk gezet worden door de grote Architect en Bestuurder die de Natuur zijn Wil laat uitvoeren.’

Als het uitgangsmateriaal geschikt en voldoende is, zijn warmte en koude in staat planten en dieren te vormen. Digby verklaarde dat hij door maatregelen van chemische aard (welke zei hij niet) levende krabben kon maken ‘out of their own salts’ en bedoelde vermoedelijk: ‘na ze te hebben fijngewreven’. Bijzonderheden over zijn werkwijze en resultaten gaf Digby niet en ik denk dat hij de waarheid sprak. In een hoeveelheid fijngewreven krabben kunnen kiemkrachtige eieren aanwezig zijn.

Ingenomen met Digbys denkpatroon oordeelde Needham dat hij een van de twee meest ondergewaardeerde 17e-eeuwse Engelsen was. Zo scherp zou ik de 17e-eeuwse Engelsen niet willen veroordelen; in elk geval was Digby een treffend voorbeeld van het deterministische denken, dat in zijn tijd onder medici en biologen steeds meer ingang vond en dat Leibniz zou opbouwen tot een grootse biofilosofie (VII.1). De visie op voortplantingsverschijnselen en embryologie die Parisano, Feyens, Digby, Highmore en anderen in die periode kenmerkt, toont aan hoe snel fysisch-chemisch-mechanistische methoden en veronderstellingen in de eerste helft van de 17e eeuw aan invloed wonden. Echter niet als uitsluitend materialistische interpretaties van de levensprocessen. Dit bleef aan de rechtzinnige volgelingen van Francis Bacon (p. 279–280) en René Descartes (p. 282–282) voorbehouden.

Bacon wenste zich niet met doelgerichte *causa*'s in te laten, want een afdoende bewijs voor hetzij de aan- hetzij de afwezigheid van *causa finalis* is er niet en komt er niet. Indien

een *causa finalis* 'leven' regeert, dan zou aandacht daarvoor vruchtbaar onderzoek verhinderen. Gilson (1971: 43–44) gaf Bacon op dit punt gelijk. Ik maak hen beide opmerkelijk op het onweersprekelijke feit dat de vader van de *causa finalis*, Aristoteles, een veelvoud van biologische ontdekkingen deed vergeleken met wat alle biofilosofen samen vóór hem opspoorden. Voorts dat nog in de 2e eeuw n. Chr. Galenus, in aansluiting op Aristoteles' biologie een systeem voor de levensuitingen ontwierp dat duizend jaar stand hield naast de reeks van zijn grote biologische vondsten. Het onderzoek dat na Galenus tot de Renaissance vrijwel stagneerde, werd niet door een *causa finalis* belemmerd, maar door *causae sociales*, door de maatschappelijke ontwrichting en de religies die in dat tijdperk het Westen beheersten. De oppermachtige godsdiensten, de christelijke en de islamitische, waren beide zo niet afkerig van dan toch wantrouwig tegen de levende natuur. Toen de islam uit het Westen werd teruggedrongen – de islam legde zijn minachting en tegenzin ten aanzien van biologie nooit af – en de christelijke praktijk zich tijdens de Renaissance schikken moest in de herleving van de Oudheid, herbegon de biologie. Deze werd niet aantoonbaar geremd door de *causa finalis*, die gekerstend en in velerlei gedaante, naar de mode van de tijd gekleed, aanwezig bleef.

Descartes wees, hoe dan ook, elke vorm van *causa finalis* af. Mensen hebben niet alleen geen profijt van een *causa finalis*, maar indien er al zoiets als een *causa finalis* zou zijn, voert een studie daarvan op onbegaanbaar terrein, in een doolhof. De beoefening van de biologie behoort materieel profijt op te leveren. Met stelligheid kon Descartes verzekeren dat God zich niet met een *causa finalis* had ingelaten.

De werkwijze (Méthode) die Descartes de biologie voorschreef werd overal met grote instemming ontvangen en nergens nageleefd. Zeker niet in de 17e eeuw, die een eeuw van christen-biologen bleef. De natuuronderzoekers herkenden en erkenden Gods bemoeienis met de levende natuur. In dat licht lazen zij over de werkelijkheid der levende dingen in de geschriften van Galenus die zij soms van Platonische en soms van Aristotelische accenten voorzagen. Pas in de loop van de 18e eeuw leidde het Cartesianisme tot een militant materialisme, dat zich overigens met de religieuze gevoelens van de meeste biologen nog altijd zeer wel bleek te verdragen.

De leer van de materie en de wervelende materiedeeltjes die volgens Descartes (en Epikoeros) al bewegend organismen vormen, betekent dat de klassieke *causa materialis* met de *causa efficiens* verenigd werd. Tevens verrichtten toevallige molecuulbotsingen wat vroeger aan een *causa finalis* werd toegeschreven. Materiedeeltjes bewegen door een *vis motrix*, een bewegende kracht, een natuurdrift, met het gevolg dat organen en organismen ontstaan. Een *causa finalis* is schijn, beter nog een *causa finalis* is onzin, betoogden Baconisten en Cartesianen. Christen-biologen die naar Cartesiaanse snit onderzochten en overdachten, zwoeren 'occulte krachten' af en accepteerden richtende krachten, die aan Newtons zwaartekracht herinnerden. Zij vervingen 'occult' door 'berekenbaar', want wat als oorzaken door warmteïnvloeden, viscositeitswisselingen, vochtbewegingen of oplosbaarheid voorviel, liet zich kwantificeren of wel technisch controleren. In feite bleek hun fysisch-mechanistische aanpak van levensverschijnselen, aldus herzien, vruchtbaar en overigens niet strijdig met de aloude *causa*'s, ja zelfs kon de *causa finalis* voor wie dat wenste – en dat waren niet weinigen – Voorzienigheid of Goddelijke Wijsheid heten. Meetbaarheid werd, na de successen bij het onderzoek van dode materie in de 16e eeuw, een voorwaarde voor biologisch onderzoek in de 17e.

Toch zou de slotsom, dat Digby en zijn medestanders occult door meetbaar vervingen, en zich overigens getroost met onderwerpen bezig hielden waarvan zij de inhoud evenmin

konden peilen als ten tijde van de traditionele *causa's* mogelijk was, een onderschatting van hun betekenis zijn. Zij vervingen onmeetbaar en onvatbaar binnen de levenswetenschappen door de eis 'meetbaar en hanteerbaar'.

Descartes en zijn school, Digby, Mayow, Lower, Highmore en vele anderen, legden de grondslagen voor het werk en de methode van de leidende natuuronderzoekers een eeuw later. Het 18e-eeuwse onderzoek door Priestley, Black, Lavoisier en hun tijdgenoten dat de deelneming van zuurstof, licht, water, koolstof, warmte in de levensprocessen vaststelde, steunde op bewijzende kwantitatieve bepalingen. Dat waren gegevens en functies die de technisch zo gebrekkelijk toegeruste 17e-eeuwers slechts benaderend konden bestuderen. De meesten verkozen bovendien een papieren schermutseling op eeuwenoud terrein boven geduldig, eigenhandig en kritisch waarnemend onderzoek. Toch vorderde de embryologie dank zij het werk van een half dozijn geleerden in de 17e eeuw meer dan in de vijftien eeuwen van bespiegeling daaraan voorafgaande. Sterk vergrotende optische apparatuur kwam, moeilijk hanteerbaar en met slechte lenzen, vaak met wantrouwen begroet, halverwege de eeuw mondjesmaat beschikbaar.

9. *Harveys vergelijkende embryologie*

William Harveys onderzoek naar bevruchting en embryovorming kwam al aan de orde (p. 274-275, 340-341). Ik voeg hier nog een paar gegevens, opmerkingen en conclusies toe, want Harveys wetenschappelijk beleid is bij uitstek karakteristiek voor de nieuwe biologie van het midden van de 17e eeuw. Een weloverwogen, strikt vastgehouden methode, het bezonnen antwoord op een gestelde vraag gebaseerd op gecontroleerd en herhaald waarnemen, op vergelijkende studies bij allerlei diergroepen, en een vastberaden kritiek op wat ondeugdelijk bleek, kenmerken Harveys embryologische onderzoek evenzeer als zijn overige werk.

Hij begon met de genitalia van huishoenders nauwkeurig te beschrijven op grond van ontleding en vervolgde daarna met de ontleding en beschrijving van het kuiken in het bebroede ei. Het bracht hem tot de conclusies die hij bij levendbarenden toetsen wilde (zoals door hertesecties wanneer de kans zich voordeed). Zijn boek over de voortplanting, *Exercitationes de Generatione Animalium* (1651) bevat de resultaten van meer dan 25 jaar onderzoek (Engelse editie 1653).

Daarbij had hij, schreef Harvey, de belangrijkste geleerde uit de Oudheid, Aristoteles, en de grote anatoom uit de nieuwe tijd, Fabricius, als voorbeelden gekozen. Toch aarzde hij niet hen fris te kapittelen als zij te kort schoten. Hij verklaarde 'dat hij naar beter en meer inzicht in de natuur streefde en dit bereikbaar oordeelde door middel van een degelijke kennis van de vormende en van de vegetatieve ziel' en erkende daarmee zijn binding aan Aristoteles. Levensverschijnselen moeten overigens toegeschreven worden aan talrijke krachten, vermogens, of zoals Galenus eens zei, *facultates*.

Fabricius had beweerd dat bij het kuiken de botten eerder dan de spieren, de lever, de longen en alle ingewanden gevormd worden en bovendien dat de uitwendige delen de inwendige voorafgaan. Dat misstaat zo'n uitstekende anatoom, schreef Harvey, zo iemand behoort die mechanistische verhalen niet te geloven. Men moet vertrouwen op ontleding en nauwkeurige observaties.

Bezig met de *facultas immutatrix* (of *alteratrix*, een voedselstoffen omzettende kracht), de *concoctrix* de (menger en stover), de *formatrix* (de vormer), de *auctrix* de ver-

groter) valt het Harvey steeds zwaarder de ene *facultas* van de andere te onderscheiden. Om uit de doolhof van die talrijke verweven *causa's* te geraken zal hij pogen, zo vernemen zijn lezers, een leidraad van Ariadne te vlechten, gesponnen uit en zorgvuldig gemaakt met de waarnemingen die hij in bijna alle diergroepen heeft gedaan. Alles voert intussen naar eerbied voor de Schepper, almachtige Maker en Beschermer van het grootse werkstuk dat 'microkosmos' mag heten, het resultaat van voorzienigheid, van een onnavolgbaar vakmanschap en een ondoorgroendelijk beleid. De onderzoeker moet nagaan waar in het ei dat goddelijke element dat met de sterren analoog is (*Gen. Anim.* 737 a, en p. 340-341) schuilt. En zou de ziel van het ei dezelfde kunnen zijn als die van de moeder, de kip?

Harvey (*Exercitationes*; 1651) laat zich niet duidelijk uit over de groei van het eerste begin, de *conceptus primus*. Hij schijnt meer te denken aan toevoeging van materiaal aan het reeds aanwezige en niet aan tussenvoeging. Groei is, zegt hij, toevoeging (*juxtappositio*) en geen invoeging (*intussusceptio*). Vorm komt tot stand door toedoen van een aan materie gebonden, niet definieerbare kracht die niet uitsluitend mechanistisch werkzaam hoeft te zijn. In de hersenen ontstaan gedachten en ideeën door indrukken of afdrukken van daar aankomende gewaarwordingen. Het laat zich verdedigen dat Harvey overeenkomsten vermoedde van een krachtoefening door zintuigwaarnemingen met invloeden zoals door Newtons zwaartekracht of door magnetisme.

De beschrijving die Harvey maakte van de embryonale ontwikkeling binnen het ei is naar de feiten geanalyseerd niet anders dan een samenvatting van Aristoteles' gegevens. Kenners vinden Harveys verslag daarom niet geslaagd. Ik vraag mij af of dit verwijt rechtvaardig is, want Aristoteles' berichtgeving was heel wat beter dan die van Harveys tijdgenoten. Harvey maakte bovendien een kleine, tekenende opmerking.

Aristoteles, zei hij, schreef de bevruchting toe aan een soort infectie, een besmetting bij wijze van spreken, die van het mannetje afkomstig is (a kind of contagion which the male communicated).

Exerc. 1651 (Willis' vertaling): 'het ♂ dier schijnt, nadat het tijdens de coïtus in contact met de spermatische vloeistof gekomen is, een beïnvloeding te ondergaan en in staat van bevruchting te geraken zonder de tussenkomst van enigerlei stoffelijk agens, op dezelfde manier als ijzer, dat wanneer het door de magneet aangeraakt werd, diens krachten verwerft, zodat het ander ijzer naar zich toe kan trekken.'

Als bevruchting vergelijkbaar is met de uitwerking, onstoffelijk, van een magneet, hoe dan de vorming van organen, van een organisme te begrijpen? Het hele ♂ lichaam is ontvankelijk geworden. Het brein neemt indrukken van de buitenwereld op, beeldimpressies via de zintuigen. Het brein, de hersenen, worden zich van vormen bewust, het lichaam tegelijkertijd en in zijn geheel, en het groeiende foetus is vanzelfsprekend ook voor vorm. impressies ontvankelijk: het vormt zich. Zulke vergelijkingen en bespiegelingen heeft Aristoteles niet ontworpen. Harvey probeerde met deze suggesties diens leer van het zelf werkzame sperma om te buigen naar de fysica, naar meetbare, externe natuurkrachten, die buiten de materie hun werking op de materie uitoefenen.

Het geheim achter het Aristotelische *pneuma* liet Harvey rust noch duur. Hanesperma, verklaarde hij, is de heraut en erfflater die voor de erfgenaam - dat is het kuikenembryo - de lotgevallen van de erfenis van tevoren regelt, maar hoe is dat mogelijk?

Hij blies lucht in de uterus van zoogdieren en kippen om vast te stellen of de uteruswand voor lucht (*pneuma*, gas) doorlatend is. Hij kwam geen stap verder en hij besloot ten slotte dat sperma door de vagina geabsorbeerd wordt om daarna toch in de uterus een invloed



Fig. 63. De welbekende titelpagina van *De Generatione Animalium* (1651) door W. Harvey (V. 19), waarin de anatomie en voortplanting van de dieren behandeld worden.

De godenfiguur (Zeus, met arend en bliksems) houdt een eivormige, geopende Pandora-dooz vast met het opschrift *Ex ovo omnia*, de evenzeer bekende formule. De dikwijls aangetroffen vertaling (interpretatie): 'alle dieren (levende wezens) uit een 'ei' wordt gesuggereerd door de uit het ei ontsnappende menagerie, maar is bij nader inzien onjuist en druist tegen Harveys opvattingen in. Onder de ontsnappende dieren zien we een sprinkhaan en een spin. Harvey geloofde in spontane generatie van allerlei kleingoed. De formule kan letterlijk ook vertaald worden door 'alle dingen (organen) uit het ei', en dan is Harveys ovisme figuurlijk goed tot uitdrukking gebracht. De afbeelding betekent dan: de inhoud van een ei bevat van een dier al zijn vormen (p. 273).

Toch is met deze conclusie Harveys bedoeling niet voldoende nauwkeurig weergegeven. Een ei (*ovum* of *conceptus primus*; p. 273 – 275) is bij Harvey een heel ander begrip dan voor latere biologen. Dit verhinderde overigens niet dat de spreuk – fout begrepen – een gunstige invloed op de ontwikkeling van het biologisch denken uitoefende.

of uitwerking te hebben, zodat een conceptus, een 'ei' zijn ontwikkeling daar begint.

Waarom nu een conceptus zich juist in de uterus vestigde en zijn groei begon bleef raadselachtig, want dat een kiem van elders zou komen, achtte Harvey onaannemelijk. Dit alles mag nog een voortzetting van Aristotelische opvattingen begrepen worden, maar Harvey zou de geniale onderzoeker niet geweest zijn die hij was, als hij het daarbij had gelaten.

Hij stelde na talrijke, geduldige en gedetailleerde secties vast (herten, honden, reeën, konijnen en nog andere zoogdieren), dat weliswaar na coïtus geen sperma was te vinden maar *katamenia* evenmin. Ik heb een vermoeden geuit waarom Harvey geen sperma waarnam (p. 274). Hij kon zich van Aristoteles niet losmaken en het hinderde zijn kritisch onderzoek niet. Sperma verdampt vrij snel, maar *katamenia* zouden dan toch, dacht Harvey, in de uteri aanwezig moeten zijn en zij waren er niet.

Niet dadelijk na de coïtus, ook niet enige tijd daarna, en zelfs niet vele dagen later. Aristoteles was er in zijn relaas wel degelijk van uitgegaan dat *katamenia* ter plaatse aanwezig en beschikbaar zouden zijn. Terwijl ik naar Harveys verslag verwijs (p. 274), voeg ik nu zijn reactie toe:

'Ik acht het aangetoond dat na een vruchtbare coïtus zowel van levendbarende als van eierleggende dieren geen resten in de uterus achterblijven, noch van het ♂, noch van het ♀ zaad, dat niets uit de menging van deze vloeistoffen voortkomt zoals medische auteurs plegen staande te houden, en dat niets van het *menstruum*-bloed dat als materie aanwezig zou zijn, op de manier die Aristoteles bepleit heeft, aanwezig is . . . Het is zodoende onjuist dat ter wille van een vruchtbaar samentreffen ontvankelijk materiaal van enigerlei aard in de uterus aanwezig zou moeten zijn en dat het ♂ zaad dit als een coagulerende factor zou doen stollen, doorstoven of vormen, of tot een voortbrengende activiteit zou opwekken of, door de buitenkant in te doen drogen, die materie met vliezen zou omhullen (citaat uit Meyer, 1939: 162).

De laatste volzin is niet slechts een openlijke aanval op Aristoteles die Harvey, elk punt weersprekend, op de hielen zit, maar ook een nieuwe resolute stap op de weg van een verder ontwikkelende embryologie. Omdat hij Aristoteles *pneuma* + *causa efficiens* + *causa formalis* verving door een fysisch berekenbare werkwijze en de onvatbare causaliteit op grond van waarneming opzij schoof, zette Harvey de embryologie op een nieuw spoor. De klassieke redenering klopte niet, maar Harvey stemde met Aristoteles in wat betreft de werking op afstand van ♂ zaad (die zich dus niet tot vogels, zoals Fabrizio (p. 269) dacht, beperkte).

Katamenia blijven bij de groei en de bouw van de conceptus buiten spel. Het verouderde was verouderd gebleken en de nieuwe kennis van zaken mocht dan, na eerste aanloop nog geen feitelijke juiste interpretaties opleveren, hernieuwd onderzoek op stevige bodem zou een nieuwe oogst geven.

De conceptus is het *primordium*, is het *ovum*, is het ei, en bevruchting is het gevolg van zoiets als magnetisme, of een diffunderende gasachtigheid, een *aura seminalis*, hoe dan ook, krachten die volgens natuurwetten voor meting vatbaar zijn. Harveys nieuwe formulering voor epigenese is de volgende. *Ovum est primordium commune* (common Original) *omnibus animalibus* (het ei is het begin dat alle dieren gemeen hebben) en vervolgens *ovum est primordium vegetale vitam habentem potentia* (het ei is een plantaardig begin dat leven in potentia bezit). Harvey schreef wel slecht Latijn maar bedoelde dat de *vita vegetalis* van de kiem in een *vita animalis*, bezielde leven van dieren, kan veranderen en dat impliceert epigenese.

Twee aantekeningen ter afsluiting van Harveys embryologie. Vooreerst nog iets over zijn visie op epigenese (p. 272). Cole (1930) meende dat Harvey niet meer dan een 'very shadowy conception' had van het begrip epigenese. Hall (1961, 1964: 351-352) is evenmin met Harveys uitleg ingenomen, omdat hij epigenese contrasteerde met metamorfose in plaats van met preformatie. Ik deel de bezwaren niet en waardeer Harveys inzicht geheel anders. Harvey wist haarfijn waarover hij schreef en wat hij bedoelde. Hij gaf zich de moeite het verschil uit te leggen tussen epigenetisch ontwikkelende en door spontane generatie ontstane dieren. Zowel door metamorfose (zoals van insecten via pop of 'ei'-vorming) als door de opeenvolgende vorming en verschijning van lichaamsdelen kunnen perfecte dieren ontstaan. Metamorfose veroorzaakt dat een dier echter opeens, in zijn geheel perfect, geboren wordt.

Exerc., 1651: 'Daarentegen zijn er andere perfecte dieren bij wie het ene lichaamsdeel ontstaat voorafgaand aan het andere uit dezelfde beginmaterie, dat later voedsel, omvang en vorm verkrijgt. Het wil zeggen dat andere dieren sommige lichaamsdelen eerder verwerven en andere delen later, na andere, en dat die delen intussen in omvang toenemen en hun vorm wijzigen. De bouw van die dieren begint op één plek die kern en oorsprong is, en deze plek heeft het vermogen de overige lichaamsdelen aan het bestaande toe te voegen. Wij zeggen dat dit door toedoen van epigenese (*epigenesis*) plaatsvindt, te weten stap voor stap, lichaamsdeel na lichaamsdeel, en dit is wat met recht ontwikkeling genoemd mag worden, in tegenstelling met de andere manier (*per metamorfosis*).'

Misschien kan het verschijnsel epigenese fraaier geformuleerd worden, maar duidelijker niet. Uit rottende stoffen ontstaan 'imperfect' dieren en ook door het uitdrogen van vochtig, of het doordrenken van droog materiaal (had Harvey bij Aristoteles geleerd). Zulke levende wezens ontstaan dus in 'one effort as it were'; die plotselinge vorming geldt ook voor dieren met metamorfose.

Ik herinner aan de insecten die van oudsher door *generatio spontanea* tot leven kwamen. Meyer (1939: 54) oordeelde ook nog dat Aristoteles 'mainly theoretical' over 'epigenesis' schreef en ik maak daartegen hetzelfde bezwaar als tegen het oordeel van Cole en van Hall over Harvey. Aristoteles wist precies wat hij concreet bedoelde en beschreef – ik heb voldoende citaten gegeven als bewijs – en Galenus nam Aristoteles welbegrepen ter harte (p. 111).

Afsluitend kan ik, evenmin als Needham (1934: 98-99), de verleiding weerstaan om uit *De Generatione Animalium de Exercitatio XIV* (op basis van M. Llewelyns vertaling) te citeren. Dit nobele, warme betoog naar aanleiding van de gebeurtenissen in een bebroed kippeï mag niet ontbreken.

'Wij hebben de vorming en het volgroeien van het ei al uiteengezet, zodat wij ons nu genodigd zien om onze waarnemingen betreffende het ontstaan van het kuiken in het ei bekend te maken. Deze taak is even moeilijk als ook even nuttig en plezierig als de voorafgaande, want de roerselen en de toeleg van de Natuur zijn verborgen en door diepe duisternis omringd en zo zeer doorvlochten met bijzonderheden dat zij zowel het meest bezonnen begrip als het scherpste oog doen dwalen. En waarlijk, wij kunnen de weggedoken verborgenheden en de onzichtbare grondwetten van de embryonale ontwikkeling niet eenvoudiger verklaren dan de bouwwijze en het bestel van de ganse wereld. Wederzijds verbeurten van groei en ontbinding vertolkt het eeuwige en het tijdelijke bestaan van sterfelijke schepselen. En evenals het verrijzen en het ondergaan van de Zon door ononderbroken kringlopen de Tijd vervult

en vervolmaakt, zo vereeuwigd de alternerende wisseling van individuen van dezelfde gedaante door een duurzame herhaling, de voortzetting van vergankelijke wezens. De schrijvers die over dit onderwerp iets schreven, volgen in meerderheid gescheiden wegen en omdat zij hun conclusies aan eigen vooroordeel gebonden hadden, poneerden en verwierpen zij maatstaven die daarmee al dan niet in overeenstemming waren. Aristoteles lang, en Hieronymus Fabricius kort geleden hebben de vorming van de foetus in het ei zo nauwkeurig beschreven dat zij maar weinig schijnen te hebben overgelaten voor onderzoek door het nageslacht. Toch nam Ulyssus Aldrovandus de beschrijving ter hand van de levensuitingen of vorming van het kuiken in het ei uitgaande van eigen waarnemingen. Hierbij lijkt het wel dat hij zijn gedachten meer door het gezag van Aristoteles heeft laten richten en leiden dan door zijn eigen bevindingen.

Want Volcherus Coiter, die in Bologna woonde en op aanraden van genoemde Aldrovandus (dien hij Leermeester noemt) terzelfdertijd zich dagelijks zette aan het openen van eieren die door een kip bebroed werden, heeft toen allerlei beter aan licht gebracht dan Aldrovandus vermocht en die moet daarvan op de hoogte geweest zijn. Evenzo heeft Aemilius Parisanus (een Venetiaanse arts), die de meningen van anderen minacht, een nieuwe ontwikkeling van het kuiken in het ei bedacht.

Omdat echter enige dingen (naar onze bevindingen) van onmiskenbaar grote betekenis en reikwijdte, aanmerkelijk verschillen van wat tot dusverre opgeld deed, zal ik u het verloop van de gebeurtenissen dag na dag in het ei, meedelen. Welke bestanddelen zich wijzigen, voornamelijk omstreeks de eerste dagen van bebroeding – een periode waarin alle voorvallen uiterst ingewikkeld zijn, verward en moeilijk waarneembaar. In die periode struikelen de auteurs gewoonlijk, omdat zij zich naar eigen vooringenomen standpunten richten (meningen die zij gewoon waren te huldigen over de materiële en efficiënte causa's bij het ontstaan der dieren) en die zij fatsoeneren in plaats van zich te richten naar de feiten zelf.

Aldrovandus, die dezelfde vergissing begaat als Aristoteles, zegt (en geen ander dan een blinde kan dit onderschrijven) dat de dooier in de eerste dagen naar het smalle einde van het ei stijgt. Hij denkt dat de hagelsnoer het zaad van de haan is en dat het kuiken zich daaruit vormt maar zijn voedsel ontvangt uit de dooier en uit het eiwit, hetgeen rechtstreeks met Aristoteles' inzicht in strijd is. Die oordeelde dat de hagelstreng niets aan de vruchtbaarheid van het ei toevoegt. Volcherus Coiters betoog komt de ware toedracht van zaken meer naderbij en is meer in overeenstemming met wat de ontleding aantoonde, maar zijn drie bolletjes zijn niettemin verzinsels. En evenmin heeft hij de oorsprong waar het kuiken uit ontstaat, goed opgespoord. Hieronymus Fabricius, op zijn beurt, houdt staande dat de hagelstreng het zaad van de haan niet is, nochtans beweert hij dat het kuiken er uit gevormd wordt (dat wil zeggen als beginmateriaal) omdat het [hagelsnoer] door het zaad van de haan tot vruchtzetting gedreven wordt. Hij zag tevens de aanzet van het kuiken in het ei, met name de vlek of *macula*, ook *cicatricula* geheten, gehecht aan het dooiervlies, maar oordeelde dat dit niets meer was dan een litteken van de afgebroken steel, niets meer dan een schoonheidsfoutje in het ei, en geen wezenlijk bestanddeel.

Parisanus heeft Fabricius uitvoerig weersproken aangaande zijn opvatting over de *chalaza* of hagelsnoer, maar raakt klaarblijkelijk in verwarring over enige plekken en punten die de voornaamste bestanddelen van de foetus zijn (de lever en het

hart namelijk) en hij schijnt een *principium* of vroegste oorsprong van het foetus te hebben waargenomen zonder te begrijpen wat het was, want hij zegt dat de witte punt in het midden van de bolletjes hanezaad is en dat het kuiken daaruit opgroeit. 'Zodoende staat nu wel vast dat, nu zij elk voor zich wensen de wijze van de vorming van het kuiken in het ei op eigen meningen te enten, zij allen hun doelwit ver missen.'

Dit is Harveys waarheid. Uit vormloze beginmaterie vormt zich stap voor stap het embryo, dank zij een alomtegenwoordige vormende kracht die 'God, Natuur of Ziel kan heten'; een ontwikkelend organisme is een bouwwerk onder leiding van een goddelijke Architect. Harvey was deïst, vitalist, en erkende ronduit Aristoteliaan te zijn. Needham wiens fraaie studie (1934) mij van pas kwam, verwees naar Harveys uitspraak dat in dat kleine gebouwtje dat kuiken heet, en in alle verrichtingen van het kuiken, de Vinger Gods (*Digitus Dei*) zich openbaart, de God der Natuur. Digbys chemisch-fysisch determinisme werd door Harvey van de hand gewezen en Highmore's atomale embryologie evenzeer.

10. *Embryologica van Descartes*

Descartes' embryologische uiteenzettingen oefenden na korte tijd nog maar weinig invloed uit. Boerhaave kon zijn voornaamste verhandeling niet 'lezen zonder in lachen uit te barsten'. De Cartesiaanse beweringen zouden gevoeglijk vrijwel geheel achterwege kunnen blijven. Omdat zij echter uitstekend het biomechanistisch denken omstreeks het midden van de 17e eeuw illustreren en omdat de ontwikkeling van de biologie in volle omvang hierbij nauw betrokken was, krijgen zij (in het kort) een plaats. Ik maakte gebruik van de vijf eerder genoemde studies (IX.1), aangevuld met Rostand (1930), Guyénot (1957) en Descartes' eigen tekst.

Sinds 1629 betrok Descartes de embryologie en voortplanting in zijn overdenkingen. Drie jaar later gaf hij toe dat het ontstaan van levende wezens hem voor zodanig moeilijke vragen stelde, dat hij wanhoopte ze nog ooit op te kunnen lossen. Na allerlei dieren ontleed te hebben, verklaarde hij in 1639 niets te hebben gevonden dat niet door natuurwetten verklaarbaar zou zijn (*causes naturelles*), zoals hem dit bij voorbeeld ook in het geval van zoutkristal-vorming of een groeiend sneeuwvlokje gelukte. In het voorbijgaan teken ik aan dat de ongetwijfeld talrijke ontleding die Descartes heeft uitgevoerd, niet één nieuw gegeven aan de bestaande anatomische kennis hebben toegevoegd.

Na twintig jaar embryologie verklaarde Descartes zeker te zijn van de ware *Causa's* die organismen vormen en doen leven (1648). Nog slechts wat gelegenheid om te kunnen aanvullen en controleren en hij zou tot publikatie overgaan. Zijn dood (1650) verhinderde dat voornemen.

Zijn aantekeningen uit 1647 en 1648 verschenen in druk (1664) met de titel *De la Formation du Foetus*. *Opera Posthuma* bevatte in 1701 verzameld manuscript van gedeeltelijk onzekere datum gebundeld als *Primae Cogitationes* en in *Oeuvres Inédites* (1859/1860) staan *Excerpta Anatomica* met nog wat embryologische tekst.

Waarschijnlijk als resultaat van het onderzoek van bebroede eieren noteerde Descartes in 1647 dat het hart het eerst gevormde orgaan is, terwijl hij tevoren long en lever als eerstelingen had aangewezen (wijziging van Galenus' standpunt in dat van Aristoteles).

Formation du Foetus: 'Indien nauwkeurig bekend zou zijn uit welke delen (parties) het zaad van een dier, in het bijzonder dat van de mens, samengesteld is, zouden

uit die gegevens aan de hand van wiskunde en logica de gedaante en bouw van alle lichaamsbestanddelen in hun geheel kunnen worden afgeleid.’

Eeuwige natuurwetten beheersen de bewegingen van de materie-partikels en Descartes zou de grote filosoof niet geweest zijn die hij was, als hij niet terstond had ingezien dat mechanistisch-materialistisch denken epigenese impliceert, en in zijn wijsgerig systeem epigenese *generatio spontanea* (XII.6). Ziel-activiteiten kunnen onmogelijk de levensprocessen en lichaamsbewegingen verklaren, verzekert Descartes.

Primae Cogit.: ‘Zou alles aan het vermogen van een of andere geest (esprit) geweten moeten worden? Welke geest dan? Misschien zelfs rechtstreeks aan God toe te schrijven zijn? Waarom komen dan soms misbaksels (monstres) ter wereld? Of is misschien die wonderwijze natuur de oorzaak, die zijn wijsheid ontleent aan de dwaasheid van menselijke gedachten?’

De vermenging van ♂ en ♀ zaad veroorzaakt bevruchting. Beide zaadsoorten zijn eindprodukten van voedsel en komen uit alle lichaamsdelen. Zij bestaan uit partikels die dezelfde vorm hebben als die van de voedende vloeistoffen en van de lichaamsbestanddelen. Bijzonder fijne (subtiles) partikels zonderen zich gemakkelijk af van de grove. Onder geen beding laat zich onderstellen dat het zaad een gevormd dier zou bevatten. Plan-tezaad kan min of meer gepreformeerd zijn.

De warmte van de baarmoeder maakt het zaadmengsel ijler (rarifier) en veroorzaakt een gisting (fermentation). De twee zaadsoorten doen elkaar gisten – denk aan hooibroei of aan gistende most – en door wederzijdse verwarming bewegen de partikels, verkrijgen een aard en kwaliteit zoals van vuur. Zij zetten uit, drukken tegen elkaar en zodoende komen zij meer en meer in de goede positie om een lichaamsdeel te gaan vormen.

In de verste en hoogste hoek van de uterus komen de meest verfijnde componenten van het zaadmengsel bijeen, en vormen samen de hersenen. De zwaardere componenten blijven lager in de baarmoeder achter en vormen daar achtereen de buik, de benen, en de voeten. Verfijnde topcomponenten dalen af naar het midden en op weg daarheen vormen zij de long. Grovere componenten stijgen op naar het midden en vormen daar de lever. Fijne en grove partikels vervolgen hun weg, zodat zij elkaar op de plek ontmoeten waar zij het hart zullen maken. Omdat de fijne partikels sneller en behendiger bewegen dan de grove verkrijgt het hart zijn welbekende vorm: toegespitst aan het benedeneinde (door de voortsnellende fijne partikels) en kort en breed van boven (omdat de grove dikker en trager zijn). Indien men nu bedenkt dat de fijne partikels de levensgeesten zijn (esprits animaux), dan wordt duidelijk hoe zij in het hart botsen met de grove, zodat de onaflatende strijd tussen beide daar begint en voortduurt. Deze strijd doet het dier leven.

Deze vertelling werd vermoedelijk in het begin van de jaren dertig geschreven. Daarna, omstreeks 1637, wilde Descartes de embryonale ontwikkeling in drie perioden verdelen. De eerste is de vorming van longen, lever en hart. De tweede de vorming van hersenen, beenderen, vliezen, vlees en huid. De derde is het begin van voedselopneming door de navelstreng. Het herziene schema vraagt om een verdergaande mechanisering en een beschrijving van de bloedfunctie bij de embyovorming.

Vier groepen partikels maken bloed. Allereerst fijne en vluchtige partikels (met wijngeest vergelijkbaar), dan fijne en van tentakeltjes voorziene (branchues), die met olie vergelijkbaar zijn, ten derde zware en vluchtige (denk aan water en aan ‘zouten’), en ten slotte zware getentakelde (vergelijk met aarde en met as).

Uit het zich vormende hart stroomt het ijlere bloed (sang rarifié) rechtlijnig naar de plaats die het gemakkelijkst bereikbaar is, de uterustop, en maakt daar de hersenen. Na-

dat het bloed dit werk voltooid heeft stroomt het terug, vloeit weer rechtlijnig omlaag en vormt al stromend de wervelkolom. Aangekomen bij het benedeneind keert het bloed weer terug en komt aan in het hart. Zo ontstaat een levenswerveling (*tourbillon vital*). Planten en dieren worden organismen dank zij die materiewervelingen die door wamte worden opgeroepen. Plantewervelingen verlopen in een plat vlak (*circulariter*) en dieren wervelen in drie dimensies (*spherice*). Alles verloopt strikt volgens de wetten der mechanica.

Subtiële partikels, zeer verfijnd, elkaar trouw en beweeglijk, zijn de esprits, de geesten. Andere verfijnde bewegen zich onafhankelijk als zij niet gedwongen worden bijeen te blijven. Dat zijn luchtpartikels (*particules aériennes*) en zij vormen de longen.

Met deze feiten in gedachten begrijpt men, verzekert Descartes, hoe het bloed het lichaam doorkruisend, dank zij de betentakelde partikels slagaderen en aderen kan maken: zij haken aan elkaar vast. In het hart haken zij al aan elkaar vast en dit leidt tot de stevige materie van een groot aantal lichaamsdelen. Om zich echter geheel passend te kunnen rangschikken moeten de tentakels weer loslaten en dat gebeurt bij volgende passages door het hart. Hierbij laten wel veel tentakels los, maar er blijven toch genoeg vastzitten om het benodigde verband te kunnen handhaven.

De bepaling van de sexe van het embryo is al evenzeer aan mechanistische wetten onderworpen. Moeder en embryo leven en bewegen in sympathie (*sympathie de mouvement*). De groeirichting van de penis is van rug naar navel, zodat als de rug van het embryo naar de rugzijde van de moeder gekeerd is, de penis navelwaarts uitgroeit en uitsteekt. Het kind wordt σ . Is daarentegen het gezicht van het embryo naar de rugzijde van de moeder gekeerd, dan moet de penis zich toch in dezelfde richting ontwikkelen, en dat is in dit geval naar binnen, het embryo in. Het kind wordt φ . Bewijs ontbreekt niet. De mannen zijn forser gebouwd. De oorzaak is de geringe afstand van de ontwikkelende ruggegraat van het embryo tot de wervelkolom van de moeder. De embryonale wervelkolom wordt groter. De vrouwen hebben dikkere billen (*posteriores partes ampliores*), omdat die lichaamsdelen in het φ embryo naar de buikwand van de moeder gekeerd waren, zodat zij tijdens de groei weinig weerstand ondervonden (Rabelais beschreef zo 'n vormend groeiverschijnsel in 1534, Gargantua, hoofdstuk 40).

Descartes heeft zijn verklaring van de embryonale groei, naar het schijnt, later opzij geschoven voor een andere en nog beter van mechanica voorziene uitleg.

Een embryo voedt zich met moederlijk bloed en dit is een bron van uitwerpselen. Een groot en krachtig embryo zal meer vocht dan vaste stoffen uitscheiden. Daarom ontwikkelt de penis van zo 'n embryo zich al dadelijk als een uitstulping met een opening. Het kind wordt σ . Als daarentegen het embryo meer vaste stoffen dan vocht afvoert, zal de anale opening het eerst ontstaan en het kind wordt φ . Hierbij aan te tekenen dat door het geringe vochtverlies het lichaam molliger wordt.

De vaste materie verlaat het embryo, maar omdat de vliezen een verdere afvoer belemmeren drukt deze op de geslachtsdelen en die ontwikkelen zich binnenwaarts; een φ embryo ontstaat.

In zeldzame gevallen is de excretie van vaste stof en vloeistof precies in evenwicht en dan wordt het kind een 'hermafrodit'.

Descartes is het schoolvoorbeeld van een auteur die methodisch waarnemen, experimenteren en een volstrekt verwerpen van alle mystiek vurig verdedigt en zich vervolgens aan deze leerstellingen niets gelegen laat liggen. Na God zijn plaats buiten de levende natuur te hebben aangewezen, neemt Descartes de teugels in handen, rangschikt oorzaken

en gevolgen naar believen, scheidt wat hem past en reduceert leven tot een kinderlijk mechaniekje. Geen filosoof, geen theoloog, geen finalist of vitalist zo blind gelovig, zo zeker van geopenbaarde eigen onfeilbaarheid als Descartes in zijn embryologie.

Mij schijnt het toe dat Hall (I, 1975: 257) de juiste formule vond. Hij oordeelde dat Descartes leven en ziel scheidde en dat deze fundamentele splitsing sindsdien de fysiologie in zijn geheel gekenmerkt heeft. Om uitsluitend die reden heeft Descartes recht om zonder voorbehoud als een der voornaamste grondleggers (main founders) van de moderne, wetenschappelijke biologie aangemerkt te worden. De historie en de feiten dragen Halls uitspraak ten volle en de lectuur van Descartes' benadering van de levende natuur is voor een begrip van de betekenis van Halls conclusie onmisbaar.

11. God, de levende natuur en Robert Boyle

Descartes had meegedeeld dat God, nadat Hij de materie gemaakt en voorzien van de natuurwetten in beweging gezet had, zich verder van zijn schepping afzijdig hield. Rondtollend, onderworpen aan zwaartekracht, brachten materiedeeltjes, toevallig botsend, wetmatig reagerend, de wereld en de natuur tot stand. Biologen bestuderen sindsdien die Cartesiaanse natuur, de materie en de natuurwetten en hebben voor hun wetenschap, als zij instemmen, met God niets te maken. Van het embryologisch werk van Boyle – chemicus, fysicus, bioloog, veelzijdig en baanbrekend onderzoeker – worden enige bijzonderheden vermeld op p. 282–283). Hij wist zeker dat materie uit zeer kleine deeltjes bestaat (corpuscles), die bewegen en ongetwijfeld dikwijls botsen, maar wist even zeker dat zulke bewegende en botsende atomen geen structuur kunnen bouwen, geen *Fabrick* zoals een levend organisme kunnen vormen. Descartes en Epikoeros hadden de vermogens van materie ernstig overschat, overwoog Boyle.

Nadat de Alwijze Maker had besloten dat een wereld zou bestaan en een Universele Materie in beweging zette, heeft Hij het niet daarbij gelaten: Hij heeft alle bewegingen voorgeschreven en gericht, een mechanistisch functionerende natuur opgeroepen, zodat de materie zich rangschikte als de veranderende samenhang die natuuronderzoekers proberen te ontcijferen. Daarom hebben biologen wél met God van doen, want sommige Zijner oogmerken komen in de natuur aan het licht, kunnen door mensen bestudeerd en wellicht ook begrepen worden. De natuur is een mechanistisch bestel en God de Mechanicus, de Eerste Beweger. Zijn grootheid blijkt al dadelijk door de eenvoud, vastheid en uniformiteit van het geringe aantal wetten dat Hij instelde met zulke wonderbaarlijke gevolgen (*De Ipsa Natura*; geschreven in 1630, in druk 1687).

God liet niets aan het toeval over en men doet Hem te kort door de opsporing en overdenking van *causae finales* uit het natuuronderzoek te bannen (A Disquisition about the Final Causes). Roger waarschuwde in zijn schone analyse (1971: 226–227) dat de Aristotelische *causa finalis* een geheel andere was dan die van Boyle, maar Boyle gaf zich daar zelf wel degelijk rekenschap van. Hij doelde op de toelag Gods en zo'n *causa finalis* is exogeen van oorsprong, sluit aan bij de Platonische bezieling. Aristoteles doelde op een endogene, immanente *causa finalis*. Ik dacht dat Boyle's *causa finalis* een erkenning en herkenning is van Gods meesterschap over de materie en noteer dat Boyle opmerkte dat in de praktijk de goddelijke *causa finalis* en de Aristotelische zich niet laten onderscheiden. De uitwerking van beide is dezelfde.

Boyle kon het menselijke begripsvermogen wiskundig verduidelijken. God verhoudt

zich tot de horlogemaker zoals de horlogemaker tot een ongeschoolde wilde. De wilde denkt dat een horloge leeft omdat de wijzers bewegen. We kunnen Gods teleologie waarnemen, maar de ware interpretatie van de ervaringsfeiten past niet bij ons kenvermogen.

Nadat de Maker uit niets de Universele Materie schiep en bewegen deed, verklaarde Boyle, en besloten had de Aarde te vervaardigen, schreef Hij de kleinste materiedeeltjes vaste wegen en gedragsregels voor. Veel levende organismen die wij kennen waren nog niet op formaat en kregen als 'rudiments' of 'seminal principles' een passende verblijfplaats in de lichamen van reeds op volle grootte geschapen planten en dieren (The Origine of Formes; 1667).

Boyle volgde de embryonale ontwikkeling in het kippeï nauwkeurig. Hij had een 'broedmachine' en conserveerde de reeks bebroede eieren met alcohol. Het kuiken is een seminal principle dat tot volle wasdom komt.

De seminal principles zijn materie, corpusculair, de allereerste bouwsteentjes die toch al dadelijk de bouw van het complete organisme bezitten. Seminal principles is de Engelse vertaling van *logoi spermatikoi* die Augustinus van de Stoa overnam als krachtige bijdrage voor zijn studie *De Genesi ad Litteram* (p. 126). Augustinus' *causae seminales* zijn echter kiemen, zaadjes die, toen in het allereerste scheppingsbegin alle levende wezens tegelijkertijd tot aanzijn kwamen, in potentia meekregen wat zij in een latere scheppingsfase zouden worden: levende wezens in actu, elkeen als de tijd voor hem gekomen zou zijn. Deze theorie kon de twee Genesis-verhalen verzoenen: alles tegelijk, maar gedeeltelijk in potentia, en na verloop van tijd alles in actu.

Boyle hield echter strikt vast aan de in actu voorgevormde rudiments, die geen organismen in potentia zijn en ook geen materie die, zichzelf vormend, een eindvorm in zich draagt en nastreeft. Een seminal principle is een minuscuul structuurtje van een organisme dat door vergroting eens een gepreformeerd embryo zal worden door zich te ontplooien en te ontrollen (evolueren) en dat door de beweging van de *corpuscles* daarbij steeds in omvang toeneemt.

Malebranche (p. 389) stemde in met Boyle's beschouwing van de levende natuur. Het gevolg was dat preformatie de aanleiding werd voor Malebranche om zijn leidsman in de natuur, Descartes, op dit punt ontrouw te worden. Preformatie in actu is strijdig met de biofilosofie van het toeval, met geloof aan de blinde macht van de materie (IX.12).

Het verdient aantekening, dat Boyle dus zeker tot de preformisten behoorde, maar dat hij desondanks toch een mate van epigenese niet ontkende; zijn kuikenembryologie bewijst het. Overigens, in het beloop van de natuur kan bij uitzondering wel eens een onregelmatigheid optreden.

Boyle's seminal principle benadert de *panspermie*-leer (I.11, VIII.5, p. 326) en Leibniz' opvattingen benaderen Boyle's inzichten in de levende natuur. Hij liet een legaat na bestemd om met tussenpozen voordrachten te doen houden ter verdediging van het christelijk geloof tegen atheïsten, theïsten, heidenen, joden en mohammedanen.

12. Oorsprong van de preformatie en ontwikkeling tot na de Middeleeuwen

Het begrip 'preformatie' stamt uit voorhistorische tijden. In de landen rond de Middellandse Zee wisten de kruidendokters van het in de bladvoet van Maanvaren (*Botrychium lunaria*) voorgevormde plantje voor het komende jaar (dat niet zelden weer een voorgevormd plantje voor het weer volgende jaar omsluit). In het Midden-Oosten bevat de bol

van veel Liliaceae bloem en blad in miniatuur voor de volgende lente, in het Verre-Oosten de bamboespruit een bebladerd stengeltje in afwachting van de natte moesson. In Europa heeft de Grote Muggenorchijs (*Gymnadenia conopsea*) knolletjes voor twee komende jaren tevoren gereed, evenals de Helmbloem (*Corydalis solida*).

Van Anaxagoras, Eleatisch biofilosoof (I.11), komt de eerste formule voor preformatie. Continuïteit beheerste zijn wereldbeschouwing, van alle dingen, en het ene element kan nimmer in het andere overgaan. 'Haar is niet afkomstig van niet-haar, vlees niet van niet-vlees.' Alles wat de levende natuur bevat, was er steeds, gelijkvormig, duurzaam. Alle organismen, dat zijn samenhangende dingen, bevatten de onbegrensd vele kiemen van alle dingen (*spermata pantoon*), zaden van alles, en *apeira*: talloos. 'En zo bouwen zij de mensen op en alle andere levende, met ziel (*psyche*) voorziene wezens.' De Anaxagoreïsche basisformule laat ruimte voor zowel *panspermie*, preformatie en epigenese.

De gedachte aan preformatie verdween en leefde weer op, met onregelmatige tussenpozen en vond in de 17e, en vooral in de 18e eeuw, fervente aanhangers. Het was enerzijds een leer die op Anaxagoras' deïstische denken paste en vanzelfsprekend goed ontvangen werd in latere eeuwen door de christelijke (bio)theologen. Anderzijds heeft de preformatieleer de ontwikkeling van de embryologie danig geremd.

Onzichtbaar fijn verdeeld zijn in het σ zaad alle lichaamsdelen aanwezig, dacht Anaxagoras, en in die zaadpartikels onzichtbaar klein het voorgevormde orgaan dat lichaamsdeel van het komende organisme zal worden.

Hier stemde Demokritos mee in en ging nog wat verder. Het zoogdierzaad, zowel van mannetjes als van vrouwtjes, is door het hele lichaam verbreid en bestaat uit uiterst kleine replica's van de atoomconstructies die ieder orgaan vormen of, indien er aanleiding toe is, zullen vormen. Zijn standpunt is wel afgeleid van Anaxagoras' stelling, maar wordt de opstap voor de preformatieleer van de mechanistisch-materialistische biologie, nog in de 18e eeuw (bij voorbeeld Malebranche, Bonnet). In het *Corpus Hippocraticum* staat een beschrijving van preformatie.

Peri Diaitès I, sect. xxvi: 'Iets, wat ook, dat iets anders binnengaat, groeit niet [de componenten van zo'n mengsel blijven in hoeveelheid gelijk]. Materie die een vrouw binnengaat neemt in hoeveelheid toe als hij passende materie aantreft. En alle verschillende ledematen verschijnen tegelijk en groeien, geen daarvan eerder of later dan een ander, ofschoon de van nature (*fysis*) grotere eerder dan de kleinere zichtbaar zijn, maar geen wordt eerder voortgebracht. Ook vormen zij zich niet alle in evenveel tijd; sommige vlugger, andere trager, naarmate elk in aanraking komt met levenswarmte en voedsel. Van sommige (embryo's) zijn alle details waarneembaar na veertig dagen, van andere na twee maanden, van andere na drie maanden, en na vier maanden. Daarmee in overeenstemming zijn sommige eerder volgroeid. Die sneller groeiden zijn na zeven maanden volgroeid en de tragere na negen maanden. Zij komen in het daglicht met de lichamelijke conditie die zij steeds zullen behouden.'

De stelling van Anaxagoras (géén haar uit niet-haar) werd door Aristoteles ontzenuwd. Uit de samenvoeging van gelijksoortige lichaamsbestanddelen (*homoiomereia*) komt méér voort dan wat de deeltjes afzonderlijk en als verzameling waren. De *causa's* die de deeltjes bijeenbrengen en groeperen tot orgaanverbanden hebben iets gemaakt uit niets, want de deeltjes bezaten tevoren die orgaankwaliteit niet.

Twee eeuwen later dreef Lucretius met Anaxagoras de spot; misschien omdat hij hem niet begreep.



Fig. 64. *Botrychium lunaria* Sw., Maanvaren. Een zeldzaam varentje dat zowel in Nederland als in de rest van zijn woongebied (het noordelijk halfrond) nog niet is uitgestorven. De lagere helft van het enige blad draagt de halve-maanvormige bladslippen, de hogere helft de tot sporevormige organen vervormde bladslippen. De Maanvaren is belangrijk bij het theoretiseren over de stamouders van Hogere Planten door zijn bijzondere anatomie en levenscyclus (o.a. door een dubbelsymbiose met een schimmel). Gespecialiseerde eigenschappen gaan samen met primitieve, en de fossiele vormverwantschappen zijn hoogst onzeker; misschien leefden dergelijke varens in het Tertiair.

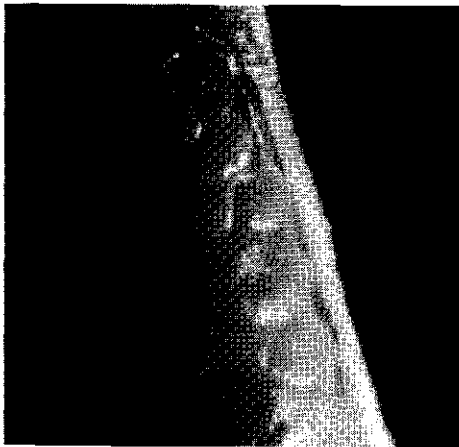


Fig. 65. De in de lengte opengesneden bladsteelvoet van de Maanvaren. Binnen in de bladsteel huist het kleine 'embryonale' blaadje dat het volgende groeiseizoen het ouderblad zal opvolgen. Zulke situaties gaven steun aan de 'inkapselingstheorie' (emboîtement; p. 765). (Plant ontvangen van dr. J. Mildbradt, foto's H.C.D. de Wit.)

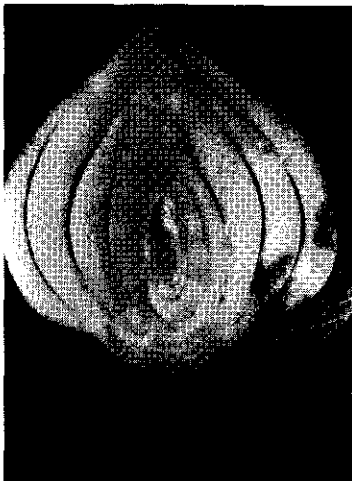


Fig. 66. Verticale doorsnede door een tulpebol. De embryonale tulp, voorgevormd in het binnenste van de bol, was bij voorbeeld voor Malebranche (p. 765) een bewijs voor de inkapselingstheorie. Hij was er zeker van dat in een appelpit of eikel alle generaties van appel- en eikebomen op ontwikkeling wachtten, elkaar omsluitend, de laatste (voor de Dag des Oordeels) de binnenste.

Swammerdam zou de eerste geweest zijn die de inkapselingstheorie opperde, omdat hij in 1669 schreef dat 'een zeer geleerde man' hem de opvatting aan de hand had gedaan dat alle schepselen besloten waren geweest in de lendenen van de vroegste voorouders (*Historia Generalis Insectorum*). Per passende gelegenheid, in *Miraculum Naturae* (1672; p. 310), preciseerde hij dat een ieder opgesloten was in de lendenen van Adam en Eva (*quicquid est hominum in lumbis Adami et Evae occlusum fuerit*). Hij vond steun bij Paulus, die vermeldde dat Melchisedec aan Levi het tiendrecht toekende toen hij nog in de lendenen zijns vaders was (Hebr. 7 vs 10). De erfzonde, zei Swammerdam, was hierdoor verklaard, maar Swammerdam was in Parijs goed bevriend met Melchisedec Thévenot (p. 311) en heeft, mag men geloven, Malebranche gekend.

De Rer. Nat. I, vs 830–845: ‘Overdenk de theorie van Anaxagoras eens, die de Grieken *homeomeria* noemen. De armoede van onze moedertaal belet mij dat woord te vertalen, maar de betekenis laat zich gemakkelijk verduidelijken. U moet dan weten dat Anaxagoras als hij van *homeomeria* spreekt, hij beweert dat beenderen uit uiterst kleine microbotjes bestaan, vlees uit uiterst kleine vleespartikeltjes bestaat en bloed de samenvloeiing is van talrijke bloeddruppeltjes. Goud bestaat uit goudkorreltjes, aarde is een klont kleine aardes, vuur bestaat uit vuurtjes en vochtigheid uit vochtigheidjes...’

Ook vermeldt Lucretius nog dat een zeezoutkristal uit een oneindig groot aantal gelijkvormige kubusjes is opgebouwd. Buffon is een van de latere biologen die dezelfde opmerking – die hij bij Lucretius of bij Descartes kan hebben gelezen – voor eigen betoog benut.

Van een preformatie-leer wilde Lucretius niets weten, maar weer een eeuw later had Seneca de consequentie van Anaxagoras’ continuïteitsleer doorzien en hij formuleerde het begrip preformatie:

Quaest. Nat. III, 29: ‘Of de wereld een bezielde organisme is [actief], of een voorwerp dat door de natuur bestuurd wordt zoals bomen en kruiden [passief], van zijn begin tot aan zijn einde ligt alles wat hij moet verrichten of ondergaan binnen in hem besloten. Evenzo berust binnen in het zaad de hele levensloop van de toekomstige mens, en zo bezit het nog ongeborn kind de aanleg die tot baardgroei en grijze haren zal leiden. Van het hele lichaam in de na elkaar volgende levensperiodes zijn alle contouren (*liniamenta*) klein en verborgen aanwezig.’

Augustinus wees in zijn exegese van Genesis (*De Genesi ad Litteram*), bedoeld om de twee scheppingsverhalen in Genesis met elkaar te verzoenen, op Levi die in Abrahams schoot verbleef en vroeg zich af of Abraham op zijn beurt niet in Adams schoot verbleven kon hebben. Theologen begrijpen dadelijk dat door een dergelijke lijfelijke ketening van opeenvolgende generaties de erfzonde voorgoed gehandhaafd zou blijven. Omdat Augustinus vasthield aan *Qui vivit in aeternum creavit omnia simul* (*De Genesi ad Litt.* VI, iii; de tekst van *Ecclesiasticus* XVIII: 1) treffen biologen hier de basis voor de latere preformatieleer aan; een éénmalige totale schepping.

Omstreeks het midden van de 4e eeuw schreef Themistius, leraar in de welsprekendheid (een *rhetor*), tijd- en geloofsgenoot van Augustinus, een commentaar op Aristoteles’ *De Anima*. Hij verklaarde dat de vormen van het embryo met het ♂ zaad meekomen, weliswaar sluimerend maar, eenmaal op de plaats van bestemming, actief. De ziel, voegde Themistius toe, is de architect van zijn residentie. Talrijke embryologen, zelfs tot nog na de 17e eeuw, deelden Themistius’ inzicht. Preformatie binnen het ♂ zaad.

Preformatie stabiliseert de levende natuur: het vergankelijke menselijke bestaan is bovendien beveiligd door de hechte burcht van de schepping. De opvolgende generaties van mens, dier en plant zijn strikt gebonden aan de ouderlijke gedaante die eeuwig is. De leer van de spontane generatie laat een mate van vrijheid (XII.2), want uit dode materie, mineraal of organisch, kunnen allerlei verschillende organismen ontstaan. De spontane-generatietheorie is daarom gekoppeld aan verandering, aan herkomst met wijziging, de preformatie-theorie daarentegen aan constantie, voorbestemming, een voltooide schepping. Dit verklaart waarom gedurende de Middeleeuwen preformatie zich ongewijzigd, met een enkele kleine variant, handhaaft en spontane generatie wel daarnaast erkend blijft, maar zich beperken moet tot kleingoed, schadelijke dieren uit de duivelskeuken, tot levende wezens die geen aanspraak op Gods bescherming hebben. Mersenne, tijdgenoot van Descartes, berekende de tonnage van de Ark en de huisvesting van de opvaren-

den, maar bij die berekening werden vlooiën, vliegen, muizen en alle dieren die uit rotting ontstaan niet meegeteld, want zij vallen buiten de boot (*Quaestiones in Genesim, ...*).

13. Preformatie in de 17e en 18e eeuw; emboïtement

Na de Middeleeuwen herleefde de biologie en nieuwe feiten eisten nieuwe aandacht. Daarna, in 1625, publiceerde Guiseppe degli Aromatari (1586(?1587)–1660) een 'brief' (*Epistola de Generatione Plantarum*) als begeleiding van een studie over hondsdolheid. Met behulp van 17 stellingen verzekerde hij dat in bollen en in plantezaden de kiem gepreformeerd aanwezig is; dikwijls is dit met het blote oog te zien. Door menging van geest en stof is in ieder plantezaadje een volmaakt, allerkleinst plantje aanwezig als begin voor de opvolger. Guiseppe kon deze vondst niet eerder bekend maken omdat het genezen van talrijke notabelen – hij prakticeerde sinds 1610 in Venetië – hem jarenlang te veel bezig had gehouden. Intussen had hij toch kunnen vaststellen dat bij de kip, en ook bij levendbarende dieren, hetzelfde verschijnsel optrad: de omtrek van het kuiken is – min of meer – zichtbaar vóór het ei zich vormt. Aromatari beloofde zijn lezers ten slotte dat hij hen, God willende, hierover nog nader zal inlichten. Er is niets van gekomen. Het pamfletje wordt in historische studies gewoonlijk sterk overschat en zou misschien in vergetelheid geraakt zijn als Harvey, die Aromatari in Venetië ontmoet had, diens werk niet besproken zou hebben (p. 272). Literatuurbronnen van Aromatari zijn niet bekend, maar misschien heeft hij in zijn schaarse vrije tijd Fabrizio's embryologische publikaties van 1600 en 1621 bestudeerd. Twee jaar vóór Aromatari zijn brief liet drukken, verscheen Parisano's *De Subtilitate*, een werk van een stadsgenoot en collega dat de aandacht trok. Aromatari's *Epistola* vermeldt niets dat niet in de genoemde publikatie te vinden zou zijn.

Na Fabrizio onderzocht Steno (V.30) de ovoviviparie van de hondshaai opnieuw (1667, in Florence), begreep de betekenis van wat hij zag en publiceerde zijn bevindingen in Dene-marken (1668). Uit Holland kwam onverwijld adhesie, van Van Horne en De Graaf. De *testes muliebri* zijn niet alleen morfologisch met testes vergelijkbaar, maar hebben ook een belangrijke functie: zij produceren eieren, meer nog, embryo's. Haaie-eieren, vogel-eieren en zoogdier-eieren, zij zijn biologisch hetzelfde. Jan Swammerdam betuigt nog in 1668 van harte zijn instemming.

Swammerdam (V.27) publiceerde in 1669 *Historia Insectorum Generalis*, ofte Verhandeling van de Bloedeloose Dierkens. In dit meesterwerkje zette hij zich schrap tegen Harveys epigenese-leer. Al de werken van de Schepper, vermaande Swammerdam, rusten op dezelfde wetten. Voortplanting is nimmer een toevalligheid, maar de voortzetting van het bestaande, het voltooid geschapene, en een volgroeid organisme komt tot stand omdat alle delen van de kiem tot volle wasdom komen. Swammerdam verwijderde de huid van insektepoppen en van rupsen, en trof alle organen van de toekomstige vlinder gevormd aan. Hij werd de eerste ovist die na de Middeleeuwen zonder voorbehoud preformatie verdedigde, en dit was niet Claude Perrault die zo'n prioriteit wel claimde (p. 326).

Drie jaar later herhaalde Swammerdam met grote nadruk de leer van het geheel gevormde embryo en de daarmee verbonden gevolgtrekking: binnen elk embryo dat geheel voltooid gevormd is, bevindt zich noodzakelijkerwijs een voltooid embryo van de volgende generatie. In Eva waren alle generaties der mensen tot het einde der tijden elkaar omkapselend embryonaal aanwezig. Geen oneindige reeks dus, integendeel, zodra de reeks uitgeput is komt een einde aan de geslachten der mensen (*Miraculum Naturae*; 1672).

De bijzonderheden die Malpighi binnen een jaar na Swammerdam ovist maakten, zijn waarneming van de embryonale vormen in de *cicatricula* van kippeëieren, staan vermeld op p. 295–296. Bevruchting en warmte maken de voorgevormde organen voor zover zij onzichtbaar bleven, zichtbaar (*De Formatione Pulli in Ovo*; 1673). De okselknoppen van planten zijn met boorlingen te vergelijken, kleine, samengedrongen plantjes die zich nog niet ontplooid hebben (1675).

In dezelfde tijd beschreef Malebranche haarfijn de theorie van de voorgevormde kiemen en hun veelvoudige omkapseling. Aanleiding was de in de bol voorgevormde tulp voor het komende seizoen. En in een appelpit, schreef Malebranche, zijn de appelbomen, appels en appelzaden tot het einde der tijden in voorraad, alle bomen steeds kleiner, op pitgrootte, in elkaar gepast, wachtend op hun beurt.

Met het blote oog was de voorgevormde tulp te zien en Malebranche zag door lunettes en loupes diertjes die 0,001 maal zo groot als een zandkorrel zijn, naar hij berekende.

Rech. de la Vérité: 'In de kiem van een vers ei dat niet bebroed werd, zien wij een volkomen gevormd kuiken. In kikkereieren kikkers, en andere dieren zullen wij evenzo in hun eieren zien als wij vaardig en ervaren genoeg zijn om hen te kunnen zien. We moeten veronderstellen dat al de lichamen van mensen en dieren die nog geboren zullen worden tot het einde der tijden, de onmiddellijke gevolgen zijn van de oorspronkelijke schepping; met andere woorden, dat de eerste vrouwelijke wezens geschapen werden met alle volgende exemplaren van hun eigen soort in hun binnenste.'

De verwijzing naar kikkereieren heeft betrekking op Swammerdam, die in het donkere gedeelte van een kikkerei een compleet gevormd kikkertje zich zag aftekenen. Malebranche schafte een broedmachine aan en onderzocht reeksen eieren. Zijn waarnemingen bevestigen zijn voorkennis. In Eva's schoot (of misschien in Adams) zijn alle generaties bijeen, want alle kiemen van alle levende wezens die ooit op aarde zullen verschijnen werden tijdens de schepping gevormd en gemaakt. Van mensen zowel als van kippen.

Eva of Adam voor wat mensen betreft (en hier laat Malebranche zijn volgelingen de keuze), maar hij verwijst niettemin met instemming naar Swammerdam, de ovist. Dege-
nen die moeite hebben om zich de reeks steeds kleinere, voorgevormde en omkapselde kiemen voor te stellen, sterkte Malebranche met de overweging dat de wonderen van Gods almacht niet met menselijk begrip bemeten kunnen worden en verder dat materie tot in het oneindige deelbaar is. De minuscule kiempjes kunnen daarom, als de tijd komt, tussen hun vezeltjes minieme voedseldeeltjes opnemen en zo tot vol formaat geraken.

Evenwel noteerde Malebranche, dat materie bewegend zoals Descartes en Boyle ondeckt hadden wel voedt, de kiem groter doet worden, maar niet vormt. De vorm is aan het embryo al dadelijk van Godswege gegeven (Fernel, p. 734). Geen *generatio spontanea* echter, en het Cartesiaanse geloof aan de vormende vermogens van de dode materie is een vergissing van deze overigens zo voortreffelijke filosoof.

Hoe fraai en duidelijk het embryologisch onderzoek van Harvey, Aristoteles, Galenus, Coiter en zelfs Descartes epigenese ook had aangetoond, preformatie behield zijn ahang, soms naar Augustijns model, soms naar Boyle's (IX.11). De door Nehemiah Grew (V.24), ovist, vertraagde publikatie van de ontdekking van de spermatozoiden in 1679 (Van Leeuwenhoek, p. 316–317) gaf een nieuwe wending, die Robert Hooke, ovist, voorzag en zo lang mogelijk tegenhield.

Sommigen beweerden dat zaaddiertjes niets met bevruchting (of embryovorming) hadden uit te staan. Zij vermeden het dilemma en bleven geloven in preformatie van de eikiem

of zich houden aan epigenese van de *conceptus* volgens Harvey. Degenen die de zaaddiertjes als deelnemers aan de bevruchting erkenden en preformist waren stonden voor de keus: of het ei gevormd (ovisten, ovulisten) of het zaaddiertje (animalculisten, spermatischen).

Wat dacht de ontdekker van de zaaddiertjes er zelf van? De kenners van Van Leeuwenhoeks werk zijn niet eenstemmig. Ongetwijfeld beschouwde hij de zaaddiertjes als beslissend bij bevruchting: grote verwekten mannetjes en kleine vrouwtjes. In 1693 liet hij de Royal Society weten dat hij hoopt het embryo met al zijn lichaamsdelen in de spermatozoïden te kunnen waarnemen. Een brief van 1699 (Letter Concerning the Seeds of Plants, *Philosoph. Transact.* 255, p. 306) is een doorslaggevend argument om Van Leeuwenhoek als animalculist-preformist te beschouwen.

‘Ik verklaar met stelligheid dat een dier (Animal) van het ♂ zaad de vorm van een menselijk lichaam bevat, maar kan mij niet voorstellen dat iemands verstand in dit mysterie zo diep of zover zal doordringen dat door de ontleding (Anatomizing) van het ♂ zaad van een van deze dieren wij in staat zouden zijn de vorm van een menselijk lichaam in zijn geheel te zien of te ontdekken.’

De volzin is een kromme, maar de mededeling is onmiskenbaar. Van Leeuwenhoek kon geen micromensjes binnen de spermatozoïden zien (ofschoon hij wist dat zij er qua forma wel waren) en anderen zagen ze wel. Hartsoeker, overtuigde animalculist-preformist, liet een ontroerende tekening maken (1694) van een zaadkereltje met een naar verhouding kolossaal hoofd (sindsdien in alle biologiegeschiedenissen afgebeeld). De secretaris van de Académie van Wetenschappen van Montpellier, François de Plantade (1670-1741), een astronoom, publiceerde een samenvatting van een brief die de heer Dalem(n)patius hem schreef (Extrait d'une Lettre . . . ; 1699) naar aanleiding van een merkwaardige ontdekking die hij met behulp van zijn microscoop had gedaan. Dalempatius berichtte dat hij met eigen ogen gezien had wat Hartsoeker vrij nauwkeurig had laten tekenen. Dank zij zijn microscoop was hij getuige geweest hoe zo'n mannetje een spermatozoïde verliet; hij zag armpjes, beentjes, borstje en hoofdje, en het dopje van het *animalculum* diende als mutsje. Overal werd de grap serieus genomen. Van Leeuwenhoek gaf zich moeite te verklaren dat hij Dalempatius (anagram van de naam van de auteur, Plantadius) niet geloofde.

Streng wilde Van Leeuwenhoek vasthouden aan preformisme-animalculisme. G. Garden (1649-1733), een Schotse geestelijke, schreef in 1691 een verhandeling die in 1693 door de Royal Society gepubliceerd werd (*Phil. Transact.* 192: 474-483). Garden sloot zich geheel aan bij de orthodoxe preformisten vanwege de gebruikelijke argumenten (van o.a. Malebranche) en verklaarde dat aanvankelijk De Graaf de aanwezigheid van de talloze kiemen, gevormd tijdens de schepping, in het ovum aannemelijk maakte, maar dat Van Leeuwenhoeks ontdekking hem geleerd had dat de kiemen in het zaaddiertje moeten worden gezocht. Hij legde Van Leeuwenhoek per brief de gedachte voor dat een in de spermatozoïde sluimerend embryo zich slechts kan ontwikkelen als de spermatozoïde het ei is binnengedrongen en zich in de *cicatricula* gevestigd heeft. Deze toenadering tot de ovisten werd door Van Leeuwenhoek resoluut verworpen in een brief aan de Royal Society, waarin hij Gardens A Discourse . . . Modern Theory of Generation kritiseerde.

Van Leeuwenhoek deelt mee zeker te zijn dat kiemen in de plantezaden gevormde plantjes zijn en wat voor planten geldt, geldt voor dieren. Hij kiest dezelfde positie als Malebranche en legt uit dat als wij ons niet vermogen voor te stellen dat een compleet wezentje zo uiterst klein zou kunnen zijn, zowel ons voorstellingsvermogen als ons vertrouwen in de peilloze Alwijsheid te kort schieten (1699).

In 1718 ontleedde Van Leeuwenhoek een vroege conceptus van een schaap. Hij rapporteerde dat hij daarin alle organen van het volwassen dier vrij duidelijk kon onderscheiden. Toch mag dit bericht misschien niet begrepen worden als een aanvaarding van ovisme of van epigenese. Bij herhaling had hij met nadruk verklaard dat zoogdierovariën niets dan bedenkzels (*mera figmenta*) zijn (*Arcana Naturae*; 1695: 440) en in 1716 schreef hij dat zoogdier-‘eieren’ niet bestaan en ovisten ze dan ook nimmer zullen vinden.

In latere jaren werd Van Leeuwenhoek in de schoenen geschoven dat hij beweerde homunculi (het woord *homunculus* stamt van Paracelsus, p. 216) te hebben gezien. De vergissing ontstond doordat twee tekeningen van Dalempatius op een verkeerde plaats werden opgenomen in een Nederlandse en Latijnse uitgave van Van Leeuwenhoeks brieven (1719).

Nicolas Andry (‘Bois-regard’; 1658–1742), professor in de medicijnen in Parijs, beschreef in het twaalfde hoofdstuk van zijn verhandeling over de voortplanting der wormen (1700) – een boek dat internationaal succes had en enige herdrukken beleefde – de ‘vers spermaticques’. Hij beriep zich op de almacht Gods en op Malebranche, en verdedigde de preformatie binnen de spermatozoïden met de gebruikelijke argumenten. Hij bedacht voor de omkapseling van de kiemen der voorgevormde generaties het woord ‘emboîtement’ (1714), een term die in het vakjargon van alle Europese talen doordrong. Degenen die nog twijfelen aan de voortplantingsfunctie van de spermatozoïden wijst hij erop dat men ze niet aantreft bij jongens, bejaarden en sommige zieken, dat ze beweeglijk zijn (leven is beweging en een ei beweegt niet) en dat de grote spermakop overeenkomt met het relatief zeer grote hoofd van boorlingen.

Met Jacques Gautier d’Agoty (1717–1785) bereikte de preformatie binnen de zaaddiertjes het hoogtepunt. In een pamfletje (*Zoôs – Génésis*; 1750) deelde de auteur mee dat hij in de spermatozoïden van de mens een homunculus, van een paard een micropaard, van een ezel een micro-ezel (verschillend van het paard door de grote oren) en van een haan een haantje waargenomen had. Niemand slaagde erin Gautiers waarnemingen te bevestigen, zelfs Haller niet, die moest erkennen dat hij het ernstig geprobeerd had.

Van veel meer betekenis dan Gautiers poppekast was een zendbrief die Martin Frobenius Ledermüller (1719–1769) in 1756 liet drukken. Ledermüller was rechtsgeleerde en werkte mee aan het Naturaliënkabineet in Bayreuth. Hij was een zeer bekwame en ijverige microcopicist die de afgietseldiertjes in 1763 van een blijvende internationale naam voorzag: ‘infusoriën’. Hij ontdekte vele Eencelligen en zijn brief was een pleidooi voor Van Leeuwenhoek en preformatie in de zaaddiertjes. Zijn verzameld werk heet *Mikroskopische Gemüths- und Augen-Ergötzungen* (3 delen; 1759–1763) en zijn zendbrief droeg een lange titel, hier bekort tot *Physikalische Beobachtungen*. Een verdediging van preformatie in zaaddiertjes was op zijn plaats voor wie de theorie geloofden, want in 1756 verminderde het aantal aanhangers zienderogen.

Ten slotte kies ik uit de kritieken en overwegingen pro en contra preformatie in de spermatozoïden nog het volgende.

De kampioen van de preformatie, Malebranche (p. 389) had verkondigd: ‘Het schijnt mij niet onredelijk te denken dat in een enkele kiem (un seul germe) oneindig veel bomen zijn, want de kiem bevat niets slechts de boom waar hij het zaad van is, maar bovendien een zeer groot aantal zaden die alle, in zichzelf, nieuwe bomen omsluiten en nieuwe zaden van bomen en deze bewaren misschien, onbegrijpelijk klein, andere bomen en andere zaden, even vruchtbare als de eerste, en zo verder.’

Deze spirituele wiskunde voert tot een poly-emboïterie die een rechtgeaarde wiskundige

als Hartsoeker niet kon verleiden. Hij maakte bezwaar (1722). Dan zou volgens zijn berekening, de afmeting van de eerste geschapen graankorrel 60 eeuwen later (ruwweg sinds de schepping tot Hartsoekers dagen naar bijbelse tijdrekening) één met dertig nullen maal die van de gepreformeerde kiem geweest zijn die in de 17e eeuw weer korrel werd. Nog indrukwekkender: als in een huidig konijn alle konijnen sinds het begin der tijden omkapseld zijn dan is de grootteverhouding één met honderdduizend nullen.

Dat ging het voorstellingsvermogen van elke gelovige, hoe goedwillend ook, toch te boven, maar Leibniz wees erop dat men niet materieel moet denken. De inkapseling betreft zielen, die geen afmetingen hebben.

14. De preformatie wordt door Leibniz' toedoen een hartverheffende theorie

Onmogelijk kunnen zowel spermatozoiden als eieren gepreformeerd zijn, verklaarde Leibniz, want dan moeten nooit anders dan tweelingen geboren worden (een aantekening die Aristoteles in ander verband ook gemaakt had). Leibniz was animalculist en warm geïnteresseerd. Emboïtement, zeker, maar natuurlijk alleen de ziel van de elkaar volgende levende wezens. Epigenese wees hij af, want het mechanistische dat natuurwetten beperkt en kenmerkt, belet dat zij een organisme zouden kunnen vormen van een ongeorganiseerde (homogene) massa. Niet alleen moeten de organismen van tevoren gevormd zijn, zij blijven ook eeuwig voortbestaan. Hier is een aansluiting met de *panspermie*-leer, die nog dadelijk hierna wordt toegelicht.

De resultaten van het moderne onderzoek, vervolgde Leibniz, leren ons dat *generatio spontanea* (leven ontstaan uit rotting of uit chaos) onmogelijk is. Integendeel, het zaad van volgroeiende dieren bevat, noodzakelijk en zonder uitzondering, dezelfde dieren in miniatuur. De miniatuurtjes zijn niet het gevolg van bevruchting en zij sterven evenmin. Onlogisch is het te denken, dat als van nature een levend wezen zijn voor ons zichtbare loopbaan begint en volgt, het daarna zijn bestaan zou beëindigen. Dat is tegennatuurlijk. Als een (groot) dier sterft duren de talloze, identieke kiemen die in zijn lichaam huisden, voort. Dieren worden niet voortgebracht en sterven niet: zij duren onveranderd maar alternerend in lichamelijke afmetingen voort. De natuur is oneindig, aldus Leibniz.

Biologen die zich tevreden stellen met de realiteit van de huidige biologie, die Leibniz' biofilosofie ver achter zich heeft gelaten, missen het genoegen zijn grootse concept – dat Platoon en Aristoteles over dit onderwerp samenvoegt – te overdenken en te proeven. Zijn humor als hij uitlegt dat het onzeker blijft of een zaaddiertje ♂ of ♀ is, of beide tegelijk, of geen van beide, brengt hem tot de volgende opmerking. De heer Kerkring (p. 324), door zijn theorie over het *ovum* beroemd geworden, vergelijkt het ♂ zaad met regen die op planten valt. De heer Van Leeuwenhoek heeft echter de ♂ sekse in ere hersteld en de ♀ sekse beoordeeld door Kerkring haar voorrang ontnomen (Kerkring was ovist) door deze sekse met een akker te vergelijken waarop zaad valt, een voedingsbodem en meer niet. Misschien, zo schreef de grote Leibniz, Aristotelisch geïnspireerd, zal eens iemand opstaan die bepleit dat, hoewel de ziel slechts van één der seksen afkomstig kan zijn door een organieke bijdrage van beide seksen één levend wezen ontstaat.

15. *Vallisnieri bekeert zich tot het ovisme*

Antonio Vallisnieri (1661–1730) hield zich als vergelijkend anatoom en hoogleraar in Padua bezig met vogels, reptielen en amfibieën, en verrichtte op allerlei terreinen enthousiast onderzoek. Hij schreef, dat als de zaaddiertjes (die wormpjes zijn; XII.8) mens zullen worden, zij dan zoals alle wormen en insekten een popfase moeten doormaken om zich daarna tot mens te ontwikkelen (*Istoria delle Generazione*; 1721). Zo'n tussenfase heeft nooit iemand geconstateerd. Preformatie zeker wel, want Malpighi heeft voor de planten, en Swammerdam voor de insekten, en alle beroemde filosofen (Leibniz!) hebben aan het licht gebracht dat geboorte en groei niets anders zijn dan de voortgezette en hervatte ontwikkeling van voorgestelde organismen.

Drie factoren doen materie bewegen: zwaartekracht, elasticiteit en gisting. Geen van drieën is alleen, schreef Vallisnieri, tot vorming van een organisme in staat. Kan een *vis plastica* materie vormend organiseren, zoals de neo-Platonisten (Henry More, p. 1185) ons voorhouden? Dergelijke onderstellingen geloven degenen die van mystiek houden. Zou men niet mogen geloven dat God toen hij de materie in beweging zette hem tevens een zekere harmonie meegaf? Of misschien nog een andere kracht, zodanig werkzaam dat ons begrip het niet volgen kan? Dan is het beter (eerbiedig) te zwijgen, want men behoort slechts te spreken over wat geheel begrepen is. Met behulp van materie en natuurwetten is het onmogelijk embryovorming te verklaren. Het meest aanvaardbare is preformatie van de kiem, een onderstelling waartegen geen steekhoudend bezwaar is in te brengen.

Tegennatuurlijk en een gruwelijke verkwisting, zoveel zaaddiertjes die verloren gaan terwijl slechts één de mogelijkheid zou krijgen tot ontwikkeling te komen, riep Vallisnieri uit. Hij toonde berouw zich aanvankelijk bij de animalculisten te hebben gevoegd. Toegegeven, Van Leeuwenhoek had gewezen op het jaarlijks verloren gaan van talloze appelpitten onder zijn boom en had in dat feit berust. En J. Baster (1711–1775), natuuronderzoekend medicus in Zierikzee, die in Leiden (bij Boerhaave en Albinus) en in Parijs gestudeerd had, een vooraanstaand schelpekenner, legde uit dat één krab 12 444 eieren legt die ternauwernood één levend krabbetje opleveren. Het zijn misschien wel biologisch juiste en te rechtvaardigen gegevens, maar theologisch zijn ze, oordeelde Vallisnieri, niet waterdicht. Ik vermoed dat hij dezelfde kommer voelde als P. Lyon(n)et (1707–1789): spermatozoiden zijn geen appelpitten en geen krabben. Hoe moet het met hun onsterfelijke (mens)ziel?

Lyonet, Frans advocaat-natuurlijefhebber, vertaalde de *Insectotheologie* van F.C. Lesser in 1745 in het Frans (XI.29) en publiceerde in 1762 een superbe anatomie van de wilgehout-rups. Hij vroeg Andry eens te willen nadenken over de consequenties van preformatie in de zaaddiertjes. Als zij een onsterfelijke ziel bezitten, zoals Van Leeuwenhoek beweert (zei Lyonet), dan moeten we besluiten dat God miljoenen zielen opoffert om slechts één het voortbestaan te gunnen; alle andere gaan verloren want zij blijven ongedoopt. De spermatozoiden die een katholiek bewonen kunnen misschien nog gered worden, maar talloze zijn door voorbeschikking, buiten hun schuld en buiten bereik van de Kerk, reddeloos. Durft Andry zo'n theorie te handhaven? vraagt Lyonet.

Omstreeks het midden van de 18e eeuw ontcrachtte de *panspermie*-leer het bezwaar van de verspilling. Men bedacht dat sperma verdampt en alle zaaddiertjes op één na terugkeren in de atmosfeer, waar zij als voorgestelde kiemen voortbestaan en hun beurt afwachten. Vallisnieri profiteerde niet van die wel wat laat gevonden uitleg.

Langs dezelfde weg die Boyle volgde kwam Vallisnieri tot geloof aan ovisme (1692): Gods wetten kan de mens leren kennen door de studie van de wereld die hij bewoont en

gewaarwordt, maar zij blijven ondoorgrondelijk, zij het dat hun onmisbare aanwezigheid, hun eenvoud, hun duurzaamheid en hun algemene geldigheid overduidelijk zijn. De levende natuur is onafzienbaar rijk gevarieerd en gestructureerd. In onze dagen is Gods natuur constant, de soorten overanderlijk en preformatie van de kiemen daarom aannemelijk. Vallisnieri had Augustinus bestudeerd en geconstateerd dat de paradijsvloek die in Eva's eierstokken werd vereeuwigd natuurgetrouw in de preformatieer past. Alles – levend en dood – werd tegelijk, voltooid en in actu geschapen.

Met verwoede ijver onderzocht Vallisnieri dierenvariëtiën (zeug, teef, koe, moervos, wolf, kat, ezelin) en moest erkennen in de follikels nimmer een ei te hebben gevonden; ook niet in samenwerking met G.B. Morgagni (1682–1771), een bekwaam Italiaanse fysioloog-anatoom. Een getrouwde jonge boerin die de val uit een boom niet overleefde, een achttienjarig meisje, in een klooster opgevoed en dat maagdelijk was als 'alle tekenen niet bedriegen', een vijfjarig meisje, een zestigjarige vrouw, geen van allen verschaffen zij Vallisnieri bewijs van het bestaan van een zoogdier-'ei'. Hoe hij zich ook inspande en 'met de grootst mogelijke zorgvuldigheid en de grootst mogelijke behendigheid een *corpus luteum* (Graafse follikel) uitknijpt, het vocht in de holle hand opvangt, het bestudeert met het blote oog, daarna met een zwakke en een sterke loupe en ten slotte met een microscoop, [hij krijgt] geen ei te zien noch enig voorwerpje dat het zou kunnen zijn'.

Vallisnieri bleef desondanks ovist. 'Het staat vast dat in de ♀ testes (*femineis testibus*) het ei gevonden zal worden' en hij herhaalde daarmee letterlijk Malpighi's woorden van 1672. Vallisnieri besloot dat het ei zich in de follikel bevindt, misschien onzichtbaar klein, en dat het door *aura seminalis* (p. 316) bevrucht wordt. Vervolgens dringt een spermatisch insect (1721) de follikel binnen en prikkelt het ei – dat door de bevruchting al wat groter en zwaarder geworden is – zodat het loslaat en de gescheurde follikel verlaat, de *tuba Fallopii* passeert en zich in de uterus vestigt. In het ei is het dier voorgevormd aanwezig, zoals een plantekiem in een plantezaad. De kiem is zo klein en zo fijn van structuur, dat ogen en hand al uitgeput zijn alvorens het te ontdekken (*Della Generazione dell' Uomo e Degli Animali*; 1722).

Vallisnieri meende dat *aura seminalis* de embryonale groei in gang zette, Spallanzani dacht de zaadvloeistof.

16. Spallanzani's kikkers lappen de zaadlucht aan hun laars

Lazzaro Spallanzani (1729, Scandiano – 1799, Pavia) ging school bij de jezuiten en studeerde van 1749 af rechten in Bologna. Voorzien van de doctorshoed werd hij priester in Reggio (in 1760 abbe) en bovendien hoogleraar in Reggio en in Modena. Daarna bezette hij dertig jaar de leerstoel voor natuurlijke historie in Pavia (1769–1799). Hij werkte aan geologie (mineralogie) en deed bekwaam experimenterend veel baanbrekend biologisch onderzoek. Hij bestreed de beweringen van Needham en Buffon aangaande *generatio spontanea* (XII.6). De resultaten van zijn proefnemingen steunden de ovist-preformisten krachtig.

Omdat kikkers en padden gemakkelijk verkrijgbare dieren zijn besloot Spallanzani de voortplanting en embryologie van amfibieën te bestuderen (*Prodomo*; 1768). Ofschoon Swammerdam de uitwendige bevruchting bij kikkers nauwkeurig beschreven had (p. 314), geloofde men hem niet. In Leipzig legde de hoogleraar F. Mentzius uit dat sperma uit de duimzwellung aan de voorpoot van het mannetje in de borst van het vrouwtje door-

drong en daarna langs (nog) onbekende wegen ovarium en eieren bereikte (*De Generatione Paradoxa Ranarum*; 1724).

Allereerst controleerde Spallanzani Swammerdams verslag, dat in 1750 nog eens door J.A. Roesel von Rosenhof (1705-1759) bevestigd was. Roesel was een Neurenbergse kopergraveur en een uitstekende natuurhistoricus, die onder meer een biologie van de Duitse kikkers schreef. Swammerdam en Roesel hadden goed waargenomen, constateerde Spallanzani, maar kwam bevruchting nu uit het sperma zelf voort?

Eieren uit parende kikkers en padden verwijderd – Spallanzani verklaarde dat hij 2027 dieren onderzocht had – komen, daarna geïsoleerd, nimmer tot ontwikkeling. De Réaumur had in de jaren dertig geprobeerd sperma van parende kikkers op te vangen, maar slaagde niet (VIII.8). Het gelukte Spallanzani ♂♂ kikkers tafzijden broekjes aan te trekken. Zij paarden zo gekleed, maar nooit volgde ontwikkeling van de zwarte eieren in het kikkerdril. Met een kristalheldere vloeistof die hij in de kikkerbroekjes vond, kon Spallanzani eieren uit de buik van parende vrouwtjes gehaald, bevruchten.

Is het embryobegin, de levenskiem, afkomstig van het mannetje of van het vrouwtje? Animalculisme of ovisme? Vast kwam te staan dat voor de ontwikkeling van kikkerei tot kikkervisje de ei-inhoud geheel verbruikt wordt. Bovendien zijn het bevruchte en het onbevruchte ei uiterlijk volkomen gelijk. Dan moet het kikkerembryo compleet in het ei aanwezig zijn, want door bevruchting wordt geen materie toegevoegd.

Hoe wordt de embryonale ontwikkeling opgeroepen? Is er een *aura seminalis*? In een concaaf glaskommetje (horlogeglas) plaatste Spallanzani een beetje kikkerdril (de eieren kleefden aan het glas) en in een duplicaat kommetje deed hij een druppel kikkersperma. De twee glaesjes werden boven en onder met de randen tegen elkaar neergezet zodat het kikkerdril en sperma gescheiden bleven, maar met slechts met 2-3 mm tussenruimte. Er volgde geen bevruchting. De komrandjes werden luchtdicht gekit, zodat geen atmosferische lucht toegang had. Geen bevruchting. Een voorzichtige zachte verwarming heeft spermaverdamping en een vochtlaagje op glas en eieren tot gevolg, maar bevruchting blijft uit. Hij deed dezelfde proeven met eieren van padden en boomkikkers. Géén *aura seminalis*.

Wat veroorzaakt bevruchting? Spallanzani voegde 200 mg sperma aan een halve liter water toe. Kikkereieren hiermee bevochtigd kwamen alle tot ontwikkeling, ook na nog veel sterkere verdunning. Als een kikkerei wordt aangeraakt met de punt van een naald die in een halve liter water met ca. 200 mg sperma gedoopt werd, volgde ontwikkeling.

De hoeveelheid sperma nodig om bevruchting teweeg te brengen is zo gering, de uitwerking is zo groot, dat Spallanzani die bevruchtingskracht vergeleek met de gifkracht van addergif, de geurkracht van *Styrax* en met elektriciteit. Spermatische kracht (*quid fecundans*) is een stimulering (zoals Haller bedoelde) en draagt niet materieel bij tot de vergroting van de gepreformeerde kiem.

Spallanzani experimenteerde over houdbaarheid van kikkersperma bij verschillende temperaturen. Hij vond dat door filtreren (zijde, katoen en vloeipapier) de bevruchtende uitwerking totaal verdween, maar terugkeerde in vloeistof waarin het filterpapier was uitgeknepen.

Sinds 1771 bestudeerde Spallanzani spermatozoïden met bijzondere aandacht. Het zijn levende diertjes voortgebracht door de volwassen dieren, wat ook de meerderheid van de vroegere en huidige auteurs daar ook poogt tegen in te brengen. Zij delen zich niet zoals infusoriën en bacteriën. Met bevruchting hebben die diertjes niets te maken. Zijn conclusie werd nog nader bevestigd toen hij in kikker-, padde-, en salamandersperma overvloedig

spermatozoïden aantrof en ze bij hoge uitzondering wel eens niet vond (1789). Die zaad-diertjesvrije vloeistof werkte niettemin bevruchtend. Spallanzani heeft ongetwijfeld te grif ondersteld dat in de bevruchtende vloeistof geen spermatozoïden aanwezig waren. Vijftiendertig jaar na zijn dood werd proefondervindelijk bewezen dat spermatozoïden (van amfibieën) onmisbaar voor bevruchting zijn (1824).

Wie verwacht dat door Spallanzani's experimenteel bewijs *aura seminalis* voorgoed weggewaaid zou zijn, wordt teleurgesteld. Lamarck verklaarde nog in 1802 dat *aura seminalis* een kuikenkiem ontvankelijk maakt om de ontwikkeling te beginnen. Hij was de enige niet.

Spallanzani stelde een taxonomische verandering voor. Amfibieën zijn levendbarend, geen eierleggers, want het embryo (foetus) is al gevormd in het vrouwtje aanwezig samen met de embryo's voor de komende jaren. Amfibie-eieren groeien en daarom moeten zij organen bezitten, want zonder organen is er geen groei. Een kikkerei is vergelijkbaar met een insektepop. Vogeleieren hebben een omhullende dop of vlies; amfibie-embryonen niet. We moeten dus de amfibieën als levendbarenden beschouwen.

17. Albrecht von Hallers na ampel beraad begane vergissing

Geén voorgevormde kiem in een ei, verklaarde Von Haller in *Primae Lineae Physiologiae* (1747), maar een epigenetische ontwikkeling van een embryo mag ondersteld worden. Een gelei-achtige stof is het begin. Een of andere rangschikkende kracht ordent de partikels, een kracht die volgens goddelijke wetten werkzaam is. Het verschijnsel is met kristalvorming vergelijkbaar en het heeft plaats bij lagere planten, in dierlijke eiwitten (*gluten*) en in weefsels, voorts in de hergroei van de zoetwaterpoliepfragmenten en bij de hartvorming in kuikenembryo's.

Vier jaar later, in de 1751-editie van *Primae Lineae*, wilde Haller toch een mate van preformatie aanvaarden. Hersenen, ruggemerg en enige bloedvaten ontwikkelen zich door vergroting rechtstreeks uit een zaaddiertje. Hun vorm laat het zien. Dat impliceert een mate van preformatie.

Hoofddrol van het semen is het activeren van de embryo-groei, het embryo dat geheel transparant en daarom onzichtbaar is, maar, vermaant Haller, onzichtbaar zijn betekent niet dat iets niet bestaat. De onzichtbare voorgevormde micro-organen van het embryo worden door het semen tot groeien geactiveerd en Haller heeft geen bezwaar om de *animalcula* met azijnaaltjes of infusoria te vergelijken.

Hij verzekert zijn lezers dat Van Leeuwenhoek de twee seksen *animalcula* onderscheidde door kleine verschillen in de staartstreek, beweerde dat *animalcula* paren, dat de vrouwtjes zwanger worden, hun staart verliezen, vervellen en sommige twee koppen hebben en de bouw van de mens bezitten. Tegen zijn eigen pseudo-Leeuwenhoekse, slordige en verwarde opsomming maakt Haller bezwaar; hij gelooft er niets van. Gautier gelooft hij evenmin, die in paardesperma een foetus zo groot als een boon had aangetroffen, dat precies op een paardje geleek, en die in ezelspermatozoïden een foetus met lange oren zag.

Het onzichtbare embryo in de Graafse follikelvloeistof wordt, zoals gezegd, door het semen tot groeien gestimuleerd, zodat het embryohart sterker ritmisch gaat kloppen en daardoor stromen de lichaamssappen (*humores*) krachtiger naar alle lichaamsdelen van het embryo die daardoor ontwikkelen (*evolutio*). Het beginnende embryo verlaat de follikel ('die De Graaf *ovum* noemde'), daalt af door de tuba Faloppii (eileider) en belandt

in de uterus holte. De achtergebleven Graafse follikel verandert nu in een *corpus luteum* (en niet andersom 'zoals men placht te beweren').

Geassisteerd door J.C. Kuhlemann, die bij Haller zijn doctorsgraad wilde verwerven (Göttingen, 1753), opende Haller 'veertig oöien, dertig teven, en bovendien nog geiten, koeien, zeugen, zevenslapers, voedsters (konijnen), en ten slotte de lijken van zes vrouwen die tijdens zwangerschap, abortus of baring stierven.'

De Graafse follikels bevatten dus iets – behalve een helder vocht – dat een nakomeling oplevert. Kuhlemann dacht dat hij een ovum, een ei, gevonden had, maar daar wilde Haller niets van weten: het voorgestelde embryonale begin is onzichtbaar.

In *Ad Generationem* (1767) liet Haller vroeger werk de revue passeren en zijn kritiek vulde hij met eigen resultaten aan. Ofschoon Nicolas Lémery (1645–1715) proefondervindelijk aangetoond had dat vogeleischaal permeabel is (indigo dringt het ei binnen; 1686) en Vallisnieri een ei in gekookt (lucht vrij) water in een luchtledige glasklok (luchtpomp) had gezet en zag dat luchtbelletjes door de schaal naar buiten komen (1713), wilde Haller desondanks toch de zoogdierplacenta geen ademhalingsfunctie toekennen. De moederlijke en de foetale bloedsomloop en ademhaling zijn gescheiden, basta.

Die scheiding (of toch een direct contact?) zette veel pennen in beweging, want verstrekende biologische en theologische gevolgen hangen daarmee samen. Bloed is een magische vloeistof, voor iedereen. Saffraan geïnjecteerd in de moederlijke bloedbaan werd in het vruchtwater teruggevonden en kwik geïnjecteerd in de navelstreng werd in het moederlijke bloed teruggevonden. Ik teken aan dat alchemistische denkbeelden de keuze van de injectievloeistoffen moet hebben bepaald.

Lucht is sedert de vroegste biologie het levenselement en Hallers afwijzing van enig contact met het embryonale bloed wil ik begrijpen als een terugkeer tot het antieke (en vroegchristelijke) standpunt, dat de boorling pas tot leven komt na de eerste ademhaling.

Eenmaal tot preformatie bekeerd hield Haller streng vast aan die leer.

Elementa Physiol. 1766: 148: 'Geen deel van een dierlijk lichaam vormt zich na het vorige, want alle zijn gelijktijdig geschapen en verschijnen tegelijk. Laat sommigen verklaren dat de ruggestreek, de hersenen, de rugwervels, of het hart het eerste deel van het jonge dier zijn, laat Galenus leren dat de lever het eerst wordt voortgebracht, laat anderen beweren dat de buik samen met het hoofd, ruggegraat en hersenen vooraan gaan, en dat deze organen de oorsprong kunnen zijn van de overige lichaamsdelen, ik geloof dat die geëerde heren niet anders bedoelen dan dat hart en hersenen zichtbaar zijn terwijl de overige lichaamsdelen nog onzichtbaar bleven.'

Hallers conclusie werd: *Nulla adeo est epigenesis* (Geen greintje epigenese).

Levendbarenden planten zich zonder een ei-fase voort. Graafse follikels zijn geen zoogdierieren en ze bevatten evenmin een ongevormd dier-in-aanleg. Vroegere auteurs noemden een vliezige zak waar een embryo in zweeft 'ei'. Met zo'n definitie kan van een zoogdier gesproken worden, maar eigenlijk is een vogelei heel wat anders.

Haller karakteriseerde hiermee de staat van zaken tot het einde van de 18e eeuw. Het zoogdier was onvindbaar gebleven (ondanks Hallers verwoede pogingen) en hij bleef toch de term *ovum* gebruiken (en Harveys betere term *conceptus* niet).

De embryologie volgens Buffon werd door Haller bestreden in een opstel dat hij aan een Duitse vertaling van *Histoire Naturelle* vooraf liet gaan (2e deel, 1750). Spermatozoïden zijn zeker geen levende 'organische' moleculen en zoals veel tijdgenoten kon Haller niet begrijpen hoe Buffons 'moule intérieur' (inwendige mal) werkt bij de embryovor-

ming. Buffon verzekerde dat die holten de binnenkomende materie de ouderlijke vormen oplegt en dat kinderen daardoor op hun ouders lijken.

Buffon argumenteerde als volgt. Een van tevoren genoemde kiem bestaat niet, een kiem die dan ook nog tot in het oneindige in elkaar gepaste kiemen zou zijn. Integendeel. De menging van de twee zaadvloeistoffen doet de kiem ontstaan door het gelijktijdig uitkristalliseren van alle lichaamsbestanddelen. De organische materie is altijd bereid vorm aan te nemen en andere, overeenkomstige materie in te lijven, betoogde Buffon. De inwendige mal die eens door God geschapen werd, blijft van generatie op generatie behouden. Diens aanwezigheid leidt tot volgroeide levende wezens van dezelfde gedaante als die de beginmaterie verschafte en daarom zijn de dier- en plantegroepen permanent. Gepreformeerde mallen dus.

Inwendig, dat wil zeggen anatomisch, zijn alle mensen verschillend, zei Haller en hij kon zich op een onvergelykelijk veel grotere anatomische kennis beroepen dan Buffon. Ieder individu heeft weer verschillend gevormde bloedvatcomplexen, spieren, skelet. Allerlei lichaamsdelen van het embryo ontbreken bij de ouders, zoals de navelstreng, de borstklier, een extra rij tanden-in-aanleg. En wat de erfelijkheid van tijdens het leven verworven eigenschappen betreft: verminkingen zijn niet erfelijk.

Buffons moule intérieur is een pasklaar gemaakt bedenkfel dat feitelijke steun ontbeert. Overigens, toevallige atoombotsingen kunnen onmogelijk de wonderschone orgaanvormen maken, blinde chemische reacties net zo min. De structuur van de levende organismen is zo volmaakt geordend en doelmatig, dat slechts de oneindige Wijsheid van de Schepper dit bewerken kan.

Voor het overige had Haller tegen Buffons *Histoire Naturelle* geen principiële bezwaren. Buffon was tegen preformatie en Haller in die dagen (omstreeks 1750) eigenlijk ook.

Een toenemende invloed van maat en gewicht in het 18e-eeuwse biologisch onderzoek – waar Hallers vriend en landgenoot Bonnet immuun voor bleef – komt ook naar voren in Hallers gegevens. Een menselijk embryo, deelde hij mee, wordt in de eerste maand 300 000 maal zo zwaar en een volwassene weegt 108 000 000 maal zoveel als een 1-maands embryo. Die cijfers tonen aan hoezeer de groeisnelheid met de leeftijd afneemt. Haller verbond geen conclusies aan dit verschijnsel en ik moet bekennen dat ik niet weet hoe Haller het begin van een embryo in eerste aanzet gewogen heeft. De cijfers dank ik aan Needham (1934), die hierbij verwees naar R. Mayer (1893). Laatstgenoemde schreef: 'Eine einzige Zahl hat mehr wahren und bleibenden Wert als eine kostbare Bibliothek von Hypothesen.' Needham citeerde Mayers 'immortal words' en vermeldde de volgende cijfers van Haller niet. Haller schatte de ouderdom van de aarde op 6000 jaar, gelijk te stellen aan 200 generaties. De reeksen moeders, berichtte Haller, passen als vliesjes om elkaar heen en hij berekende dat Eva 200 000 miljoen menskiemen in zich meedroeg. Sommige cijfers zijn meer 'immortal' dan andere.

18. Monaden, moleculen en mallen; Buffon en Bonnet

Veel eigenschappen van Leibniz' monaden (VII.1) vinden we bij Buffons (X.14) 'molécules organiques' terug. Zij zijn de onzichtbaar kleine bouwelementjes van elk levend wezen, onverwoestbaar (gaan na de dood uiteen en in herwonnen vrijheid de eigen weg), zijn alomtegenwoordig en steeds actief (XII.2,6). Zij dringen gemakkelijk levende organismen binnen en vinden een passende plaats, zodat zij voeden en doen groeien. Als het dierlijk

lichaam volgroeid is zullen overtollige *molécules organiques* de voortplanting mogelijk maken, want zij worden zaadvloeistof (*liqueur séminale*).

De 'testicules femelles' (ovariën) functioneren zoals de testicules mâles: zij filteren de zaadvloeistof uit het bloed, met dit verschil dat de vrouwtjes die vloeistof verzamelen in de follikels. Buffon handhaafde hiermee de twintig eeuwen oude opvatting.

Door de microscoop zag Buffon 'corpuscules spermatiques' in de zaadvloeistof. Hij verwierp de term van Van Leeuwenhoek, *animalcula*, want diertjes hebben veel meer structuur dan de corpuscules. Deze laatste zijn bij dieren en bij planten hetzelfde; plantaardige corpuscules krijgt men te zien in water waarin wat fijngewreven zaad bewaard wordt.

Buffons waarneming was correct. Indien de ♂ en ♀ vloeistoffen en de plantzaden-vloeistof enige tijd bewaard worden en dan onderzocht, bevatten zij vele op elkaar gelijkende micro-organismen.

In de zaadvloeistoffen voegen de overeenkomstige moleculen zich bijeen. Organische moleculen van het hoofd verzamelen zich, afkomstig van mannetje en van vrouwtje, van andere lichaamsgedeelten evenzo. Een kiem ontstaat die later tot een embryo en een levend wezen zal uitgroeien overeenkomstig aan de ouders (Hist. Nat. II: 356; 1749). Daarbij wordt het embryo ♂ als het aantal 'molécules organiques' afkomstig van het mannetje groter is dan van het ♀ in het mengsel van de twee zaadvloeistoffen (Hist. Nat. II: 328).

De allereenvoudigste wezentjes bestaan uit weinig *molécules organiques*, wat grotere zijn de heel kleine wormpjes in rottende stoffen, nog meer *molécules* bijeen levert grotere dieren op.

Als voedingstof het organisme binnengekomen is, valt het in componenten uiteen. De ruwe grondstof (*matière brute*) wordt langs de uitscheidingswegen uitgestoten. De opneembare materie (*matière assimilable*) gaat het bloed binnen. Door de bloedsomloop bereikt dit alle lichaamsgedeelten. Elk deeltje heeft zijn bijzondere vorm (Hist. Nat. II: 34). De nieuwe materie kan slechts daar binnendringen waarvoor hij de passende vorm bezit. Een *moule intérieur* (inwendige mal) bepaalt welke materiepartikels zullen binnengaan en welke elders een onderkomen moeten zoeken. Zo komt alles op de juiste plek. Groei heeft overal plaats en de vorm van plant of dier blijft in de nakomeling gehandhaafd. Elke soort heeft de soorteigen *moule intérieur*. De overtollige moleculen hebben tijdens hun korte verblijf in de *moule* de juiste vormafdruk meegekregen (dit moeten Buffons lezers als een onnodige aantekening gezien hebben, want de 'molecules organiques' hadden de goede vorm al om binnen te kunnen gaan) en zo bezitten de zaadvloeistofmoleculen de vorm van de ouder en wordt deze doorgegeven (*théorie des germes accumulés*).

Buffon wees op een welbekend verschijnsel. Aan een stek verschijnt een knop, uit de knop komt de ouderplant ongewijzigd te voorschijn. Zo ontstaat ook uit een stukje poliep een complete. Voorgevormde moleculen sluiten zich aan.

Hoe mechanistisch de gang van zaken ook schijnt, toch laten Trembleys experimenten met de zoetwaterpoliep Buffon zien dat een levend wezen geen machine is. Een *force expansive*, uitzettende kracht, zoals warmte materie doet toenemen, maakt van inerte materie levende. Georganiseerde materie kennen we als kristallen en als levende wezens. Droge, stugge materie wordt veranderd door licht- en warmte-corpuscules die op de oppervlakte botsen in heel kleine en dunne driehoekjes die, onder invloed van de zwaartekracht, zich als kristallen groeperen (1749). De laatste uitspraak is een mengsel van Platonische, Lucretiaanse en Cartesiaanse denkbeelden: Platoon die materie, de vorm en de dingen uit wiskundige eenheden bouwde (microdriehoekjes), Lucretius' atoomtheorie en Descartes'

kristalmodel (dat weer aan de Oudheid ontleend was). Newton leverde de zwaartekracht.

Op smeuge en plooibare materie kan de zwaartekracht, versterkt door warmte in drie richtingen tegelijk inwerken en zo een levende, gestructureerde kiem maken. Deze kiem groeit door intussusceptie, zegt Buffon, terwijl kristallen slechts door oppervlakkige aanhechting (appositie) groter worden.

Waar zonlicht de aarde verwarmt, verschijnt leven. Groen bedekt het aardoppervlak en dieren bevolken de wereld. Bovendien maken alle levende wezens warmte. 'Ik heb vaak opgemerkt bij dikke bomen, dat het binnenste warmer was wanneer zij tijdens een koudeperiode geveld werden, voelbaar warmer.' Buffon verklaarde dat lucht aan de levenswarmte, plantaardig en dierlijk, bijdraagt. Hij bevestigde het experimenteel.

De ademhaling van een klein dier en het licht van een kaars verbruiken evenveel lucht, want in twee even grote, luchtdicht gesloten ruimten sterft een dier na dezelfde tijd als waarin een kaars uitdooft. 'Niets kan meer doorslaggevend aantonen dat de warmte (le feu) van een dier en van een kaars gelijk geaard zijn' (une seule et même nature; 1749).

Materie-moleculen (van zachte materie) die zich met warmtemoleculen verenigd hebben, zijn molécules organiques. Omdat zij een chemische aantrekkingskracht bezitten vormen zij levende wezens.

Deze *generatio spontanea* verloopt niet volgens een van Godswege ingesteld plan, maar eenvoudigweg door toeval (le hazard) en neiging (le désir) als maar voldoende tijd beschikbaar is. Die aantrekkingskracht en de zwaartekracht brengen samen de moule intérieur tot stand. Franck Bourdier wil de moule intérieur in moderne terminologie omschrijven als 'champ morphogénétique' (Buffon, 1952: 72).

Tot besluit verklaarde Buffon (Hist. Nat. IV: 174; 1753): 'Zeer stellig is het toeschrijven van alle natuurverschijnselen aan mechanistische grondwetten groots en schoon. Deze stap is in de filosofie de meest stoutmoedige die men kan zetten. Descartes heeft het ondernomen. Toch schijnt het mij toe dat niets willen toelaten in de materie dan eigenschappen die wij willen erkennen, een voze en slecht onderbouwde zelfoverschatting is. De natuur kan allerlei andere, algemeen geldige eigenschappen bezitten die wij nog zullen ontdekken.'

Ik wijs erop dat deze peroratie verscheen in het jaar dat Buffon in het openbaar en in druk zijn botsing met de theologen wilde gladstrijken.

Kritiek op Buffons bespiegelingen bleef niet uit. De Lettres à un Américain sur l'Histoire Naturelle door de Lignac (X.14) laat ik buiten bespreking en Bonnets grondige wijzigingen van Buffons concept komen hierna aan de orde. De abbé J.A. Lelarge de Lignac beschikte over zeer veel minder biologische kennis dan Buffon, was ten minste evenzeer bevoordeeld en miste zijn kwaliteiten.

Haller (IX.10) vroeg zich af wie of wat het groeiende embryo zo ordent dat nooit een oog zich aan een knie hecht, een oor niet aan een hand kan kleven en een been nooit naar de hals verdwaalt (Reflexions... Buffon; 1761: 41).

Spermatozoïden hebben een *flagellum*, een ware staart die het dier gebruikt om mee te zwemmen, zei Spallanzani. De zogenaamde corpuscules die Buffon in de plantaardige zaadvloeistof zag, zijn weliswaar ook gestaart, maar dat zijn schimmeldraadjes (Nouvelles Recherches...; 1769: 42-43). Over de moule intérieur zei Haller: 'Denk eens aan een Hottentot die slechts één testikel bezit, en aan een Zwitser van wie in zijn jeugd één testikel verwijderd werd. Beiden zullen kinderen kunnen voortbrengen die alle lichaamsdelen en twee testikels bezitten. Een man die een hand, een been, een oog verloren heeft, zal niettemin volkomen kinderen voortbrengen. Indien de heer De Buffon geneigd zou zijn de moe-

der als de plaats van herkomst aan te wijzen van de hand en dat oog, dat het kind van de éénogige en éénhandige vader wel bezit, dan zou die tweede testikel toch het vermogen van de moeder te boven gaan en de heer De Buffon zou niets anders overblijven dan een algemene echtbreuk bij al die naties (*toutes ces nations*) te onderstellen.' Madame Genet-Varcin (Buffon, 1952: 155) citeerde de zojuist vermelde passage en wees er vervolgens op, dat Bonnet zich afvroeg waar de lichaamsgedeelten van een rups zijn die de moule intérieure van de vlindervleugels bevat. Zij zag in Buffons leer van de vorming van het organisme een benadering van neo-vitalisme of van entelechie. Het schijnt mij toe dat Buffon noch het een noch het ander bedoeld heeft. Zijn theorie was veeleer een mechanistisch-causale fantasie, verwant aan de Stoïcijnse *logoi spermatikoi* (VIII.3). Buffon was gekant tegen de preformatieleer, misschien door mathematische bezwaren. Door zijn levende materie-theorie uit te breiden met de moule intérieure kon hij dezelfde vormvaste voortplanting verklaren als die door een emboîtement verkregen zou worden. Daar paste warmte als vormend agens bij. Geheel vrijblijvend noteer ik dat Buffon het initiatief nam om de ijzergieterij uit erts in zijn geboortestreek, te doen herleven, om door verhitting (*l'action du feu*) vloeibaar ijzer in mallen te vormen.

Er is een eigenaardige overeenkomst tussen Buffons opvattingen en gedachten die Bonnet opschreef in 1747, twee jaar eerder, maar die pas in 1764 gedrukt werden (*Contemplation . . .*). Hoogstwaarschijnlijk waren die aantekeningen Buffon geheel onbekend. Bonnet ging uit van de vezeltheorie, de micro-bouwelementjes met een inwendige holte.

Het lichaam van levende wezens bestaat uit vezels, schreef Bonnet. Een vezel is een netwerk van moleculen. Vezelnetten bouwen transportwegen (buisjes) en organen. Een vrijwel oneindig grote hoeveelheid verschillende buisjes, bestaande uit allerlei vezels, verzorgt de fysiologie, zoals de opname van voedsel.

De microlacunes tussen de vezelmoleculen worden door capillaire krachten vol voedselsappen gezogen, zodat elke vezel zich vergroot (ofschoon hij zijn identiteit niet verliest). Levende organismen groeien, embryonaal en later, door invoeging en het aan zichzelf gelijk maken van voedsel in de vezels. Deze verstevigen omdat de moleculen vaster op elkaar worden gepakt.

Let wel: la Machine demeure en grand ce qu'elle était en petit. De structuur van de lichaamsmachine blijft gelijk, van het eerste begin af, het eerste begin dat zo klein was dat het aan onze waarneming ontsnapte. En bovendien: elke vezel is wéér een miniatuurmachine. Voedselstoffen, zelf machteloos, voegen zich in het groeiende lichaam en worden bestanddelen van een organisme als geheel.

Charles de Bonnet (1720, Genève - 1793, Genthod) studeerde rechten en letteren in zijn geboortestad. Als gekwalificeerd rechtsgeleerde (sinds 1743) werd hij door Swammerdams Bijbel der Natuure (V.27) en De Réaumur's publikaties zo gegrepen, dat hij zich aan de biologie wijdde. In 1740 maakte hij zijn ontdekking bekend: zonder bevruchting brengen bladluizen levende jongen ter wereld. Overigens had Van Leeuwenhoek al vóór 1719 dezelfde waarneming gedaan.

Bonnet werd een trouwe volgeling van Leibniz, Descartes, Locke en Malebranche vormden zijn meningen over de levende natuur, en zijn deïstische natuurfilosofie. Omstreeks 1750 waren zijn ogen zozeer verzwakt dat hij zich gedwongen zag het microscooperen achterwege te laten. Hij wijdde zich aan de biofilosofie, maar kon toch nog tot 1777 de regeneratie-proeven van De Réaumur (1712) en Trembley (1740) voortzetten. Hij bestudeerde het herstel van verminkte slakken (1769) en salamanders.

Zijn omvangrijke verhandelingen over insecten, psychologie, natuurfilosofie, voort-

planting, experimentele plantkunde en theoretische biologie verschenen verzameld in elf kloeke delen (1770–1788). Nagelaten aantekeningen over zijn levenservaringen, die Bonnet tussen 1775 en 1791 gedicteerd had, werden in 1948 gedrukt door toedoen van R. Savioz. In hetzelfde jaar verscheen een monografie van Savioz over Bonnets levenswerk: *La Philosophie de Charles Bonnet*.

Zonder tussenkomst van een mannetje kan een ♀ bladluis tot 95 levenskrachtige eieren leggen, berichtte Bonnet de Académie, die hem op grond van het verslag van zijn waarnemingen tot Correspondant benoemde; Bonnet was nog maar 20 jaar oud. Hij dankte zijn belangstelling voor insecten allereerst aan De Réaumur, zijn leermeester, en aan de Abbé N.A. Pluche (1688–1761). Bonnets bladluiswaarnemingen werden als steun voor het ovisme verwelkomd, maar zelf besloot hij eerst veel later zich bij de ovisten aan te sluiten. Wel was het verschijnsel parthenogenese een krachtig argument ten gunste van preformatie en emboïtement (1741). In 1745 verscheen Bonnets *Traité d’Insectologie* met een uiteenzetting over de zielkiem die ook in insecten aanwezig is. Emboïtement geldt zowel voor de ziel- als voor de lichaamskiem. De ziel, welbegrepen, heeft bij Bonnet bepaald de lichamelijke functies niet die vitalisten aan ziel toeschreven, maar is wel een vormende factor in het embryo. Zo’n zelffunctie had Aristoteles in zijn embryologie aangewezen: de *causa formalis* die, te zamen met de *causa finalis*, de materie tot een nieuw organisme maakt. Dit was echter een epigenetische werkzame ziel. Bonnets ziel maakt vormen actueel die al potentieel aanwezig zijn.

Nadat Haller de dooier in het kipei omschreven had (1758) als een centraal bestanddeel van het kuiken, trok Bonnet de conclusie dat aangezien dooier in onbevuchte eieren aanwezig is, de gepreformeerde kiem ook in het ei aanwezig moet zijn en zo besloot hij in overleg met Haller, tot ovisme. De leer van de emboïtement (Einschachtelung), verklaarde Bonnet, bevestigt de overwinning van de zuivere rede op falend waarnemingsvermogen (. . . la raison dont l’hypothèse de l’emboïtement consacre la victoire sur les sens). Hoeveel bezwaren hij ook tegen Buffons theorieën had, hij wilde toch Buffons model van de moule intérieur op de gepreformeerde kiem toepassen. De kiem, verzekerde Bonnet, is een ‘ouvrage à réseau’, een netwerkje (ik noteer: model van Hallers *tela cellulosa*). De kiemvezels nemen de binnenkomende deeltjes op en rangschikken deze volgens een vaststaand patroon. (De voedseldeeltjes zijn echter dood en Buffon sprak van levende *molécules organiques*). Preformatie is een eeuwigdurend bouwplan waarvan de fundamenten in de kiem gelegd zijn en dat in de loop van de embryonale groei verwezenlijkt wordt, maar mogelijk met omwegen of met varianten tijdens de voltooiing.

Deze uitspraak scheen nauw met epigenese verwant, maar dank zij zijn klare taal verhinderde Bonnet dat lezers hem verkeerd zouden begrijpen. De mechanistische embryonale groei die epigenese heet, waarschuwde Bonnet, is een volkomen dwaling. Een dier groeit niet zoals een kristal groeit, door appositie van gelijke delen aan gelijke (*homoiomerai*; Anaxagoras, Lucretius). Zo’n theorie is romantiek, geen wetenschap, een luchtspiegeling. Hoe zou epigenese tot de volmaakte organisatie van het dierenlichaam als een geheel kunnen leiden?

Kiemen hebben in eerste aanleg de afmeting van een een partikel (corpuscule) en zijn toch een organisme. Levende wezens worden niet nieuw geboren zoals men geneigd is te geloven. De kiemontwikkeling wordt, als hij voldoende van omvang is, zichtbaar en tijdens de groei kunnen orgaansituaties tijdelijk verschillen van die in de kiem en die in het volgroeide organisme. Lichaamsvreemde materie wordt als voeding opgenomen en embryo-eigen gemaakt door inpassing (intussusceptie). ‘Forces de rapport’ voegen op de

juiste plaats en tijd partikels toe aan de reeds aanwezige en zo bereiken organen hun volle omvang.

Sommige overwegingen van Bonnet over transformisme en embryologie schijnen voorlopers van Lamarckismen, Darwinismen en gedachten van Von Baer. Zij hebben niets met die latere theorieën te maken, maar gaven wel aanleiding tot dat misverstand.

‘Niemand kan betwijfelen dat het aantal soorten bij het begin van de wereld lager was dan het huidige. Vormverscheidenheid en een groot aantal kruisingen, misschien zelfs ook nog klimaatsverschillen en ander voedsel, hebben hetzij nieuwe soorten, hetzij tussenvormen in het leven geroepen. Die tussenvormen kruisten op hun beurt, de nuances hebben zich vermenigvuldigd en terwijl zij menigvuldiger werden nam hun duurzaamheid toe. De pereboom onder de planten, de kip onder de vogels, de hond onder de viervoeters zijn frappante voorbeelden...’

Het embryo van de kip toont met opvolgende fasen de verschillende omwentelingen (révolutions) die de organismen hebben doorgemaakt om hun tegenwoordige eindvorm te kunnen bereiken en zij helpen ons om de nieuwe vormen die de dieren in de toekomst zullen aannemen, te bevroeden.

Voorgevormde kiemen zijn het waarmerk Gods op Zijn schepping. Bonnet besluit na talrijke pagina's overweging en toelichting dat 'elke preformatie in oorsprong het beginsel is (principe immédiat) waar een organisme als geheel rechtstreeks uit kan voortkomen' (Palingénésie Philosophique I; 1769: 226).

De aarde die wij kennen is een stofje in het onmetelijke, harmonieuze universum, en heeft veel omwentelingen (révolutions) doorgemaakt. Deze mondiale katastrofen kennen wij niet, maar de bewoners van buurwerelden misschien wel. De schepping, zoals de bijbel die beschrijft, is de laatste van een reeks eerdere scheppingen. De levende wezens die zojuist uit Handen van de Schepper kwamen, bevolkten de aarde toen deze uit Niets tot Aanzijn kwam. Die dieren waren zo verschillend van de tegenwoordige dieren als onze huidige aarde van de toenmalige. De soorten zelf evolueerden maar bleven die zij in den beginne waren, dat wil zeggen dat de ene soort niet in de andere overging.

Palingénésie I, 1769: 181: 'Alle bestanddelen van het universum ontstonden tegelijkertijd. De scheppende Wil heeft door één enkele daad alles wat ooit mogelijk kan zijn, werkelijkheid gemaakt. Die Wil schept niet meer maar behoudt, en dit behouden kan opgevat worden als een steeds voortgezette schepping.'

De ziel van de zoetwaterpoliep die Trembley in stukjes sneed nam Bonnet in beschouwing zoals Augustinus die van de verdeelde duizendpoot (p. 1128). Wat gebeurt met de ondeelbare ziel?

Poliepen zijn, horen we van Bonnet, in de geschapen keten van alle levende wezens een schakel tussen onbezielde en bezielde organismen, een primitieve vorm van leven. Zij leven in zoverre zij prikkelgevoelig zijn, irritabel zoals Haller heeft omschreven. Of poliepen een volkomen ziel bezitten is onzeker, maar van zielkiemen zijn zij voorzien. Sommigen van Bonnets tijdgenoten vonden een oplossing die Augustinus niet bedacht had. Zij hielden staande dat de ondeelbare ziel inderdaad niet verdeeld werd. Als bewijzend voorbeeld beriep men zich op een verminkte soldaat. Deze had in Constantinopel een been verloren, maar bleef, terug in Frankrijk, pijn lijden in het afwezige been. Welnu, dat kwam voort uit het zielbestanddeel van het verloren been dat zijn samenhang met de ziel in Frankrijk handhaafde.

Bonnet echter sneed regenwormen (*lumbriculus*) in 26 stukken en constateerde dat zij zich konden herstellen en 26 volkomen regenwormen werden. Met 'vers aquatiques' deed

hij dezelfde proeven. Trembleys poliepen kon hij niet bemachtigen en vermoedelijk werkte hij met Tubifex en met Planariën. Al die dieren bezaten zielkiemen in het hele lichaam hetgeen tot hun volledig herstel leidde; een preformatie en emboîtement van zielen. Bonnet schreef een *Essay Analytique sur les Facultés de l'Âme* (1759/60).

Alle onzekerheden lieten zich door Bonnet niet geheel oplossen, maar wel stond voor hem vast dat het aardse leven (vie terrestre) in de toekomst een meer verheven staat zou bereiken. Stenen worden organismen (Diderot, p. 466), planten prikkelontvankelijk, dieren redelijk denkend en mensen engelen. Deze natuurevolutie mogen we verwachten.

Elk van ons herbergt een zielkiem in het *corpus callosum* (de 'balk' in de hersenen; *Contemplation I*, (1747-1764) of, tweeëntwintig jaar later, in het verlengde merg (Palingénésie). Hall wees op deze verplaatsing (1975: 39). Sinds de schepping heeft de zielkiem dezelfde bouw als lichaamskiem. Deze bestaat uit talrijke elkaar omkapselende kiemen. Daarom is voor elke generatie een ziel gepreformeerd gereed en beschikbaar. De katastrofentheorie van Cuvier (p. 1269) kreeg hier een theoretisch begin.

Elke nieuwe ontwikkeling leidt tot een hoger niveau (progressieve reïncarnatie). Dieren volgen dezelfde opwaartse weg als mensen. De kiem van een toekomstige Newton wacht zijn tijd af in een thans levende aap, en van een toekomstige Claude Perrault (p. 292) in een bever (die nu al architectonisch begaafd is). Planten klimmen op tot dierlijke staat en zelfs acht Bonnet het mogelijk dat de Alwijze bacteriën wat beters zal laten worden.

Leven is continu en daarom heeft telkens na een wereldwijde sterfte herbevolking plaats, niet door een herschepping, maar omdat de kiemen tot ontwikkeling komen. De mens bereikt eens, steeds zich verder vervolmakend, de staat van engel en zal dan de aarde verlaten voor een hemels Jeruzalem. Op aarde blijven dan dieren achter die de opengevallen plaats moeten innemen (hiaten kent de natuur niet) en Bonnet dacht dat apen en olifanten die plaats van de mens op aarde zullen vervullen. Ik vermoed dat hij olifanten als plaatsvervangers koos omdat deze dieren sedert de Oudheid als bijzonder edel en intelligent bekend staan en zij bovendien godvruchtig (Plinius, Buffon) zijn. De uitverkiezing van de apen behoeft geen toelichting.

De zaadvloeistof stimuleert het ontvankelijke hart van de voorgevormde kiem. De opneming van voedsel samen met de kringloop der lichaamsvochten is het gevolg. Over *aura seminalis* wilde Bonnet geen uitspraak doen; Spallanzani, met wie hij correspondeerde, moest zijn bewijzende experimenten nog voltooien. Vaststaat dat de zaadvloeistof het allereerste, uiterst fijne voedsel voor de kiem is. Het wezenlijke verschil tussen een gepreformeerde kiem en het volgroeide organisme is, dat van een kiem de vezelmazen zo klein, samengekrompen en opeengedrongen (*raccourci*) zijn als denkbaar is en van een volwassen organisme zijn de mazen zo groot mogelijk, wijd gesperd en volgepropt met grove voedselmoleculen.

Spermatozoiden nemen geen deel aan de bevruchting. De raadselachtige herkomst en functie van de zaaddiertjes zal vermoedelijk, verzucht Bonnet, ook in de komende eeuwen een raadsel blijven. Geen andere groep *animalcula* doet ons echter zo helder inzien hoe de Hoogste Wijsheid ontelbare menigten levende wezens heeft willen doen verschijnen opdat geen plekje in de natuur van leven verstoken zou blijven.

Bonnet bedacht een variant op het begrip 'kiem' en 'preformatie'. Alle delen van het volwassen lichaam zijn (uitermate klein) in de kiem aanwezig, maar kunnen daar een heel andere plaats innemen, andere relaties onderhouden, andere vormen hebben.

Deze mening stoelt ongetwijfeld op een tekst van De Réaumur, die in *Art de Faire Éclorre et d'Élever*... (1749: 461-462) schreef:

‘Laat ons ervan uitgaan dat de genoemde (bloed)extracten alle zijn aangekomen op enigerlei plek in het ovarium, dan kunnen we niet aan de gedachte ontsnappen dat zij alle in dat ovarium verward dooreen zullen liggen. De grondstoffen die voor de oogopbouw bestemd zijn, liggen daar vermengd met de materialen die de maag zullen samenstellen, en die voor het hart met de oor- of hersendeeltjes. Ontegenzeggelijk zullen in die vergaarloze meer ordeloze mengsels zijn dan wij ons kunnen voorstellen. Welk agens is in staat die chaos te ontwarren en te ordenen, de verschillende bijeenbehorende deeltjes af te zonderen en bijeen te brengen, organen met ze op te bouwen, de verschillende organen in relatie te brengen met de organen waar zij mee moeten samengaan, kortom, die kiem te voltooiën? De kiem die, al is hij nog zo uiterst klein dat zelfs de beste microscoop hem niet voldoende zichtbaar kan maken, daarom niet in het minst minder bewonderenswaardig is? Wij moeten niet verwachten, zoals we al opmerkten, dat de uitwerking van slechts een gematigde warmte ooit zo’n samenstel zou kunnen vervaardigen, een constructie die oneindig meer ingewikkeld is dan enig uurwerk ooit kan zijn.’

De chaotische situatie van de kiemmaterie had Bonnet kennelijk in gedachten, maar hij bracht de ordening en opbouw in een veel wijder verband. Opvolgende bouwfasen harmoniëren met en herinneren aan het revolutionaire verleden van de soort.

De kip, of om precies te zijn het kuiken, wordt zichtbaar als een wormpje en als nog een vroegere fase zichtbaar zou zijn, zou die weer een andere gedaante hebben.

Als het niet gelukt in een kiem een herkenbare structuur te zien, zelfs geen spoor van organisatie, dan is dit enerzijds aan de geringe afmetingen en anderzijds aan doorschijnendheid te wijten.

Tussen *panspermie* (VIII.5) en emboïtement kiezen is niet gemakkelijk. Bonnet zoekt zijn toevlucht bij de monadenleer van Leibniz (al noemde hij die naam niet).

‘Een eik schijnt mij uit planten te zijn samengesteld, uit insecten, schelpen, reptielen, vissen, viervoeters, zelfs uit mensen.’

Aarde, lucht en water wil Bonnet beschouwen als een enorm organisch geheel en hij is door bewondering bevangen bij de overdenking van de eeuwige kringloop van de kiemen. Toch blijft emboïtement onverminderd een zeer verleidelijke gedachte. ‘Het redelijk verstand begrijpt met ontroerd genoegen hoe een planten- en hoe dierenzaad door een menigte organismen bevolkt zijn, zoals een kleine wereld, alle bewoners groepen om elkaar in de loop der eeuwen op te volgen.’

Bonnet koos niet tussen *panspermie* en emboïtement, misschien omdat hij een keus niet noodzakelijk vond. Hij kan emboïtement als een goed mogelijk model van *panspermie* hebben opgevat.

‘Waarom de emboïtement-hypothese als een dwaasheid te beschouwen als van een ons goud een draad van tachtig of honderd mijlen lengte getrokken kan worden? Als de microscoop dieren waarneembaar maakt die met enige duizenden te zamen de afmetingen van een stofje nog niet bereiken? Materie laat zich tot in het oneindige verdelen en de natuur verwerkt de materie naar believen in klein bestek. Groot en klein zijn betrekkelijk en afhankelijk van ons menselijk begrip...’

Op de biologie van zijn eeuw heeft Bonnet grote invloed uitgeoefend. Zijn scherpzinnige oprechtheid en enthousiasme verdienen respect, in de 18e eeuw en daarna. Ongetwijfeld laten zijn standpunten zich herleiden tot voorgangers (ik noteerde een paar namen) en zeker stemmen zijn embryologie en fysiologie in hoge mate overeen met die van zijn vriend Haller. Bedacht moet worden dat zijn oogziekte hem belette te microscoperen, te

lezen en te schrijven, zodat hij zijn teksten moest dicteren en niet of nauwelijks kon herlezen. Zijn prestatie is uitzonderlijk en zijn moed en kwaliteit als bioloog zijn onmiskenbaar.

19. Caspar Friedrich Wolff en de *vis essentialis*

Caspar Friedrich Wolff (1733, Berlijn – 1794, St. Petersburg) promoveerde in 1759 op het proefschrift *Theoria Generationis*. Van de streng en formeel geschreven, onleesbare (Needhams oordeel), moeilijk te volgen (Radls bezwaar) verhandeling kwam in 1764 een Duitse herziene en vermeerderde uitgave van de pers (1777 herdruk).

Hij studeerde medicijnen in Halle (sinds 1755), als leerling van Christian Wolff (p. 395, VII.38) en deed uitvoerig onderzoek over de embryologie van planten en dieren. Als legerarts werkte hij in de 7-jarige oorlog (Breslau) en doceerde daarna anatomie in Berlijn (1763). Caspar Wolff zag zich genoodzaakt Duitsland te verlaten en ging in 1766 naar St. Petersburg (thans Leningrad), waar hij als lid van en als hoogleraar namens de St. Petersburgse Academie van Wetenschappen de directie van de anatomische instellingen op zich nam alsmede die van de Botanische Tuin.

Christian Wolff was Cartesiaan en Leibniziaan tegelijk, maar Caspar Friedrich gaf gehoor aan de nieuwe tijd, aan mechanistisch verklaren. Hij wees Leibniz af, nam van zijn leermeester nauwkeurig definiëren en een strakke terminologie over en was boven alles een zorgvuldig waarnemer.

Theoria Generationis werd aan Haller opgedragen, Haller die zojuist (1758) zijn bekeering tot preformationisme had bekend gemaakt. Caspar Wolff liet alle biologen weten dat jonge planten en dieren uit een glasheldere, vormloze grondstof ontstaan, een homogene niet gedifferentieerde slijmmassa waarin heel kleine, kogelronde, met sap gevulde blaasjes of holtetjes (Zellen) verschijnen. Een *vis essentialis* (wezenskracht) vormt ze en samen worden ze daarna organen, de een na de ander: epigenese.

Wolff wilde duidelijkheid over levensverschijnselen. Gehoorzamen deze alle mechanistisch-materialistische natuurwetten of is er meer nodig dan die alleen om een organisme op te bouwen? Planten moesten het eerst bestudeerd worden, want zij leven eenvoudiger dan dieren en wat voor planten toereikend is, zou voor dieren waar de problemen veel groter zijn, ook genoeg kunnen blijken. De gevolgen van levensfuncties ging hij onderzoeken om, daaruit terug redenerend, de oorzaken op te sporen. Is een volgroeide plant het produkt van de natuur of een daad van de Almachtige Schepper?

Het eerste deel van *Theoria* behandelt, als aanloop, de planten.

Formatio is, zegt Wolff, de vorm van het voltooide orgaan. Het geheel van het-tot-stand komen van een organisme is *generatio*. Een voorgevormde kiem (*predelineatio*) is een ontkenning van zowel *formatio* als *generatio*. De titel van zijn boek is daarom de formule voor epigenese.

Alle plantaardige en dierlijke materie kreeg van God, toen Hij de materie uit niets te voorschijn riep, *vis essentialis* mee, een kracht die het midden houdt tussen Stahls *anima* (XI.24) en *vis vitalis*. *Vis essentialis* is echter een fysische kracht, een natuurdrijf die voedt en doet groeien en die men niet als ziel mag beschouwen. Voeding en groei vormen de delen en het geheel dank zij *vis essentialis*.

De *Novi Commentarii* van de Petersburgse Academie bevatten van 1766–1768 drie artikels met de gemeenschappelijke titel *De Formatione Intestinorum*, die behalve dierembry-

ologie ook plantenontogenie bevatten. Uit Caspar Wolffs hele werk volgen enige aantekeningen.

Vis essentialis dwingt bodemvochten plantenwortels binnen te gaan, verdeelt deze door de hele plant, concentreert ze en brengt de uitscheiding van een gedeelte teweeg. Evenzo voedt een kuikenembryo zich in een vroeg stadium met de ei-inhoud die – zoals bij planten – door *vis essentialis* het embryo binnenstroomt. De *vis essentialis* verschilt, kwalitatief en kwantitatief, voor elke plantesoort. Kennis van die bijzondere eigenschappen zou een wiskundige berekening van de samenstelling en vormen van een plant bij voorbaat mogelijk maken (vgl. het zaadmengsel volgens Descartes, IX.7).

De weefselwandjes bij planten worden dikker omdat het langs stromende sap stolt. *Vis essentialis* gaat namelijk altijd samen met stollingsneigingen van het sap (*solidescibilitas*). Bij planten is de stollingsneiging groter dan bij dieren.

Nabij de groeipunt van de stengeltop – Wolff onderzocht o.a. *Vicia faba*, de tuinboon – breekt de sapdruk de huid. Sap stroomt naar buiten en vormt blaasjes, terwijl het door aanraking met de lucht stolt. De blaasjes rekken zich uit en aan de rand blijven de groeibultjes zacht en zo worden ze, groeiend, door *vis essentialis* bladeren.

De kelk ontstaat zoals de bladeren, de kroonbladen niet anders, maar benard door de al aanwezige kelk en het gevulde bloemcentrum dringen ze zich tussen de kelkbladen in, om en om.

De sapstroomsnelheid bepaalt de vorm van de weefsels: langzaam stromend maakt sap blaasjes, snel stromend (in één richting) vaten. Tijdens de opbouw van dierlijke organismen ontwikkelen de weefsels zich op dezelfde manier. Sapstroom en stollingsneiging – die eigenlijk een cohesiekracht is – verklaren de opbouw van plant en dier.

Genoeg informatie gaf ik over Descartes' verklaring van orgaangroei en -vorming (p. 755) om Wolffs betoog hier te mogen karakteriseren als Cartesiaans. Hij kende Descartes' biofilosofie goed en zette uiteen dat hij van mening verschilde. Het organisme is geen machine, schreef Wolff, zolang als het groeit: nadat het volgroeid is, is het een machine geworden.

Een zwakke tegenwerping. Een machine groeit niet, zeker, maar een organisme kan zich groeiend mechanistisch, als een machine gedragen, en dit is wat Descartes bedoelde en toepaste, en Wolff volgde die aanpak getrouw.

Een degelijk verschil met Descartes is echter Wolffs *vis essentialis*, een manusje van alles, een verbond welbeschouwd van twee Aristotelische *causa*'s (*efficiens* en *formalis*), dat Wolff, toegerust met de biologische kennis van de tweede helft van de 18e eeuw als falend had kunnen aanmerken. Finalisme wees hij af en dit betekent dat de *causa formalis* gerichtheid verliest, geen ware *causa formalis* meer kan zijn, want vormen is gecoördineerd en gericht te werk gaan. *Vis essentialis* kon Wolff daarom niet aannemelijk maken: stromen en stollen behoeven een doelstelling, begrenzing en successie om causaal-mechanisch een organisme op te kunnen bouwen. Wolff weigerde de Aristotelische en Leibniziaanse consequenties ten aanzien van zijn *vis essentialis* te erkennen en te aanvaarden en dat is zijn historisch tekort. Dat maakte zijn briljante dissertatie vleugellam.

Veranderingen in de sapstroomsnelheid door het gehele lichaam leiden zowel bij planten als bij dieren tot bevruchting. Vertraging heeft voedselstuwing ten gevolge. Als resultaat zal zich bevruchtende materie afscheiden die van voedsel afkomstig is. Door lokaal vertraagde groei (*vegetatio languescens*) breken de zaden los van de normaal groeiende moederplant en hetzelfde verschijnsel doet zich voor bij geboorte: het dierembryo wordt van de moeder gescheiden.

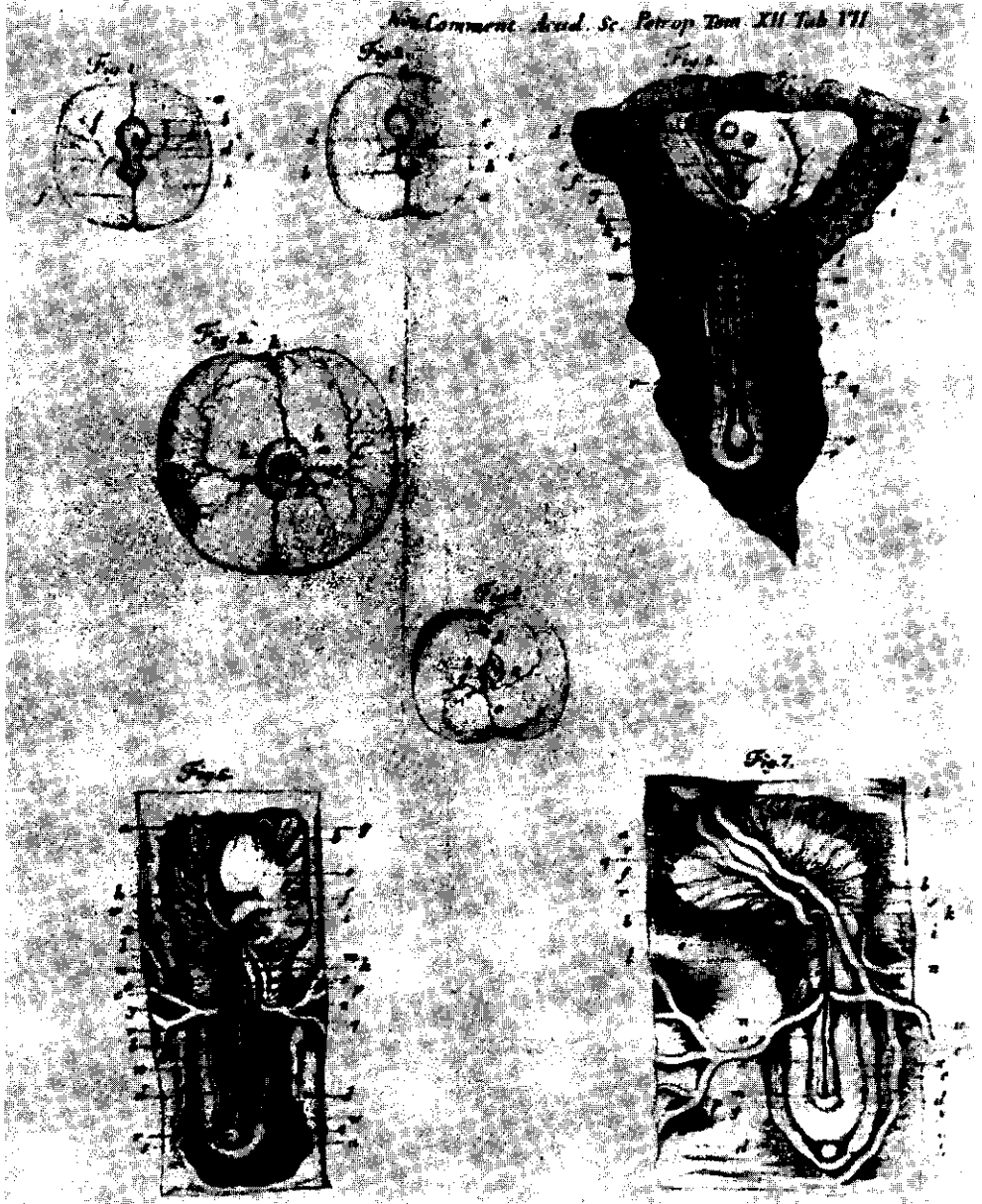


Fig. 67. De ontwikkeling van het kuiken binnen het ei; het darmkanaal. Uit *De Formatione Intestinorum* (tafel VII) door C.F. Wolff (1768). Wolff publiceerde zijn beschrijvingen en tekeningen (*Novi Commentarii Acad. Scient. Petrop.* XII, 1768 – 1769) en bevestigde dat epigenese en niet preformatie embryonale ontwikkeling kenmerkt, zoals hij al in 1759 had aangetoond. Alle organen of delen van het embryo beginnen hun groei en ontwikkelen zich zoals de bladeren van een plant, als platte laagjes, als *membranae*. Holle organen, buizen of reservoirs ontstaan uit die vlakke membranen, doordat de randen elkaar gaan naderen en vergroeien.

Om de allereerste stadia van embryovorming nader te onderzoeken nam Wolff, zoals gebruikelijk, de reeds bebroede kippeëieren in studie. Microscopische controle van de kiemvlek (*blastoderm*), alvorens warmte enige invloed kan uitoefenen, wijst uit dat 'noch hart, noch vaten, noch sporen van rood bloed' zichtbaar zijn. De vlek is niet anders dan een min of meer aaneenklevende massa blaasjes of bolletjes. Wolff houdt zich verzekerd dat ook betere microscopen niets meer aan het licht konden brengen. 'Dat bestanddelen door hun grenzeloze kleinheid verborgen zouden blijven en eerst na enige tijd zichtbaar zouden worden, is een sprookje (Fabel)' (1759).

Voedingsstoffen uit dooiër en eiwit brengen warmtetoever en *vis essentialis* in beweging. Vastere materie vormt 'eilandjes' en deze veranderen in bloed en bloedvaten. Het hart vormt zich weldra: alles op zijn tijd. Nieren en ledematen zag Wolff ontstaan. De nieren zijn de zgn. oernieren, embryonale uitscheidingsorganen die later naar de ontdekker *corpora Wolffii* (Wolffse lichaampjes) werden genoemd (de afvoerbuisjes: *ductus Wolffii*).

Deze resultaten publiceerde Wolff in 1766. Hij merkte op dat de bewering van Haller, dat al vóór het broeden een dooiervlies aanwezig zou zijn, op een vergissing berust. Er zijn twee dooiervliezen en beide verschijnen tijdens het broeden.

Wolff legde de grondslag voor de 'kiembladtheorie'; pogingen de kuikenembryologie te homologiseren met de plantenembryologie gaven daarna richting aan het onderzoek.

Vliezen en weefsellagen (*membranae*) in het embryo vergroeiën langs de randen of plooiën zich en de groeven sluiten zich aan de bovenranden, zodat buisjes ontstaan. De kuikendarm is eerst een plooi, daarna een groef of goot en ten slotte door randvergroeiing een buis. Zo ontstaan buizen, gangen, blazen, reservoirs. Wolffs bijzondere talent de kiembladtheorie te ontwerpen vestigt de aandacht op het beroep van zijn vader: kleermaaker.

Hij toonde de epigenetische groei van vogelembryonen zonneklaar aan (1768), maar zijn invloedrijke collega's hielden voet bij stuk. Haller verklaarde dezelfde waarnemingen als Wolff in bebroede eieren gedaan te hebben. De slijmmassa van het eerste begin bezit echter de structuur van het latere dier. Giet eiwit in alcohol (wijngest) en, zo belooft Haller, 'vezels, vaten, ingewanden' worden zichtbaar. Alcohol is toch geen *vis essentialis*? Wat aanvankelijk onzichtbaar is, maakt het bebroeden zichtbaar. Een kippeëi wordt kip, een pauweëi pauw. Hoe kan één *vis essentialis* die verschillende dieren uit dezelfde structuurloze massa maken?

Blumenbachs kritiek op preformatie (VII.39), noch G. Prochaska's (1749–1820) pleidooi voor Wolffs werk vonden voldoende steun.

Prochaska werkte als hoogleraar in Wenen (1780–1791) en Praag (1791–1819), en deed uitstekend anatomisch en neurologisch onderzoek. Hij bestudeerde veel embryologisch materiaal (miskramen, misgeboorten) en de ontwikkeling van het zenuwstelsel. In zijn *Commentatio* van 1781 (en later in 1784) wekte hij op Wolffs *Theoria Generationis* en epigenese te aanvaarden. Het is echter géén *vis essentialis* maar een Nervenkracht (zenuwkracht), die werkzaam is op de manier van Newtons zwaartekracht en die de groei van levende organen beheerst. Deze protesten konden het heersende preformationisme niet verjagen en het hield stand totdat Pander en Von Baer de embryologie nieuwe wegen wazen. Daarbij wil ik aangetekenen dat H. Eyal-Keladi (Hebreeuwse Universiteit van Jeruzalem) dank zij het ruimte-onderzoek bijna twee eeuwen na Prochaska's 'Nervenkracht' kon aantonen dat bij afwezigheid van zwaartekracht uit een bevruchte eicel geen embryonale ontwikkeling plaatsgrijpt.

20. *Tussen Wolff en Von Baer, of de Naturphilosophen en de embryologie*

De romantische biologie kwam tot grote bloei in Duitsland en Skandinavië tijdens de eerste helft van de 19e eeuw. Misschien was deze ontwikkeling een reactie, een drang te ontsnappen aan de realiteit, gevolgen van de revoluties en Europese oorlogen van de 18e eeuw. Aan het falen van de in uitzicht gestelde idealen der 'Verlichte' denkers, het zaaien van verwachtingen van vrijheid en verdraagzaamheid, en de feitelijke oogst van bloed.

De romantische biologen bedachten een wereld van levende wezens ademend in een atmosfeer van geïnspireerd zoeken en overwegen, een wereld die zich steeds naar hoger, beter, reiner ontwikkelt en die slechts begrepen wordt door wie ontvankelijk zijn voor dieper en verder schouwen. De wereld van de tastbare dingen en zo maar zichtbare gebeurtenissen zou, zoals Platoon geleerd had, een afspiegeling van het wezenlijke zijn. De microkosmos van het levende organisme aan de macrokosmos gelijk, en de macrokosmos een levend lichaam en beide geleid door hetzelfde grootse bestel van eeuwige en oneindige wetten, wetten die tijd en maat beheersen. Tijd en maat zijn de dienaren der Natuur.

Intuïtieve herkenning veroorzaakt de besluitvorming van de romantische Naturphilosophen, dat wil zeggen dat functionele gelijkheid de wezenlijke gelijkheid van (anders gevormde) organen bewijst; een antiek denkmodel. Evenzo is gelijkheid van vorm voldoende bewijs voor de onderlinge gelijkheid van organen. Analogie – volgens de huidige opvatting van die term – bewijst hen wezenlijke gelijkheid, fysiologisch zowel als morfologisch.

Natuurlijke eenheid en samenhang in een groots, kosmisch bestel – die Leibniz een eeuw geleden bewezen en bepleit had – vonden in de romantici van de laat 18e en de 19e eeuw opnieuw geestdriftige profeten. Specialisering is beperking en empirisch onderzoek dwingt tot beperking. Beide verleiden tot de bekrompen genoegdoening van de kleine conclusie, oordeelden de romantici. De nieuwe scheikunde, fysica en techniek zijn lokaas voor kortzichtig onderzoek, terwijl de ware biologie theorie is, symboliek, besef en begrip van Leven en zijn kosmische reikwijdte, besloten de Duitse, romantische biologen. De Weltseele is de droom die zich aan de Rede openbaart door de levensverschijnselen, die zieners tot de ontdekking van hoger weten voert, omdat zij – zoals Schelling – inzien dat zowel geest als materie aan *Anima Mundi* ontspruiten, onstuitbaar veranderend, vernieuwend, en weer terugkerend naar de bron der dingen.

Aan Kiehmeyers embryologie ligt Herders Prinzip der Steigerung, dat is biologisch geïnterpreteerd een vervolmakingsdrift van elk groeiend organisme, ten grondslag.

De embryonale ontwikkeling verloopt parallel met de dierreeks volgens toenemende differentiëring, verklaarde Kiehmeyer. Eerst leeft het embryo vegetatief (laagste levende organismen), dan volgen bewegende maar niet waarnemende (reizbaar) dieren (en embryo's) en ten slotte het hoge niveau van de sensitieve dieren. Hoe meer zintuigen, hoe hoger ontwikkeld het dier. Het embryo van de hoogste dieren herhaalt vrijwel precies tijdens zijn ontwikkeling deze reeks en in de aardperioden ontstonden de organismen eveneens in dezelfde volgorde (1793).

K.F. Kiehmeyer (1765, Babenhausen (Tübingen) – 1844, Stuttgart) werd na medicijnenstudie aan de Karlsschule in Stuttgart en studiereizen docent voor de zoölogie aldaar in 1790. Hij bestudeerde de ongewervelde dieren van de Oost- en Noordzee waarop zijn benoeming als hoogleraar voor scheikunde in Tübingen volgde (1796). Na vijf jaar werden bovendien de plantkunde en de farmacie aan zijn zorgen toevertrouwd (1801). Van 1816–1839 was hij directeur van de Württembergse kunst- en wetenschappelijke collecties

en staatsbibliotheek. Pythagoras en de romantiek – die zijn inspiratiebronnen waren – verhinderden hem publiciteit na te streven en hij liet dan ook geen omvangrijke studies na, maar wel een schare enthousiaste leerlingen die echter zijn bioromantiek niet navolgden.

Kiellmeyer leerde dat vijf krachten het dierlijke lichaam tijdens zijn ontwikkeling beheersen:

- sensibilliteit (zintuiglijke waarnemingen kunnen opdoen),
- irritabiliteit (door prikkels samenkrimpen en daardoor bewegen),
- voortplantingsvermogen (zichzelf lichamelijk kunnen herhalen),
- voorts Sekretions- en Propulsionskraft (vloeistoffen geordend transporteren en afscheiden).

Deze krachten zijn dierlijk, maar in planten zijn ook krachten werkzaam. Geotropie is een polaire, richtende kracht die planten verticaal doet groeien. Naast Herder heeft Schellings natuurleer (IX.30) de biologische inzichten van Kiellmeyer gevormd; Hallers standpunten zijn duidelijk herkenbaar.

Nauw sluiten Okens theorieën hierbij aan. L. Oken (1779–1851) onderzocht in zijn jonge jaren kippe-embryo's en bracht niets meer aan feiten aan het licht (1800) dan zijn voorgangers. Een bescheiden aantal eigen waarnemingen waren hem voldoende – geholpen door zienersgaven – om vrijuit verbazingwekkende theorieën te poneren. Geen bioloog heeft ooit goed begrepen wat Oken dacht, maar allen namen zijn betogen naar beste vermogen in overweging en dit mag de reden zijn om hier met weinig woorden iets van zijn bioromantiek weer te geven.

Met zuurstof en water verbonden koolstof (oxydierter, gewässerter Kohlenstoff) komt als een oerslijm op de diepzeebodem voortdurend tot leven. Daar ontstaan infusoriën uit om redenen die met Buffons vermoedens over de oorsprong van organische moleculen overeenstemmen. Drie krachten zorgen voor de doelgerichte organisatie van het slijm; magnetisme, chemische relaties en ademhaling. Oken noemt ze *entelecheiai*. Nog duidelijker komt de oud-Griekse elementenleer in Okens visie op planten naar voren: de wortel is aarde, de stengel water, het blad lucht en de bloem vuur (*Wärmeäther*). Deze eenvoudige en bekoorlijke symboliek die Oken niet van werkelijkheid kan en wil onderscheiden, ontwikkelde hij meer gedifferentieerd met betrekking op de bouw en embryologie van de dieren.

Aristoteles, Herder en de 18e-eeuwse embryologie, hielpen Oken bij zijn nadere toelichtingen. Vooreerst: *nullum vivum ex ovo* (1805) en niet het Harveyaanse *omne vivum ex ovo* (géén levend wezen komt uit een ei voort), want planten en dieren kunnen niet anders zijn dan Metamorphosen van Infusorien (1809) en een 'ei' is een tussenfase. Dierlijk leven begint met een blaasje of beursje, dat uit oerslijmmaterie bestaat. Vier ontwikkelingswegen, soms afzonderlijk en soms verweven, volgt het groeiproces, terwijl punten, korrels, vezels en cellen zich vormen.

Een dierlijk organisme verenigt plantaardig leven (spijsvertering, ademen, transport) en dierlijk leven (zetelend in skelet, spieren en zenuwstelsel). Bovendien leeft een dier in tweevoud, als Hirnthier (deelhebber aan intellect) en als Geschlechtsthier (voortplanter, verveelvoudiger). Hirnthier en Geschlechtsthier bezitten bijzondere, gespecialiseerd samenwerkende organen, bij voorbeeld longen (waarmee het Hirnthier lucht verademt) en blaas (die het Geschlechtsthier benut bij de excretie).

Stuifmeelkorrels en spermatozoiden zijn eigenlijk infusoriën, die beter Urthiere kun-

nen heten. Omdat het bloed van een zwangere voortdurend Urthiere vormt, groeit het embryo.

Deze levenssamenhang is niet slechts individueel, maar tevens kosmisch. Het dierenrijk is één immens dierenlichaam, samengesteld en functionerend volgens hetzelfde model dat in elk zoogdier afzonderlijk lichamenlijk verwezenlijkt is.

Bij zoogdieren is bevruchting de invloed van het ♂ idee op het ♀ voortplantingsvermogen. (Von Baer en Darwin en ook anderen schreven een ♂ element een invloed toe die aan Okens hypothese verwant is.)

Okens leer (Beiträge zur Vergleichende Zoologie (1806) en Lehrbuch der Naturphilosophie (1809–1811, 3 delen) werd nader uitgewerkt in Lehrbuch der Naturgeschichte (1812–1826) en toegepast als wezenstrekken van algemene taxonomie (Oken minachtte details). Hij zette zijn biologie voor alle belangstellenden uiteen in 1835 (Naturgeschichte für alle Stände). Zijn werken hebben de allure van een epos en oefenden op tijdgenoten, moe van de harde feiten, grote aantrekkingskracht uit.

Zijn embryologisch onderzoek over vogels en zoogdieren deed Oken in nauwe samenwerking met Kieser, hoogleraar in Jena, en zij besloten tot de Rekapitulationstheorie (1806–1807). Jonge embryo's van hogere dieren (mensen, zoogdieren) zijn organisch (morfologisch en functioneel) hetzelfde als volgroeide, minder hoog ontwikkelde dieren. Deze ontwikkelingsgang is opnieuw in harmonie met de structuur van de kosmische belichaming (naar verwachting en noodzakelijk).

G.D. Kieser (1779, Harburg – 1862, Jena), opgeleid als medicus en ziener-Naturphilosoph, verrichtte experimenteel, microscopisch begeleid onderzoek over plantenontogenie, groei en bloei (Aphorismen . . . ; 1808). Hij mengde *Wahrheit und Dichtung* even onbekommerd en bezielde als Oken. Jahn (1985: 314) citeerde zijn uitspraken over ranken (van Komkommerachtigen) die, zegt Kieser, geslachtloze planten zijn; want de rank groeit uit de bladoksel, op de plaats waar dikwijls een bloem verschijnt. De rank is op de keper beschouwd de bladbloesem.

Bij Naturphilosophen zoals Oken en Kieser komt het preformatie-concept voortdurend tot gelding, maar gepast in hun romantische wereldvisie. Onberekenbaar veel individuen zijn in actu en volledig ontwikkeld in één individu aanwezig (en ontelbare individuen zijn samen het identieke kosmische organisme). Zelf functioneert weer ieder deelorganisme overeenkomstig het hele individu en dit weer zoals de kosmos. Kieser vergeleek de ranken, de geslachtloze planten, met de geslachtloze werkster-bijen die men als de ranken van een bijenvolk mag begrijpen. Bovendien gedraagt een planterank die zich strekt en oprolt, rekt en inkrimpt (beoordeeld naar reikwijdte) zich zoals een bloem en zoals een blad: hij pulseert. Het ritmisch krimpen en uitdijen is een model voor levensverschijnselen in de tijd geprojecteerd, dat uit de Oudheid stamt en door enige latere biologen werd toegepast. Het wordt in mijn biologisch verslag niet uitgewerkt, maar slechts enige malen gesignaleerd, bij Kieser, Goethe (p. 830) en Linnaeus (p. 829). Het pulseren als onderwerp van een bio- en cultuurhistorische studie zou een fascinerende verhandeling opleveren.

De Naturphilosophische gedachtegang leidde Kieser in 1818 tot een gewijzigde opvatting van de plantecel (Ueber die Ursprüngliche und Eigenthümliche Form der Pflanzenzellen). Hij kan deductief, uitgaande van zijn biofilosofie, besluiten dat cellen geen holten in slijm zijn, geen schuimlacunes (zoals Grew, Wolff en Mirbel beweerden) maar geheel georganiseerde en geïndividualiseerde lichaampjes die samen een grotere cel (= weefsel) vormen. Door onderlinge, wederzijdse druk krijgt elke oer cel een regelmatige, twaalfhoe-

kige, driedimensionale vorm (Rhombendodekaeder). Planten groeien gericht, naar het middelpunt der aarde en naar het licht en deze 'Grundidee' van planten vereist een celmetamorfose die zich uit door een verlengde as. Verticaal versmallen de cellen terwijl bij dieren een horizontale geaardheid regeert, zodat dierlijke cellen breder dan lang zijn.

In Jena doceerde Kieser, maar in Halle bezetten achtereenvolgens grootvader, vader en zoon Meckel de leerstoel voor vergelijkende anatomie; de (klein)zoon Johann Friedrich Meckel von Hemsbach (1781, Halle - 1833, *ibid.*) heeft de loop van de biologie het meest beïnvloed, ofschoon aan de toewijding van zijn vader niet getwijfeld kan worden. Deze bepaalde bij testament dat zijn skelet, naar behoren gemonteerd, aan de toch al fraaie museumcollectie moest worden toegevoegd.

Johann Friedrich promoveerde in Halle (1802) en zette bij Cuvier in Parijs zijn studie voort (1802-1805), waarna hij nog in Europa rondreisde. In 1806 volgde zijn benoeming als hoogleraar te Halle. Meckel werkte hard en met grote bekwaamheid. Hij behoorde tot de Naturphilosophen en voelde zich aangetrokken tot het vitalisme. De uitgave van Reils vitalistische *Archiv für Physiologie*, die in 1796 was begonnen, zette hij voort. Met behulp van zijn anatomische bevindingen trachtte hij een oerdier-concept te ontwerpen, een stamvorm van alle dierlijke organismen. Hij schreef de eerste gedetailleerde anatomie van het vogelbekdier (*Ornithorhynchus*) en deed zeer goed onderzoek over het ontstaan en de bouw van (vogel)hersenen. In 1811 ontdekte Meckel de dubbele aanleg van de aorta in embryo's van gewervelde dieren, hetgeen hem deed suggereren dat vroege ontwikkelingsstadia van in de lucht ademende gewervelde dieren kieuwbogen(-in-aanleg) bezitten.

Met grondige kennis van zaken beschreef Meckel de been- en skeletvorming van de Vertebraten (vooral Vissen) en bij zijn kenschets van het organische bestel van de diergroepen betrok hij het spierstelsel, spijsverteringskanaal, ademhalingsorganen en bloedvatstelsel. In weerwil van veel onberaden beweringen werd Meckel een van de belangrijkste grondleggers van het huidige morfogenetische onderzoek.

Hoewel Meckels werk veel meer dan embryologie omvatte, was de ontwikkeling van het levende organisme toch het hoofdmotief voor zijn biologie en daarom kunnen zijn onderzoek en zijn meningen hier kort vermeld worden.

In 1811 bekritiseerde Meckel enige embryologische uitspraken van Oken en gaf de Rekapitulationstheorie een vorm die later door Haeckel zou worden benut. Met Oken en Kiesers natuurwetgeving stemde hij in, maar hij preciseerde dat de embryonale ontwikkeling van elk dier individueel de vormwetten volgt van de hele dierenreeks. Kielemeyers recapitulatiewet had de nadruk op fysiologie gelegd en Meckel gaf vorm de voorrang. Meckel ging nog een stap verder door de fasen van embryonale orgaanontwikkeling van hogere dieren te vergelijken met de organen van volgroeide, lager in de reeks staande dieren. Dit was wel een moedige onderneming, maar toch niet veel anders dan dat. De mens, wist Meckel, bezit de perfecte vorm. Dieren op lagere plaatsen in de dierreeks bereiken die vorm in steeds mindere mate en men kan ze beschouwen als onvoltooid, tot stilstand gekomen tijdens de ontwikkeling naar menselijke volmaaktheid. Embryo's herhalen deze getrapte vormenreeks.

Met de vertaling van Wolffs *De Formatione Intestinorum Praecipue* in het Duits (1812) vestigde Meckel de aandacht op de epigenese-theorie die hij wilde steunen, maar, zoals zal blijken, per slot van rekening ontkende. Meckel onderzocht embryo's van konijnen, schapen, geiten, honden en mensen, en ging in het bijzonder de vorming van het spijsverteringskanaal en het zenuwstelsel na. Zijn wetenschap, degelijk en gedetailleerd, dwong tegenstanders die van zijn Naturphilosophie niets wilden weten, tot erkenning van zijn

kwaliteiten. Door Meckel nam de vergelijkende anatomie in het Duitse taalgebied weldra een van de voorste plaatsen in, mede dank zij zijn *System der Vergleichende Anatomie* (1821–1823, onvoltooid).

Eénheid en diversiteit komen door de wetten voor de vorming van dierlichamen (*Bildungsgesetze*) tot uiting, houdt Meckel zijn lezers voor. Reductieverschijnselen benaderen eenheid. Twee beschouwingswijzen staan biologen ter beschikking: de vorm op zichzelf beoordeeld als gevolg van materiële en fysische oorzaken, of anders de vorm begrepen als een doelmatigheid, een uitvloeisel van de scheppende, onstoffelijke krachten die hem maakten. De laatstgenoemde vormtheorie laat zich geredelijk zowel met Schellings visioenen (p. 1351) als met Aristoteles' overwegingen (I.15) verbinden.

Een hypothese van Oken – die hem aan Wolffs werk ontleende – weerklinkt in Meckels mededeling, dat levende lichamen opgebouwd worden uit minuscule korreltjes of kogeltjes die in vloeibare materie zweven. In embryo's en in lagere dieren zijn ze duidelijk zichtbaar. Tijdens de embryonale groei, verzekerde Meckel, stolt de vloeistof en samen met de korreltjes ontstaan daaruit vezels, vliezen en weefsels.

De vormdiversiteit van de levende wezens regeert de taxonomie, en ook de vorm en de functies van de organen die in één individu en vergelijkenderwijs in talrijke individuen optreden, en ten derde de veranderingen die met levensgewoonten, leeftijd en gewijzigde nakomelingen samengaan. Anatomische beschrijvingen leggen individuele diversiteit vast als wetenschappelijke gegevens en de vergelijkende anatomie toont de spreiding van vormgegevens aan. Een ordening van gegevens over gereduceerde organen levert kennis op van een hypothetisch oerdier dat de typologische standaard vertegenwoordigt voor het hele dierenrijk. Meckel verwierp dus de vier 'embranchements' volgens Cuvier en koos de zijde van Geoffroy Saint-Hilaire (IX.33).

Evenals Lamarck (en Oken) onderstelde Meckel het optreden van *generatio spontanea* op veel verschillende plaatsen, zodat daaruit de vormdiversiteit als een voldongen en natuurlijk feit moest volgen.

Bewijsmateriaal voor de wet van de reductie verwierf Meckel in overvloed door eigen onderzoek van de veranderende gedaanten der organismen en organen in de loop van de tijd, zowel fossielen als embryo's. Het zijn variaties op het unieke thema 'dier', de romantiek van een eindeloos verschillend en niettemin eeuwig identiek concept.

Nordenskiöld noteerde (1920–1924) dat Meckels anatomische kennis evenveel als zijn wilde fantasieën die van Lamarck en van Geoffroy te boven ging en koos daarvan voorbeelden. Meckel beschouwde 'Siamese tweelingen' als een kolonie poliepen, en het pantser van schildpadden stelde hij gelijk met de chitinehuid van insecten, de rasp op de kattetong met die van de slak. Met Nordenskiölds schatting van Meckels anatomische kennis en bekwaamheid stem ik in, met zijn afweging van de wildheid van de fantasie der drie genoemde biologen geenszins; zij fantaseerden alle drie even vrijmoedig.

Door zijn embryologisch onderzoek bewees Meckel dat de longen van landdieren en de zwemblaas van vissen homoloog zijn en bevestigde hij met meer details de homologie van ♂ en ♀ geslachtsorganen van zoogdieren.

Met instemming verwees Meckel naar Lamarcks afstammingsleer en ontdekte in eigen onderzoeksresultaten meer steun voor het Lamarckisme dan aanleiding tot een kritische beoordeling daarvan. Evolutie is echter niets anders dan de diversiteitswet die talrijke factoren toepast: verschillen in milieus en levensgedragingen, en vormende invloeden door mechanistische oorzaken. Tijdens het leven toegebrachte lichamelijke wijzigingen (verminkingen) kunnen na een lange tijd volgehouden herhaling erfelijk worden. Een goed

voorbeeld is het spijsverteringskanaal dat zijn indeling en kronkelwegen op de lange duur verwierf door de druk van voedsel en voedseltransport, verzekerde Meckel.

Erfelijkheid is dus het gevolg van talrijke invloeden en Meckel zette bij de beoordeling alle behoedzaamheid terzijde. Er zijn chemische oorzaken, lichteffecten, warmte en elektriciteit die evolutie teweegbrengen, en indrukken die drachtige dieren opdoen kunnen op de nakomelingen invloed uitoefenen (zwangeren die schrikken). Belangrijk achtte Meckel het kruisen van soorten. Ofschoon De Réaumur's falen hem voorzichtig had kunnen stemmen, stelde hij toch gedurfde combinaties voor: kat met haas, haan en eend. Zulke kruisingen zouden nieuwe soorten doen ontstaan.

Zijn mengelmoes van evolutie-oorzaken vond geen bijval; enerzijds wil ik vermoeden, omdat hij niets nieuws aan de hand deed en geen experimenteel bewijs leverde en anderzijds omdat zijn evolutiebetoog strijdig is met de Naturphilosophie, die hij verdedigde.

Toch verdient Meckel's zoeken aandacht ook al was evolutie als biologische theorie wezensvreemd aan de romantische biologie. Met zijn dagdromen begon Meckel een nieuwe ontwikkeling, het durven overschrijden van de grenzen der Naturphilosophie.

Mijn overzicht besluitend, wijs ik er nog op dat de Naturphilosophen geestverwanten hadden buiten het Duitse taalbereik. Ik noemde Geoffroy en voeg hier de naam toe van E.R.A. Serres, een van zijn leerlingen. Deze laatste onderzocht in het bijzonder de embryonale skeletvorming en stelde hiervoor wetten op.

Ribben verbenen eerder dan rugwervels en zowel rugwervels als het borstbeen hebben een gepaarde aanleg, een begin aan weerszijden van het vlak van symmetrie. Verbening gehoorzaamt de symmetrie-wet, die zijdelings beginnen vereist waarna de groei zich voortzet in de richting van het middenvlak van symmetrie.

De opening in doorboorde beenderen ontstaat doordat aan twee zijden van het toekomstige gat been begint te groeien. Bij voorbeeld halswervels ontstaan mede door vergroeiing met ribrudimenten (verbindingswet), terwijl voor andere passages of openingen in beenderen (en voor gewrichten) een zelfde ontstaanswijze geldt: verbeningen van gescheiden beginpunten worden groter, naderen elkaar en versmelten ten slotte.

Organen beginnen hun groei nabij de buitenzijde van het lichaam en ontwikkelen zich binnenwaarts, zoals het bloedvatstelsel. Recapitulatie werd door Serres onderschreven. De vroegste embryonale fasen van de mens stemmen met weekdieren overeen. Een regenworm begint als poliep en vervolgt zijn ontwikkeling als platworm. Als 'anatomie transcendente' (1824, 1827) betitelt Serres de leer, dat de orgaanbouw en -groei van het menselijk embryo een nabootsing is – het groeiproces als geheel beschouwd – van de vergelijkende anatomie van het hele dierenrijk. Tevens besluit hij – zoals Geoffroy en Meckel – dat het dierenrijk gelijk gesteld moet worden met een reeks min of meer verontwikkelde embryo's en dat alle dieren zelf variaties op het thema 'oerdier' zijn.

Het is nodig na hoofdzaken te hebben vermeld, veel embryologisch werk uit de eerste helft van de 19e eeuw dat op de Naturphilosophische embryologie aansloot, onbesproken te laten.

21. Op zoek naar het planteëmbryo

Theofrastos merkte ongetwijfeld verschil op tussen zaden en vruchten maar hechtte er geen gewicht aan. Uit een vrucht verschijnt een kiemplant en deze kan één- of tweezaad-

lobbig zijn. Het was het eerste embryologische gegeven. Daar bleef het bij tot 1583, toen Cesalpino (p. 204, VI.9) planten een hart (*cor*) toekende. Hij onderzocht plantekiemmen ter wille van de taxonomie (X.8), niet met het oogmerk de embryologie zelf te bestuderen. Het werd gewoonte van een *cor seminis*, een zaadhartje, te spreken.

Malpighi was de eerste bioloog die kiemen onderzocht om de embryonale ontwikkeling op te helderen (p. 297). C.F. Wolff zette zijn werk, bijna een eeuw later, voort (IX.19). Wolff begon nieuw plantenembryologisch onderzoek, omdat planten naar zijn mening zoveel gemakkelijker dan dieren voor wat levensuitingen betreft, te doorzien zijn. Planten zijn kennelijk het resultaat van natuurkrachten (Naturkräfte) en als deze ontraadseld zijn zullen de gevonden wetmatigheden uitgangspunten zijn voor de dierenembryologie, en theoretiserend over de fysiologie zocht Wolff de vorming van cellen en vaten aan het licht te brengen, het ontwikkelingsbegin van nieuwe organen.

Groei is een lokale levensuiting, besloot Wolff, want groei heeft in een stip of aan een oppervlakte plaats (*punctum sive superficies vegetationis*). Zijn lezers moeten gedacht hebben aan overeenkomstige situaties in het bebroede kippeëi. Kool- en kastanjegroei-punten geven geen uiterst kleine, gevormde en opgerolde gedeelten te zien (*partes involutae*). De mening dat een organisme door 'evolutie', ontrollen van een groeiende kiem zou ontstaan, is fout. Géén preformatie. Het begin van een levend wezen is een structuurloze orgaanvormende substantie (Substanz) en daarin openen zich celblaasjes.

In zijn boek over de vruchten en zaden van de planten, gaf J. Gaertner (*De Fructibus...*) aan het gedeelte van de zaadinhoud dat zich tot een kiemplant ontwikkelt, de naam *embryo* (1788; Gr.: *embryon* = dat wat opzwellt).

Sporen van varens (en mossen) werden, sedert J. Hedwigs werk (1784), algemeen met stuifmeelkorrels gelijkgesteld, met σ geslachtsprodukten. Omdat uit kiemende sporen naar men meende, nieuwe varenplantjes opgroeiden zonder voorafgaande bevruchting, kon de gedachte postvatten dat zij zich op eigen kracht tot een plant ontwikkelen.

Schleiden (VII.34) die onder leiding van zijn oom, J. Horkel (1769-1846), hoogleraar in de plantenfysiologie in Berlijn, de bevruchting van planten onderzocht, maakte met instemming van zijn leermeester bekend dat in de top van de stuifmeelkorrelbuis het planteëmbryo schuilde. Dit bereikte het zaadbeginsel in de stamper en vestigde zich daar, ontving de vereiste voeding en werd de kiem in het zaad (1836-1837). Aanhangers van deze leer werden pollinisten genoemd. Het was een mening die met de spore = stuifmeelkorrel overeenstemde en animalculisten zowel als preformationisten konden zich er goed in vinden. H. Wydler (1800-1883), Zwitser en hoogleraar te Bern, en G.G. Valentin (1810-1883), zijn collega voor de fysiologie in Bern, steunden Horkel en Schleiden.

Voortgezet onderzoek door o.a. Mohl, Naegeli en vooral door Amici bewees dat het planteëmbryo zijn begin heeft waar de inhoud van de pollenbuis de inhoud van de zaadknop raakt (1846). Geen aanvoer van een (gevormd) micro-embryo door de stuifmeelkorrel, maar een wederzijdse bijdrage aan embryovorming. Mägdefrau (1973: 119) vermeldt hoe Schleiden Amici's kritiek onheus en onbeheerst van de hand wees. Een vergissing ruitelijk erkennen bracht Schleiden nimmer op, ofschoon hij dikwijls gelegenheid daartoe kreeg. In 1856 liet hij het pollinisme slapjes in de steek en in 1861 gaf hij zijn vergissing toe (VIII.17).

Intussen had Hofmeister zijn *Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen* (1849) gepubliceerd. Hij beschreef en bewees glashelder dat embryonale groei niet eerder begint dan nadat de stuifmeelkorrelbuisstop een Embryosack bereikt heeft, zodat voor bloemplanten de levenscyclus vastgesteld was, de eerste stap naar Hofmeisters latere ontdekking

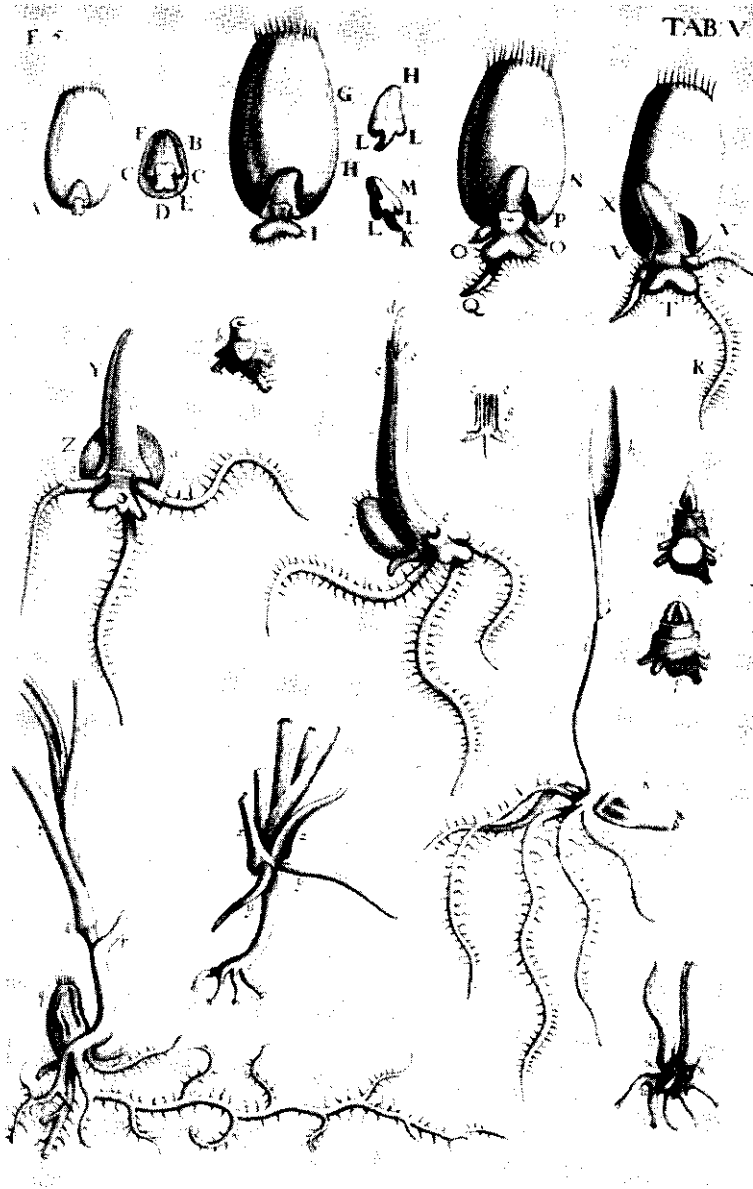


Fig. 68. Kieming van de Eenzaadlobbigen door Malpighi getekend. De zorgvuldige en gedetailleerde afbeeldingen van de opbouw en de organen van de kiemplanten maakten Malpighi (in 1675) de leidende plantenenbryoloog. Een vergelijking met zijn plaat van de Tweezaadlobbigen (p. 297) laat zien hoe hij karakteristieke verschillen tussen tweezaadlobbige en eenzaadlobbige beworteling van kiemplanten waarnam. Tweezaadlobbigen kiemen met een hoofdwortel, Eenzaadlobbigen bezitten enige gelijkwaardige wortels. De overdreven 'harigheid' van Eenzaadlobbigen werd misschien veroorzaakt door kieming buiten de aarde op een vochtige onderlaag. Merk op dat de jonge plant (links beneden) die kennelijk wel uit de bodem komt, een wortelstelsel toebedeeld krijgt in overeenstemming met twee- en eenzaadlobbigheid.

Zeven detailtekeningen illustreren het 'groei-punt' van de graankorrel, het 'hart' waar de bewegende *causa*, het mysterie van de vormende groei schuilt. Men herkent (midden boven) de vorm van een dierhart in het plantehart.

van de generatiewisseling (VIII.15).

De plantenembryologie heeft als discipline aan de ontwikkeling van de biologie geen aandeel gehad vergelijkbaar met dat van de dierenembryologie. Plantenembryologische gegevens droegen voornamelijk bij aan de cytologie (VII), de voortplantingsbiologie en genetica (VIII) en de taxonomie (X).

22. Von Baer en zijn tijdgenoten: de ontdekking van het zoogdier

Een nieuwe periode in de ontwikkelingsgeschiedenis van de embryologie begon in de eerste helft van de 19e eeuw aan de oostelijke Oostzee-oever, tussen St. Petersburg en Danzig. De voornaamste embryologen waren Pander, Von Baer, Rathke en A.O. Kovalevski.

Chr. I. Pander (1794, Riga (Litauen) – 1865, St. Petersburg) studeerde in Dorpat, Berlijn, Göttingen en ten slotte op voorstel van Von Baer in Würzburg bij Ign. Döllinger (1770–1841). Een langjarige samenwerking met Von Baer en een blijvende vriendschap waren het gevolg. Döllinger, een vooraanstaand anatoom, was sterk in embryologie geïnteresseerd en wist Pander (en Von Baer) te bewegen de kwestie preformatie of epigenese opnieuw onder handen te nemen. Zij heropenden het onderzoek van het kuikenembryo, niet met behulp van een gering aantal waarnemingen, maar met enige duizenden eieren, zorgvuldig verwarmd in nauwkeurig gecontroleerde broedmachines.

Pander volgde De Réaumur's goede raad (1734, VIII.8) op: 'Wie wil proberen zich een duidelijke voorstelling te maken van de primaire vorming der organismen merkt alras dat de greep van het redelijk verstand (raisonnement) en de reikwijdte van de natuurwetenschappen (connoissances) die mensen toegemeten zijn, die niet kunnen verschaffen. Het is geboden met de ontwikkeling te beginnen, met het groter worden van wezens die al gevormd zijn zonder te trachten nog eerdere stadia op te sporen.'

In 1817 verscheen *Historia Metamorphoseos . . .*, Pander's proefschrift dat Wolffs aanzet tot de kiemblad-embryologie tot een fundament voor het latere onderzoek maakte. Pander kon uit eigen fondsen (zijn vader was een geslaagde bankier) een begaafde tekenaar (d'Alton) betalen, zodat zijn boek een reeks tekeningen bevatte van de opvolgende ontwikkelingsfasen in een kippeei mooier en overtuigender dan ooit eerder waren gepubliceerd. Epigenese was Pander's uitgangspunt.

Reeds na 12 uur verwarmen is het blastoderm 2-lagig: de bovenlaag is *serosa* en de onderlaag *mucosa*. Tussen de twee lagen heeft zich na 24 uur de *vasculosa* ontwikkeld, een middenkiemblad dat bloed maakt.

De term Keimblatt werd door Pander ingevoerd, een weefsel dat naar de opvatting van Wolff (en van Pander) inderdaad een Blatt is, geheel met een loofblad te vergelijken, een gelijkheid van planten en dieren. De aansluiting met de bladmetamorfosenleer heeft geen toelichting nodig. Keimblätter vormen door plooiing, kromming en vergroeiing zenuwstelsel, ruggemerg en ingewanden. Het middelste Keimblatt maakt eerst wel bloed, maar de Wolffse lichaampjes ontstaan later uit bloedvaten, constateerde Pander.

In latere jaren verdiepte Pander zich in de vergelijkende skeletkunde (osteologie) van vogels en zoogdieren, fossiel en recent, en in relatie met geologische problemen. Het betrof vragen die hij in Darwinistische zin trachtte op te lossen.

Karl Ernst Von Baer (1792, landgoed Piibe (Estland) – 1876, Dorpat) bracht zijn leerjaren door in Reval. Karl studeerde medicijnen in Dorpat, waar hij in 1814 promoveerde en

besloot geen geneesheer te worden. In 1814 ging hij naar Wenen en kort daarna naar Würzburg. Daar werd hij door Ign. Döllinger geïnspireerd en was er werkzaam met zijn vriend Pander (1815–1816). Een kort verblijf in Berlijn ging aan zijn vestiging in Königsberg vooraf (1817–1834), waar hij in 1822 hoogleraar en in hetzelfde jaar directeur werd van het door hem ingerichte Zoölogische Museum. Hij werkte samen met K.F. Burdach die sinds 1814 hoogleraar voor de anatomie in Königsberg was.

In 1834 werd Von Baer tot bibliothecaris van de Petersburgse Academie van Wetenschappen benoemd. Hij bereisde Rusland en Finland, bezocht Nova Zembla en het Kaspische-Zeegebied, werkzaam op het terrein van de anthropologie (ethnografie, etymologie, archeologie). Na zijn pensionering (1867) stierf hij in Dorpat. Von Baer bleef een onverzoenlijke tegenstander van Darwins leer en H. Spencer, de biofilosoof die eveneens onoverkomelijke bezwaren had tegen het Darwinisme, putte voor zijn argumentatie uit Von Baers gegevens (XII).

Sarton citeerde uit Von Baers Selbstbiographie (1866: 310–312) diens beschrijving van zijn ontdekking van het zoogdiereit. Hier volgt de vertaling.

Sarton's Isis 1931: 319–320: 'In de loop van 1826 had ik herhaaldelijk kleine, doorschijnende, 1–3 mm grote eieren, zoals Prévost en Dumas gezien hadden, in de horens van de uterus en zelfs in de eileiders gevonden. Voorjaar 1827 zag ik echter nog aanmerkelijk kleinere, veel minder doorschijnende en daarom herkenbare, in de eileiders. Ongetwijfeld, dacht ik, zullen dat ook eieren zijn, want waarschijnlijk zal de dooiermassa van zoogdieren aanvankelijk ook ondoorzichtig zijn. In april of begin mei van laatstgenoemd jaar besprak ik de kwestie met Burdach en zei dat ik bepaald niet meer betwijfelde dat de zoogdiereieren volgroeid uit de eierstok vrij kwamen en dat ik erg graag een teef zou willen hebben die een paar dagen loops was.

Afgaande op de waarnemingen van Prévost en Dumas moest ondersteld worden dat bij honden in die periode de Graafse follikels nog gesloten aan te treffen zouden zijn, die echter op het punt staan zich te openen. Toendertijd geloofde men dat het openen van de eikapsels of Graafse follikels rechtstreeks van paring afhankelijk was en dat is niet juist. Toevallig had Burdach zo'n teef bij zich thuis die al geruime tijd tot de huisgenoten behoorde. Die werd opgeofferd. Toen ik de hond geopend had vond ik enige gescheurde Graafse follikels en geen enkele op punt van scheuren. Toen ik, diep teleurgesteld dat mijn hoop weer niet in vervulling was gegaan, de eierstok nadenkend bekeek, merkte ik een geel vlekje op in een follikel, daarna ook in enige andere, zelfs in de meeste, en slechts één vlekje, niet meer. Vreemd, dacht ik, wat kan dat te betekenen hebben? Ik opende een follikel en schoof voorzichtig met het mes het vlekje in een met water gevuld horlogeglas en ik plaatste dit onder de microscoop.

Dadelijk toen ik het zo onder ogen kreeg, week ik als door de bliksem getroffen achteruit, want ik had duidelijk een heel kleine, scherp omgrensde, gele, kogelronde dooiermassa gezien. Ik had even tijd nodig om mijn kalmte te herwinnen en moed te vatten opnieuw te kijken, want ik vreesde door een spookbeeld misleid te zijn. Vreemd schijnt het wel dat, als wat zo lang verwacht en waar vurig naar verlangd werd zichtbaar wordt, het schrik aanjaagt. Toegegeven, iets onvoorziens kwam erbij. Ik had mij niet voorgesteld dat de inhoud van het zoogdiereit zo zeer gelijkt op de dooier van vogels. Omdat ik maar een eenvoudige microscoop met drievoudig vergrotende lens had klaargezet, was de vergroting niet al te sterk en de gele kleur herkenbaar gebleven die bij sterke vergroting en doorvallend licht (van onder af)

in zwart verandert. Verbluft was ik daarom dat ik een scherp omgrensd, door een stevige membraan omsloten, regelmatig bolletje voor mij zag dat van de vogeldooier slechts verschilt door de stevige, een weinig afstaande, omhullende huid.

De kleine, ondoorschijnende eitjes die ik in de eileiders gevonden had, waren geelachtig wit, ongetwijfeld omdat de dooiermassa begon op te lossen. De grotere waren doorschijnend. Daarna prepareerde ik nog enige van zulke kogeltjes met onopgeloste dooier en Burdach, die er gauw bij was gekomen, bekeek ze alle.'

De Ovi Mammalium et Hominis Genesi (1827) bevatte Von Baers relaas van zijn ontdekking, een publikatie ter gelegenheid van zijn benoeming als lid van de Keizerlijke Academie van Wetenschappen. Von Baers vondst en herkenning van het zoogdiereit maakte een postulaat tot een feit, maakte van een noodzaak een oorzaak. De biologie had er meer dan tweeduizend jaar op gewacht.

Bij elke grote ontdekking komt de vraag boven of de ontdekker daadwerkelijk als eerste de ware staat van zaken aan het licht bracht; prioriteit is geen wetenschappelijk belang, maar onderzoek daarnaar en discussie zijn behulpzaam om een ontwikkelingsgang na te trekken.

Kan Malpighi het zoogdiereit gezien hebben? Heeft de Graaf het zoogdiereit gezien (1672) toen hij blastocysten in de tuba Fallopii vond en niet begreep hoe deze zoveel kleiner konden zijn dan de 'eieren' (Graafse follikels) in de eierstok? J. Schrader drukte W. Langly's werk af in *Observationes Historiae* (1674). Langly was arts en raadsheer in Dordrecht en onderzocht series bebroede eieren in 1657. Zijn tekeningen en tekst bewijzen dat hij scherp waarnam. Zag hij tijdens zijn andere onderzoek zoogdiereit, zoals hij geloofde? Zagen Haller en Kuhlemaan ooit een zoogdiereit tijdens hun zo talrijke ontleding omstreeks 1750 (p. 771)? W.C. Cruikshank (1745-1800) verrichtte nasporingen (met konijnen, gefinancierd door W. Hunter (VII.26) en vond 'ova die veel kleiner waren dan Graafse follikels' op de derde dag na coïtus in 1778 (gepubliceerd in *Philosoph. Transact.*, 1797). Naar het werk van twee Zwitsers, J.B. Dumas en J.L. Prévost, verwees Von Baer in zijn zojuist aangehaalde verslag. Zij hadden na enige van Spallanzani's kikkerexperimenten te hebben herhaald, de bevruchtende functie van spermatozoiden (zoospermes) bewezen (1824). Hernieuwd onderzoek van konijnen verschaftte hen zekerheid van de aanwezigheid van eitjes (ovules) in de horens van de uterus, niet groter dan 1 tot 2 mm, terwijl de Graafse follikels ten minste 7-8 mm in doorsnede maten. De follikels openden zij en ze vonden een 1 mm groot voorwerpje dat precies op de ovules in de uterus geleek.

Vast staat dat Von Baer het zoogdiereitvum vond, bestudeerde en als eerste met zekerheid begreep wat hij zag. De Graafse follikel mocht geenszins gelijkgesteld worden met een vogelei en de leer van de stollende vloeistof als embryovormer had afgedaan, zowel de klassieke *katamenia*-leer als Hallers hypothese dat stolling van de follikelvloeistof tot kiemvorming zou leiden. Von Baer formuleerde: *ex ovo evolvitur, nullum ex mero liquore formativo* (een organisme ontwikkelt zich uit het ovum en niet uit een zich vormende vloeistof).

De Graafse follikel is een (moederlijk) ei waarbinnen een (foetale) ei zich bevindt. Zoogdieren hebben een 'Ei im Ei' en Von Baer identificeerde het Keimbläschen dat Purkinje in 1825 in het vers gelegde vogelei aanwees (*Symbolae ad Ovi Avium...*) met het foetale zoogdiereit. Spoedig daarna preciseerde V. Coste door nader onderzoek (1833), dat het foetale zoogdiereit een Keimbläschen bevat zoals een vogelei en dat de Graafse follikel niet 'ei' mocht heten. Schwann sprak in 1838 het vermoeden uit (*Mikroskopische Untersuchungen*) dat het Keimbläschen dat Purkinje zag de eicelkern zou zijn.

Nadat Von Baer het zoogdier gevonden en herkend had, zette hij het onderzoek van de embryonale ontwikkeling voort en koos, vanouds, de kuikenembryologie als punt van uitgang. Het leidde tot Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere, het eerste deel in 1828, de voortzetting in 1837 en de laatste aflevering (posthuum) in 1888, die L. Stieda verzorgde. Von Baer bevestigde Wolffs bevindingen en werkte de kiembladtheorie naar epigenetisch model verder uit. Panders besluit om drie kiembladen te onderscheiden wijzigde hij. Er is een bovenste kiemblad (animal) en een onderste (vegetativ). Het bovenste brengt de zintuigen, bewegingsorganen en de huid voort en het onderste de organen voor de voeding, circulatie, afscheiding en voortplanting. Het animale blad verdeelt zich in tweeën: de huidlaag (wordt opperhuid) en de spierlaag (spierstelsel en skelet). Het vegetatieve blad eveneens in tweeën, *vasculosa* en *mucosa*, en de *vasculosa* levert onder meer het middenrif, terwijl de twee lagen in samenwerking het spijsverteringsstelsel vormen.

De vier lagen groeien, plooiën zich en maken buizen (huid-, spier-, en zenuwbuis) en de buisvormige 'Grundorgane' zijn de aanloop naar de voltooide organen.

Epigenese is transformatie, een hervorming gericht op toenemende specialisatie, zei Von Baer, een definitie waar Aristoteles weinig of geen bezwaar tegen zou hebben gehad. Elke diersoort heeft het soorteigen programma van embryonale groei. Het dierlijk lichaam streeft door weefseldifferentiatie en voortschrijdende orgaanvorming naar toenemende vervolmaking (volgens Herder, Kilmeyer en Goethe).

In het kuikenembryo is de zich vormende ruggestreng gelijk te stellen aan de *chorda dorsalis* van de kraakbeenvissen. De kieuwbogen en kieuwspletten, die Rathke (p. 797) ontdekt had, maken de embryonale bouw vergelijkbaar met die van vissen. Von Baer voegde gedetailleerde overzichten toe over de vorming van de longen, het darmkanaal, het zenuwstelsel en het urogenitaalstelsel.

Hoe meer twee diersoorten verschillen, hoe verder we in de embryonale ontwikkeling terug moeten gaan om overeenkomsten te vinden. Alle dieren beginnen als ovum en zijn tijdens de vroegste embryonale fasen gelijk van uiterlijk. Von Baer dacht allerm minst aan een gemeenschappelijke afstamming van één 'oerdier', ofschoon dit wel beweerd werd door degenen die zijn gedachtegang onvoldoende bestudeerden.

'Ik bezit in alcohol geconserveerd twee kleine embryo's, die ik verzuimd heb te etiketteren en nu zou ik onmogelijk meer kunnen zeggen tot welke klasse zij behoren. Misschien zijn het hagedissen, kleine vogels of heel jonge zoogdieren, zo groot is de overeenkomst tussen de kop en romp van deze dieren. De ledematen van deze embryo's zijn nog niet gevormd, maar al zou dit wel het geval zijn, dan zouden we door deze eerste aanleg nog niet beter in staat geraken te besluiten, want de poten van hagedissen en zoogdieren, de vleugels en poten van de vogels en de handen en voeten van mensen ontstaan alle uit een gelijke aanleg.'

Embryonale gelijkheid is groter naarmate twee groepen meer verwant zijn, maar van verschillende groepen zijn de embryo's meer aan elkaar gelijk dan de volwassen dieren. Niet alleen geldt dit voor gewervelde dieren maar ook voor insecten. Larven lijken dikwijls veel meer op elkaar dan de volgroeide dieren onderling.

De bouw van het embryo laat eerst het 'type' herkennen, daarna de klasse, vervolgens orde, familie, genus, soort en ten slotte het individu. Een vogel begint als gewerveld dier, wordt dan vogel, daarna loopvogel, hoenderachtig, kip, en ten slotte kipperas.

De groepen levende wezens zijn door hiaten gescheiden; de levende natuur is discontinu. De morfologie en de vergelijkende anatomie bewijzen die regel en de embryologie bevestigt die discontinuïteit. De vier embranchements die Cuvier omschreef, wilde Von

Baer erkennen. Rádl (1909: 62) die een waardevolle samenvatting van Von Baers werk en zijn invloed op de 19e-eeuwse biologie maakte, vermeldde Von Baers vier Entwicklungstypen samen met Cuviers embranchements ongeveer als volgt:

- Periferisch (= Radiata). Ontwikkeling alzijdig, uitgaande van een centrum.
- Massiv (= Mollusca). Ontwikkeling van organen binnen foedralen.
- Longitudinal (= Articulata). Tweepolig en bilateraal symmetrisch.
- Doppelt symmetrisch (= Vertebrata). Bilateraal symmetrisch en gepaarde organen, een links, een rechts.

De geleidelijk opklimmende, continuë keten van de diergroepen waar Lamarck en Bonnet aan geloofden, achtte Von Baer een vergissing. Lamarcks opvatting ten deze is eigenlijk dezelfde als Meckels (p. 787), die erop neerkomt dat de dieren meer of minder voltooidde mensen zijn: 'Hemmungsbildungen'. Als nu eens niet de mens maar de vogel als toppunt van ontwikkeling gekozen zou worden, dan doorloopt een vogel embryonaal de mens-fase en is de mens een minder ontwikkelde vogel, want snavel, vleugels en veren heeft hij niet.

Darwin zou gaarne Von Baers steun gehad hebben, maar Von Baer wees zijn leer resoluut van de hand. In Ueber Darwins Lehre (1873-1876) verwierp Von Baer zowel natuurlijke teeltheorie als de blinde toevalstheorie: er is doelmatigheid in natuurlijke ontwikkeling.

De gelijkenis van dieren is onvoldoende reden om tot verwantschap te besluiten, maar wijst wel op gelijksoortige krachten die dieren op overeenkomstige wijze vormen. Het is weinig consequent om te beweren dat natuurlijke soorten niet bestaan en tegelijkertijd over soorten te schrijven en soorten te omgrenzen. Evolutie, ja, maar in vroege perioden van de aardgeschiedenis was de Bildungskraft sterker dan nu, hij verzwakte mettertijd en is thans misschien geheel uitgeput. Door spontane generatie kunnen 'hoog bewerktuigde' dieren ontstaan en zeker de ene soort uit de andere, maar dan wel sprongsgewijs. De Darwinisten namen de bezwaren van de oude Von Baer niet ernstig: hij begrijpt er niets van, meenden A. Giard en Haeckel.

Binnen een diergroep kan het ene orgaan progressief verder ontwikkelen, terwijl bij dezelfde dieren een ander orgaan regressief blijft. De mate van specialisatie van een orgaan moet steeds beoordeeld worden in wijder verband, vergelijkend, niet afzonderlijk. Verschillende diertypen hebben organen met dezelfde functie die, embryonaal, van geheel verschillende herkomst zijn. In embryonale staat lijken hoger en lager ontwikkelde dieren weliswaar meer op elkaar dan wanneer zij volwassen zijn, maar geen lagere dieren kunnen als zelfstandige organismen, gelijk aan de embryonale fasen van de hogere, leven. De eigenschappen die kenmerkend en onmisbaar zijn voor zulke levende dieren heeft een embryo niet. Vissen ademen door kieuwen, embryo's kunnen kieuwvormige aanhangsels hebben, maar ademen niet met die om te ademen onbruikbare organen, en vinnen komen bij geen zoogdier- of vogelembrryo voor.

Algemeen en ongedifferentieerd gaan aan gespecialiseerd vooraf, en specialisaties kenmerken elke diergroep. Een vogel laat zich immers pas identificeren nadat in een vroeger stadium identificatie als gewerveld dier mogelijk was geworden.

Elk van de vier 'typen' volgt een karakteristieke epigenese. Binnen elk type bestaan binnen elke groep overeenkomsten en tussen de groepen vaststaande embryologische verschillen. De ontwikkelingsgang van de embryo's staat vast en is volgens tijd en ruimte geregeld. Naarmate het embryo groeit en de eerste vormsels verdwijnen wordt de armslag van de nieuwvormingen geringer: het bouwplan dwingt.

M.H. Rathke (1793, Danzig - 1860, Königsberg) stamde uit een welgestelde familie die geen wetenschappelijke belangstelling aan de dag heeft gelegd. Hij ging in 1814 in Göttingen studeren bij Blumenbach (VII.39). Daarop in Berlijn bij Joh. P. Müller (waar hij in 1818 als medicus promoveerde) en vestigde zich als arts in Danzig (1818-1825). In 1829 werd hij in Dorpat als hoogleraar voor de fysiologie benoemd en vijf jaar later volgde hij Von Baer op in Königsberg (1834) waar hij tot zijn dood werkzaam bleef. Rathke was een veelzijdige onderzoeker, een zeer vruchtbare auteur.

De ontstaanswijze van de ademhalingsorganen van vissen, vogels en zoogdieren bestudeerde Rathke bij voorkeur. Hij ontdekte de embryonale kieuwspleten en kieuwen in het zoogdierembryo, spoorde de bijbehorende bloedvaten op (hun ontstaan en verdwijning) en beschreef in detail de veranderende situaties. De oorsprong van de longen door uitdijning van het voorste deel van het darmkanaal bracht hij aan het licht, evenals het ontstaan van de luchtzakken in vogels samen met een vergelijkende studie van de larynx van vogels en zoogdieren.

De oernier (*pronephros*), de zogenaamde Wolffse lichaampjes, verdwijnen terwijl de ontwikkelende nier de uitscheidingsfunctie overneemt. De afvoergangen van de oernier worden deel van het genitaalstelsel (1829).

Aanvankelijk aanhanger van Meckels theorie (p. 787) wijzigde Rathke zijn inzicht in Ueber die Rückschreitende Metamorphose der Thiere. Hij wees erop dat tijdens de embryonale ontwikkeling (en eerste levensfase) een orgaanregressie kan optreden, zodat het rudimentair achterblijft of geheel verdwijnt. Kieuwen en staart van een kikkerlave zijn goede voorbeelden.

De verdwijning - opneming in het lichaam door absorptie, of door afstoting - gaat samen met de ontwikkeling van een plaatsvervangend orgaan (bij voorbeeld kikkerkieuwen en kikkerlong). Ook kunnen organen spoorloos verdwijnen en geen plaatsvervanger achterlaten. Dit hangt met een gewijzigde levenswijze samen; er zijn veel voorbeelden bij parasitaire schaaldieren.

Een hooggewaarderd werk dat Rathke's waarnemingen en conclusies uitvoerig vermeldt, is *Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte der Menschen und der Thiere* (2 delen; 1832-1833). Vanzelfsprekend moet Rathke's 'Metamorphose' niet met Goethe's *Metamorphosen*-leer verward worden. Rathke doelde op een ontogenetische verlies-en-vervangingsregel en Goethe ontwikkelde een algemene morfologische theorie. Rathke verdedigde een Aristotelisch principe en Goethe paste een Platonische Idee toe op de biologie.

Rathke schreef een standaardanatomie van het lancetvisje (1841) en talrijke studies over parasitaire schaaldieren, uit o.a. de Zwarte Zee. Weekdieren en wormen volgden, terwijl hij tevens allerlei gewervelde landdieren onderzocht (lemming, schildpadden, slangen en krokodillen). Zijn omvangrijke levenswerk is van blijvende waarde.

Aristoteles begon, samen met Theofrastos het biologische onderzoek van zeebewoners. Zestiende-eeuwers zetten het voort (Rondelet, Salviani). In de 17e eeuw werkten Steno en vele anderen (Italianen en onderzoekers in Midden - en meer noordelijk Europa) ook aan zeedieren. In de 18e eeuw gaf Cuvier een nieuwe impuls, die Lamarck in de 19e eeuw met baanbrekend zeedierenonderzoek - de ongewervelden - beantwoordde. Kort nadien namen Joh. P. Müller en Rathke de leiding in noordelijk Europa. Als medewerker behoort Michael Sars (1805-1869), een geestelijke, genoemd te worden, die zich op de ongewervelde Skandinavische zee fauna richtte en zeedieren uit de noordelijke zeeën en de Middellandse Zee vergelijkend bestudeerde. Hij maakte een begin met de zonerings van de zeedie-

renverspreiding, het verband met het waterdiepte (1835).

In de tweede helft van de 19e eeuw werden talrijke marien-biologische stations gesticht en de gelegenheid ter plaatse onderzoek te doen daarna door dozijnen biologen gretig benut met zo veel en veelzijdige resultaten, dat ik binnen de grenzen aan mijn overzicht gesteld zelfs geen poging kan ondernemen om een samenvatting te geven. En passant zal nu en dan een naam vallen en hier volsta ik met het Duitse Zoologische Station am Mittelmeer. Het werd in 1872 geopend (Napels) en het verblijf van onderzoekers werd door Duitsland, Nederland, Engeland en Rusland gesubsidieerd.

Het embryologisch onderzoek van dokter Remak verliep in nauwe samenhang met de ontwikkeling van de celtheorie. R. Remak (1815, Posen (Polen) – 1865, ?) studeerde in Berlijn sinds 1833 medicijnen en beoefende bij Joh. P. Müller de microscopische anatomie en embryologie. In 1843 werkte hij bij J.L. Schönlein en hij begon een docentschap te Berlijn in 1847.

Ofschoon Remak in 1859 de persoonlijke titel van hoogleraar kreeg, bleef hij levenslang praktizerend arts en deed belangrijke ontdekkingen over huidschimmels.

Na hernieuwd onderzoek van kuikenembryo's besloot hij drie kiembladen te onderscheiden, die alle gewervelde dieren gemeen hebben: een oberes sensorielles Keimblatt (levert o.a. zenuwstelsel), een mittleres Gefäßblatt (levert o.a. spieren) en een unteres trophisches Keimblatt (levert o.a. darmkanaal). Dit besluit werd genomen in 1845 en in 1850 uitgewerkt in Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere.

Schwanns theorie over de vrije celvorming (VII.34) wees Remak nadrukkelijk van de hand. Nooit ontstaan cellen in een structuurloze, homogene materiemassa, want elke cel komt van een tevoren bestaande.

Een kikkerei is één cel. Alle cellen (of cequivalenten) in het volgroeide organisme komen uit de 'eicel' voort, dank zij voortgezette segmentatie in elementen die morfologisch gelijk zijn en die als cellen de aanleg van enigerlei orgaan of embryogedeelte vertegenwoordigen. Hoe weinig ook in aantal, uitsluitend deze cellen zijn de bron van alle elementen die vorm ontvangen, de lichaamscellen, en waar het volledig ontwikkelde orgaan uit bestaat. Bovendien beginnen alle celdelingen bij de celkern (1852).

Kikker- en vogelei zijn verschillend, omdat het kikkerei ééncellig (holoblastisch) en een vogelei meercellig (meroblastisch) is.

Ander onderzoek van Remak betrof bij voorbeeld de vorming van het zenuwstelsel. Hij ontdekte de zenuwvezels van het sympathische stelsel die naar hem genoemd zijn en constateerde dat in het algemeen in het embryo de zenuwen ontstaan uit zenuwcellen die vezelvormig worden.

De embryologie van Von Baer koos A.W. Goette (Götte) (1840, St. Petersburg – 1922, Heidelberg) als voorbeeld, maar hij sloeg als Darwinist – hij was een leerling van Haeckel – nieuwe wegen in. Hij studeerde medicijnen in Dorpat en Tübingen (tot 1866), doceerde daarna (1872) zoölogie in Straatsburg (in 1877 werd hij hoogleraar) en na een periode in Rostock (1822–1886) hervatte hij zijn werk in Straatsburg (1886–1918). Goette's wetenschappelijke initiatieven bracht zijn leerling W. Roux tot volle ontplooiing.

De titel van Goette's eerste belangrijke boek, Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*) als Grundlage einer vergleichende Morphologie der Wirbelthiere is zijn geloofsbelijdenis (1875). De embryologische historie van één gewerveld dier is de maatstaf voor de vormleer van alle gewervelde dieren.

Levende wezens zijn voorwerpen die causaal-mechanistisch verklaard kunnen worden als gevolgen van natuurwetten, materie-eigenschappen. Het was de consequentie van Darwins leer en Goette onderschreef deze zonder voorbehoud, terwijl Haeckel toch nog de tussenkomst had verondersteld van 'formbildende Kräfte', die zich niet geheel nauwkeurig lieten aanwijzen en definiëren. Een eicelkern lost op, nog vóór bevruchting plaatsheeft. De eicelinhoud is een levenloze, ongeordende massa. Chemische reacties, osmotische verschuivingen en drukveranderingen brengen op eigen kracht de eerste groeving en de daarop aansluitende celdelingen teweeg, terwijl gelijktijdig nieuwe celkernen verschijnen die weer door nieuwe celdelingen gevolgd worden. Scheikunde en fysica leren ons in bijzonderheden hoe dode materie tot leven en groei komt.

Tijdens het leven verworven eigenschappen zijn niet erfelijk (daar had Darwin zich vergist). Goette onderzocht de embryologie van wormen en hij kon alle verschijnselen geheel mechanistisch verklaren, kritiekloos interpreterend. Kort voor zijn dood verscheen nog een embryologie: *Die Entwicklungsgeschichte der Thiere* (1921).

23. Gevolgen van het Darwinisme voor de embryologie

Het Darwinisme overspoelde in de tweede helft van de 19e eeuw alle terreinen van het biologisch bedrijf en, welke bezwaren men ook mocht voelen, stimuleerde het embryologisch onderzoek uitermate. Een veel te kleine keuze uit evolutionair geïnterpreteerde embryologische gegevens volgt hier, die in XII.42 nog wat wordt aangevuld.

De pre-Darwinisten hadden in meerderheid (bij voorbeeld Von Baer) in de embryonale ontwikkeling herhalingen gezien van morfologische eigenschappen typerend voor in een reeks van toenemende differentiatie nevensgeschikte constante diertaxa. De Darwinisten zagen in de overeenstemming van eigenschappen van embryo's en van verschillende diergroepen een bewijs voor afstamming: embryonale ontwikkeling is erfgoed van voorouders. Kenmerkende vormen verschijnen in dezelfde volgorde als de vermoedelijke voorouders in de loop der aardgeschiedenis.

A.O. Kovalevski (1840, Sustjanka (Dünaburg, Letland) - 1901, St. Petersburg) studeerde en verrichtte onderzoek in St. Petersburg (1856-1859), Heidelberg en Tübingen en bestudeerde de embryologie van ongewervelde zeedieren in Napels en Messina (1864-1865, 1868). Hij bezette achtereenvolgens enige universitaire leerstoelen in Rusland (sinds 1891) en was sinds 1891 hoogleraar zoölogie voor de Academie van Wetenschappen tot zijn dood. Op zijn voorstel stichtte de Petersburger Academie een marien biologisch station op de Krim (Sebastopol, 1871).

De verbazingwekkende veelvormigheid van de 'lagere' (zee)dieren, die de groeiende museumcollecties steeds nadrukkelijker aantoonde en die de rangschikking volgens morfologische verwantschappen steeds ingewikkelder en twijfelachtiger maakte, zou, dacht Kovalevski, door middel van embryologische gegevens, Darwinistisch beoordeeld, zeer veel begrijpelijker worden. Hij onderzocht ringwormen, sponzen, holtedieren en schaaldieren, in het bijzonder de embryonale fasen van hun levenscyclus.

Von Baer had de kieuwspleten van zoogdierenembryo's beschreven en als aanzet voor een wervelkolom de chorda dorsalis ontdekt en aangewezen. Een doelgerichte studie van het lancetvisje zou de brug tussen ongewervelden en gewervelden kunnen slaan (1865). Kovalevski volgde de ontwikkeling van de eerste insnoering van de eicel en de eerste celdelingen, stelde de vorming van een tweelagige gastrula-larve vast. Een volgend stadium lijkt

zowel op de larve van sommige zeesterren (*Medusa*-larve) als op de eerste ontwikkelingsfasen van gewervelde dieren.

Deze feiten overtuigden Kovalevski dat volwassen dieren met een *chorda dorsalis* (zoals het lancetvisje) hun groei beginnen als ongewervelden en vervolgens overgaan tot een embryonale groei zoals van gewervelden. Het zenuwstelsel van het lancetvisje ontstaat rugge- lings van de *chorda dorsalis*, in eerste aanleg als een neuraalbuis, en Kovalevski constateerde ook in dit opzicht overeenstemming met de embryo's van gewervelde dieren. Hij achtte de evolutionaire band tussen ongewervelde en gewervelde dieren bewezen (1867).

Toen hij door embryo's van Ascidiën (Zakpijpen) te vergelijken met jonge embryo's van gewervelden vond, dat ook hier gelijkvormigheden optraden, concludeerde hij tot evolutionaire relaties tussen Ascidiën en Vertebraten, met warme instemming van andere onderzoekers en van Darwin zelf. Deze laatste vond dat Kovalevski's ontdekkingen de onderstelling wettigden, dat in een heel vroege periode van de aardgeschiedenis een diergroep geleefd heeft die in veel opzichten geelk op de larven van de thans levende Ascidiën. Die diergroep was enerzijds stamouderlijk voor de huidige Ascidiën, die in vergelijking met de vermoedelijke voorouders in ontwikkeling achteruit gingen (retrograding). Anderzijds was deze het begin voor de ontwikkeling van de 'crown and summit' van het dierenrijk, de mens (*Descent of Man*; 1871).

Niet alle biologen zijn in de 20e eeuw tevreden met deze zienswijze, die zoveel vragen oproept die onbeantwoord moeten blijven. Fossiele informatie ontbreekt en bovendien moet men al dadelijk geloven dat de proto-Ascidiën zich al heel vroeg in de geologische geschiedenis uit eenvoudiger vormen tot hoog complexe organismen ontwikkelden en vervolgens weer een weg terug aflegden. De teelkeus zou dan in hetzelfde milieu – de wereld-zeeën – evolutie in tegengestelde richtingen hebben bewerkstelligd.

I.I. Metschnikow (1845–1916), die met Kovalevski in Napels en daarna samenwerkte, breidde (samen met hem) het bereik van de kiembladtheorie uit. De drie weefsellagen zijn gelijk in oorsprong en vormend vermogen, bij alle dieren, ongewervelde en gewervelde. Voor deze stelling leverde Kovalevski door embryologisch onderzoek van wormen en ge- leedpotigen nog argumenten (*Embryologische Studiën an Würmern und Arthropoden*).

Th. L.W. von Bischoff (1807–1882) was hoogleraar in Giessen en München, als fysio- loog, anatoom en embryoloog werkzaam, en een bekwaam medicus. Bij voorkeur bestu- derde hij de embryologie van zoogdieren (konijn, ree, hond) en van de mens. Schwann's mening, dat de eicelinhoud talrijke kernen bevat die elk tot een nieuwe cel worden, kon Bischoff corrigeren door de waarneming dat een zoogdiereicel de embryonale ontwikke- ling begint door een deling in twee dochtercellen en dat deze gepaarde deling zich vele malen herhaalt (1842).

Bischoff's biologische opvattingen sluiten aan bij Geoffroy en bij Meckel, en dat brengt een voorzichtigheid ten aanzien van Darwinistische interpretaties met zich mee. Hij ver- zette zich tegen Haeckels biogenetische grondwet (IX.20, XII.45) en was een van de eersten die protesteerden tegen de overijlde toepassingen van de verleidelijke evolutieleer (1876).

Een van zijn leerlingen, Aug. Rauber (1842–1917), hoogleraar in de anatomie te Dorpat, nam het vraagstuk hoe een vertebraten-embryo zijn vorm verkrijgt in beschouwing. Het kan niet anders of de individuele autonomie van de cellen wordt door de eisen van het hele organisme bestuurd. Groei is primair en celdeling volgt daarop. De wijze van deling is afhankelijk van de materie-aanwas, de vermeerderde celinhoud, naar plaats en naar hoeveelheid. Deling in talrijke cellen vergemakkelijkt de stofwisseling, maar de werkver- deling en de specialisaties zijn steeds onderworpen aan de eisen die het hele organisme

in ontwikkeling stelt. Raubers benadering en onderzoek droegen aanmerkelijk bij tot de evolutionaire fysiologie. Naast de normale embryonale ontwikkeling van vissen bestudeerde hij misvormingen (Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbeltieren; 1880).

In Darwins vaderland nam Francis Maitland Balfour (1851, Edinburgh – 1882, Mont Blanc) de draad op die Von Baer, Rathke en Kovalevski gesponnen hadden en deed embryologisch onderzoek over het lancetvisje. Hij kon overeenkomsten aanwijzen met het ei van de kraakbeenvissen (Elasmobranchiërs; 1878).

Balfour studeerde zoölogie in Cambridge (Trinity College; 1870), fysiologie (bij M. Foster) en deed embryologisch onderzoek in Napels (1873–1874). Zijn kwaliteiten als bioloog en als jongere broer van de leidende staatsman A. Balfour verschaften hem een snelle carrière. Als directeur van het laboratorium voor diermorfologie in Cambridge en sinds 1878 lid van de Royal Society verongelukte hij bij een bergbeklimming, juist voor hij een professoraat zou aanvaarden in Cambridge, dat speciaal voor hem was ingesteld. Balfour was een uitzonderlijk bekwame embryoloog en omdat hij de onrijpe gevolgtrekkingen van de meeste Duitse embryoloog-Darwinisten vermeed, werd zijn tweedelige *A Treatise on Comparative Embryology* (1880–1881) een gezaghebbend standaardwerk. Hij verklaarde dat door Darwin de levenscyclus van elk dier tienmaal meer belangwekkend dan eertijds was geworden. Groeiende organismen zijn tijdelijk zoals lagere dieren gebouwd en Darwins afstammingsleer verklaart deze verschijnselen.

Erfelijkheid en variatie bewerken de wijzigingen na verloop van tijd omdat iedere verworven eigenschap een neiging toont tot vererving. Dank zij Huxleys en Kovalevski's onderzoek, schreef Balfour, kwam aan het licht dat de ontogenie de fylogenie herhaalt. Door beïnvloeding van buiten af herhaalt de fylogenie zich echter niet geheel natuurgetrouw. De embryonale ontwikkeling is als het ware een oud manuscript. Bladzijden verdwenen, of werden misplaatst en aan de tekst werd later toegevoegd. Ook streeft de natuur naar een zo gemakkelijk mogelijk bereiken van het doel dat zij zich heeft gesteld (the tendency of nature to attain her ends by the easiest means), daartoe in staat gesteld door survival of the fittest. Als alle gegevens beschikbaar zijn gekomen moeten zij ons leren waar en hoe de embryonale ontwikkeling van de feitelijke fylogenie afwijkt. En zo stelt de Vergelijkende Embryologie zich op voor de fylogenie, enerzijds van organismen en anderzijds van organen, waarbij de kiembladtheorie leiding geeft (twee lagen: epiblast en hypoblast). De methode is dezelfde als die van de vergelijkende anatomie.

Balfour streefde dus naar een beschrijvende embryologie als deelnemer aan de ontwikkeling van het Darwinisme; experimentele embryologie kwam niet ter sprake en Aristoteles bleef in herinnering.

Tot de upper ten die in Engeland na 1860 de biologie leiding gaven, behoorde E. Ray Lankester (1847, Londen – 1929, Londen). Na studie jaren in Oxford ging hij naar Duitsland om bij Haeckel in Jena te werken, toen het inspirerende onderzoek van Kovalevski en Metschnikow in volle gang was (1871). Lankester had tevoren in Engeland een vertaling van Haeckels *Natürliche Schöpfungsgeschichte* gepubliceerd (die enige herdrukken beleefde; *The History of Creation*). Na Jena zette hij zijn onderzoek over weekdierenembryologie in Napels voort (maakte resultaten in 1875 bekend), werd in Oxford als hoogleraar benoemd in 1898 en vervolgens directeur van het Brits Museum (Nat. Hist.). Zijn toewijding voor het onderzoek van zeebewoners bleek onder meer uit zijn krachtige steun voor het stichten van een Marine Laboratory in Plymouth (1887).

Een bijzondere bouw karakteriseert de trochosphere-larve, die als embryonale vorm zowel Weekdieren, Wormen en Stekelhuidigen typeert en die als voorouderlijk organisme voor de drie dierklassen kan worden beschouwd. De homologie van de kiembladen en hun rol tijdens de evolutie gaven Lankester aanleiding het hele dierenrijk te ordenen (1877) als *Animalia homoblastica* (zonder kiembladen), *A. diploblastica* (twee kiembladen) en *A. triploblastica*.

Bijzondere aandacht had Lankester voor het verschijnsel parthenogenese (1872), voor de evolutie van vissen en schaaldieren, en voor de coeloomtheorie, die de Hertwigs ontworpen hadden. Het coeloom is een holte die in het middelste kiemblad (mesoderm) ontstaat en met een mesoderm-cellaag bekleed is die tot buikvlies wordt (het vlies dat bij hogere, gewervelde dieren de lichaamsholte (embryonaal) omsluit). In het embryo van het lancetvisje laten zich een kop- en een rompcoeloom onderscheiden.

Oscar Hertwig (1849, Friedberg (Hesse) – 1922, Berlijn) studeerde in Jena, Zurich en Bonn. Jarenlang was hij een vertrouwde medewerker van Haeckel met wie hij vriendschappelijke relaties onderhield en een studiereis naar de Middellandse Zee maakte. Hij was in Jena werkzaam (1875, in 1881 hoogleraar) en in Berlijn sinds 1888 voor vergelijkende anatomie. Veel tijdschriftartikels over dierlijke embryologie van zijn hand betreffen de kiembladtheorie en zijn consequenties (coeloomtheorie) terwijl hij met zijn broer Richard samen onderzoek verrichtte, hoofdzakelijk tijdens hun verblijf in Jena.

Oscars Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere (1886–1888) verscheen nog in 10e druk in 1915. Daarnaast werkte hij met ongewoon talent aan de celmorfologie en -fysiologie, en schreef een boek over zijn bevindingen (Die Zelle und die Gewebe, 2 delen, 1893–1898), dat in herziene uitgave in 1906 verscheen met de titel Allgemeine Biologie. Eicellen en spermatozoïden (Samenfaden) zijn cellen, anders niet. Zoals Haeckel geleerd had zijn ze gelijk te stellen aan Elementarorganismen, kort en eenvoudig gezegd, de samenstellende deeltjes van de veelcellige organismen. Door in de kleinste bijzonderheden de embryonale ontwikkeling in alle fasen waar te nemen, van begin tot einde, moeten de oorzaken voor groei en vorming opgespoord kunnen worden. Radl signaleerde het voor Haeckel en de Hertwigs kenmerkende Darwinistische automatisme: wat voorafgaat is de oorzaak van wat volgt.

In 1916 kwam Das Werden der Organismen van de pers en tevens, goed passend als afsluiting van het levenswerk van een orthodoxe Darwinist, Der Staat als Organismus, in 1922.

De coeloomtheorie die Oscar en Richard (1850–1937) in 1881 samen opstelden dwong tot een tweedeling van het dierenrijk, dieren met (productief) mesenchym en zonder een mesodermaal kiemblad. Bij koraaldiertjes, platwormen en weekdieren maakt het mesoderm het spier- en zenuwstelsel. Als een embryo tweelagig begint vormt het entoderm twee holten, en een daarvan is de toekomstige lichaamsholte, het coeloom. G.J. Allman had in 1853 voor de drie kiembladen de namen ektoderm, entoderm en mesoderm voorgesteld, maar de Hertwigs gebruikten de term mesenchym en ik denk dat zij daarmee wilden uitdrukken dat het middelste kiemblad niet dezelfde status toekomt als de twee andere kiembladen (een aansluiting bij Von Baers kiembladwaardering, p. 795).

Twee leerlingen van de Hertwigs, E. Korschelt (1858–1946, hoogleraar te Marburg) en K. Heider (1856–1935, hoogleraar te Innsbrück), publiceerden van 1890 tot 1910 een aanvullend Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbellose Tiere. De uitgave vulde de doctrines en gegevens die de Hertwigs bekend hadden gemaakt aan en voegde nieuwe ge-

zichtspunten toe. Het standaardwerk verscheen in hereditie als *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere* in 1936. De auteurs waren beiden volgzaame Darwinisten die zorgvuldig een overvloed van feiten verzamelden en zo rangschikten dat Darwins theorieën bevestigd werden.

24. *Experimentele embryologie*

Bezwaren tegen de heersende embryologische opvattingen bleven niet uit. K.B. Reichert (1811–1883) volgde, na studie jaren bij Von Baer (Königsberg) en Müller (Berlijn), en professoraten in Dorpat en Breslau, in Berlijn Müller op voor wat de dieranatomie betrof (1858). Hij maakte vooral naam door zijn onderzoek van de embryonale ontwikkeling van de kikkerkop en van de kieuwbogen van gewervelde dieren. Terwijl zijn waarnemingen over de eerste celdelingen na bevruchting bijdroegen tot een beter begrip, behoedde dit hem toch niet voor de misvatting, dat dooierkorrels cellen zouden vertegenwoordigen. Reichert onderscheidde *Bildungsdotter* en *Nahrungsdotter*, dooier voor vorming en dooier als voeding.

De neiging om structurering op eigen kracht van structuurloze materie aan te wijzen als voorloper van 'celvorming' maakte zich al in de Oudheid kenbaar. Kristallisatie werd als verklarend voorbeeld aangewezen door Lucretius, Descartes, Buffon en Von Haller. Slijmcontracties onder anderen door Wolff, Oken, Schleiden en Haeckel. Reichert koos een gele dooierpigmentkorrel als celbegin, en Bechamps en Lepeshinskaja hadden dezelfde gedachte, zoals ik vermeld in XII.20.

Reichert weigerde het Darwinisme te aanvaarden, wilde van protoplasma-theorieën niets weten en verwierp de kiembladtheorie met beslistheid. Allereerst kunnen de kiembladen niet voor alle diergroepen als homoloog worden beschouwd, maar bovendien hebben de organen slechts één gemeenschappelijke herkomst. Alle komen zij voort uit de eerste cel, de eicel, en alle doorlopen zij een eigen ontwikkelingsgang (1844). Reichert bracht als eerste de consequenties van de celtheorie in de embryologie duidelijk tot uitdrukking.

Ernstige bezwaren tegen de kiembladtheorie, die zich toch zo goed leende voor vlotte evolutionistische verklaringen, uitte Kleinenberg.

Nikolaus Kleinenberg (1842, Mittau (Dorpat) – 1897, Palermo) studeerde medicijnen bij Schleiden en bij Haeckel (Jena; 1869–1872) en eindigde zijn loopbaan in Palermo, waar hij sinds 1895 werkte. Hij onderzocht de levenscyclus van *Hydra*, de zoetwaterpoliep, speciaal de eerste celdelingen, beter dan ooit tevoren (1872) en onttrok zich, na een periode van onderzoek in Napels en Messina (1872–1875), aan Haeckels invloed. Toen hij na een studie van de embryologie van ringwormen ontdekt had dat *Gastraea*-vorming bij die dieren niet optreedt, begreep hij dat Haeckels beweringen aangaande de algemene karaktertrekken van de ontwikkeling van dierlijke organismen geen stand hielden. Bovendien concludeerde Kleinenberg, dat de coeloomtheorie, een concept van een andere orthodoxe Darwinist, al evenmin een algemene toepassing kon vinden (1886). Hij ontkende vervolgens het bestaan van een derde kiemblad, het zogenaamde mesoderm, waarbij hij aantoonde dat de ware oorsprong van organen die uit mesoderm heetten voort te komen, hetzij ecto- hetzij entodermcellen zijn.

Fysiologische vereisten (aanpassingen) bepalen de vorm van organen en vorm is dan ook voor de identiteit van een orgaan niet primair, integendeel, een secundaire eigenschap

(1886). Voor een begrip van embryonale ontwikkeling zijn kiembladeigenschappen ongetwijfeld van belang, maar de functie van kiembladen is niet zo maar de aanmaak van bepaalde orgaanstelsels. Belangrijker is het om de substitutie-verschijnselen te onderzoeken, na te gaan wanneer en hoe organen van functie veranderen, of door andere organen vervangen worden tijdens de embryonale periode.

Uit Kleinenbergs methode kan duidelijk begrepen worden hoezeer hij door de celtheorie beïnvloed was. Reichert, Kleinenberg en tijdgenoten toonden de lacunes aan die waarnemingen niet konden dichten. Misschien konden de botsende opinies door proefondervindelijk onderzoek op hun waarheidsgehalte getoetst worden.

De zoölogen C. Bergmann (1814–1865, hoogleraar in Rostock) en R. Leuckart (1822–1898, hoogleraar in Gieszen) maakten in hun Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs (1852) bekend dat zij met behulp van fysiologisch onderzoek uit het kluwen van daadwerkelijk vormende oorzaken een draadje wilden lostrekken. Het zou een eerste leidraad zijn om de morfologie, de beschrijvende embryologie en de oorzaken van de organieke opbouw (Anordnung) op te sporen, een aanloop naar een Physiologie der Plastik. Zij slaagden daar niet in, maar hun oproep om proefondervindelijk embryologische ontwikkelingen chemisch te bestuderen en zo een vernieuwing in gang te zetten, vond gehoor.

Wilhelm His betoogde met alle nadruk dat embryologiestudies in het licht van evolutie – daar hadden Bergmann en Leuckart niet op gedoeld – zich op fysiologische processen behoorden te richten. Elk fysiologisch proces kan (en moet) begrepen worden op basis van de kennis van het voorafgaande.

Wilhelm His (1831, Bazel – 1904, Leipzig) verwierf de doctorsgraad in de medicijnen te Bazel (1855) na een studie in Bazel, Berlijn en elders. Hij werkte bij J. Müller en bij Remak. Van 1857–1872 was hij in Bazel hoogleraar in de anatomie en hij bezette vervolgens dezelfde leerstoel in Leipzig.

His was technisch begaafd. Hij verbeterde ingrijpend het microtoom dat een leerling van Purkinje, A.F. Oschatz (1812–1857), docent in de Breslauer universiteit, bedacht had (1844). Door middel van reeksen uiterst dunne doorsneden en de microscoop kon His van steeds beter geharde en doorschijnend gemaakte preparaten de cel- en weefselvormen van groeiende embryo's volgen en drie-dimensionaal reconstrueren. Zo liet zich het spoor terug volgend de vroegste aanleg van organen met zekerheid aanwijzen. Zou de aanleg van elk orgaan al in de eicel gezocht moeten worden?

Hij begon met opnieuw de ontwikkeling van het kuiken binnen het ei na te gaan, en zijn beschrijving van de Entwicklung des Hühnchens im Ei (1870) droeg aanmerkelijk bij tot een nauwkeuriger kennis van de ontwikkeling van het zenuwstelsel van vogels.

Na bevruchting beginnen de celdelingen en celtgroei, en van reeksen cellen laten zich verschillen in groeisnelheid en groeirichting vaststellen. De kiembladen bewegen zoals een vochtig stuk papier beweegt, zij krommen zich en plooiën. Kiembladen zijn geen homogene weefsels. His kon aantonen dat de aanleg van een orgaan zich op een bepaald tijdstip op een bepaalde plaats bevindt en daar de ontwikkeling begint die tot het orgaan zal leiden. Er is een veranderende kiembladengeografie; kiembladen zijn organbildende Keimbezirke.

Zowel Von Baers als Haeckels biogenetische grondwet voert tot vergissingen. Embryo's van verschillende diergroepen zijn even onderling verschillend als de volwassen dieren. De modieuze boomvormige tekeningen van de genealogische afstamming verklaren op

de keper beschouwd niets, noch de fysiologische, noch de vormoorzaken van de diertaxa. En verder is coeloomvorming veel minder frequent en veel minder regelmatig dan de Hertwigs dachten.

Als eens de wetten en oorzaken gevonden zijn die de groei van embryodelen regeren, dan zullen de wetten voor de mechanische plooiing (Faltungstheorie) de complexe embryonale opbouw duidelijk maken. Te weten dat de opbouw plaatsheeft en hoe deze geschiedt is niet toereikend om de ware oorzaken te begrijpen (Unsere Körperform...; 1874).

His wist zijn neef F. Miescher (1844–1895) voor de fysiologie van het embryo te interesseren en deze ging in 1868 bij Hoppe-Seyler, hoogleraar te Tübingen, zich biochemisch specialiseren. Het leidde tot Mieschers vondst van 'nucleïne' in celkernen (1869). Miescher kwam naar Bazel waar His nog in functie was en in 1878 gelukte het hem de moleculaire formule voor zijn nucleïne op te stellen. Daarmee was de weg gebaad voor de verdere chemische studie van de kerninhoud met zijn wereldschokkende resultaten. Een overzicht van die recente ontwikkelingen gaat het bestek van mijn boek te buiten.

De fysiologie, dat is de biochemie, en de dynamische morfologie, dat is de ontwikkelingsmechanica van het embryo die His zo overtuigend begonnen was, bracht Roux tot volle wasdom door toevoeging van een experimentele aanpak.

Wilhelm Roux (1850, Jena – 1924, Halle) kreeg van Nordenskiöld een plaats toegewezen in de geschiedenis van de zoölogie, die met die van Sachs en Pfeffer in de plantkunde gelijkgesteld zou mogen worden. Roux had Haeckel, Goette, Gegenbaur en Virchow als leermeesters en kwam tijdens een verblijf in Leipzig in aanraking met His' onderzoekingen. Een analyse van Roux's levenswerk zou aantonen, meen ik, dat hij slaagde om uit de biologie van zijn leermeesters een synthese te maken en op dat fundament verder te bouwen.

Van zijn universitaire functies noem ik slechts Roux's professoraten in Breslau (1886), Innsbrück (1889) en Halle (1895–1921). In 1894 begon Roux het Archiv für Entwicklungsmechanik. Hij was een geïnspireerde Darwinist, een onvermoeibare onderzoeker die zich ontwikkelde tot een grondlegger van de moderne experimentele embryologie.

Toen Roux bij Haeckel kwam studeren (1870) had deze zojuist in zijn Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren (1869) bekend gemaakt dat een gehalveerde Buiskwal-larve op kan groeien tot een volkomen dier. Jaren later zette hij Haeckels initiatief voort, want het wees op mogelijkheden om zijn theoretische standpunten te steunen.

De wetten van de mechanica bepalen de uitkomsten van de embryonale groei, betoogde Roux met nadruk, terwijl tijdens die groei een Kampf der Teile im Organismus, een strijd om voorrang en overleving een doelmatige lichaamsopbouw afdwingt. Door selectief voortbestaan komt binnen een organisme een functionele adaptatie tot stand (1881). Hoezeer Roux ook de leer van Darwin was toegedaan, toch wekte zo'n standpunt onder de orthodoxe volgelingen van Darwin enige onrust. Darwin verkoos externe selectiefactoren en Roux's verlegging van de natuurlijke selectie naar de microkosmos (het organisme) naderde Lamarckistische gedachten.

Pogingen om door talrijke spiermetingen bij mensen en door vergelijking van de cijfers de functionele adaptatie in de loop van de groei aan te tonen, slaagden niet, althans niet overtuigend. Roux bestudeerde de musculatuur en de vorm, in- en uitwendig, van de dolfinnestaartvin om daardoor de functie van dat orgaan mechanistisch te kunnen verklaren.

De embryologie behoort als een ontwikkelingsmechanica (Entwicklungsmechanik) of ontwikkelingsfysiologie opgevat te worden en de anatomie, zo geïnterpreteerd, is de me-

thode van de toekomst. De beschrijvende embryologie heeft, zo verzekerde Roux zijn lezers, nagelaten de ware vormende oorzaak van alle levende organismen afzonderlijk en te zamen te onthullen. Experimenten kunnen de krachten of oorzaken die gecoördineerd bouwen en vormen opsporen. Indien een ontwikkelingsbeloop door verschillende ingrepen gestoord wordt ontstaat de mogelijkheid door combinatie van de resultaten factoren in een ontwikkelingsproces te ontdekken (1886).

Het werd noodzakelijk de celleer, praktisch en theoretisch beschouwd, te toetsen aan de mechanistisch-causale wetgeving. Uitschakeling van een cel in een vroeg stadium van embryonale groei moet leren wat die cel door zijn aanwezigheid zou hebben betekend. Roux doodde cellen met een bekende organische voorbestemming in kikkerembryo's (*Rana esculenta*) door een prik (Anstich) met een hete naaldpunt (het stemt tot nadenken dat hij de zoon was van een schermleeraar).

Uit de overlevende helft van het celpaar na de eerste eikleving kon Roux een hemiembryo kweken, een gehalveerd embryo, dat soms bleef leven en zich na verloop van tijd aanvulde tot een compleet en symmetrisch embryo (1888). Haeckel had met een weekdier gewerkt en Roux toonde aan dat een zoveel hoger gedifferentieerd gewerveld dier tijdens de embryonale fase over dezelfde regeneratievermogens beschikte.

Roux besloot dat een causaal-analytische reeks experimenten, dezelfde toeleg die de scheikunde en de fysica reeds lang met succes toepasten, over allerlei vragen uitsluitend zou kunnen geven. De overkoepelende methode van de causaal denkende anatoom is niet het hanteren van het mes en evenmin van kleurstoffen of de meetlat, maar de anatomie van de Rede (Geistesanatomie), analyserend en integrerend denken.

Wanneer, waar en in welke mate verkrijgen weefsels en organen hun voorbestemming, worden hun toekomstige functie en vorm vastgelegd? In de embryonale ontwikkeling en tevens tijdens de evolutie? Het betrof de overoude vraagstelling van de *causa formalis* die Aristoteles zozeer had geboeid en die Roux nu, na ruim tweeduizend jaar, bewapend met onvergelykelijk veel meer informatie en onvergelykelijk veel betere apparatuur opnieuw aan de orde stelde.

Is de *causa formalis* immanent, materie-eigen, of cel-eigen, of werken externe invloeden vormend? Eén eicel produceert een geheel organisme en één dochtercel van het eerste paar cellen, weliswaar met enige vertraging, ook. Roux is hierdoor geconfronteerd met Weismanns leer (XII.48) van de continuïteit van het kiemplasma. Hij aanvaardt die theorie, verwerpt zodoende de Darwinse (en Lamarckse) leer van de erfelijkheid van verworven eigenschappen, en stemt in met hypothetische levenspartikels volgens Weismanns model. Daarmee komt hij in bekend en vertrouwd vaarwater, want embryovorming is dan corpusculaire materie in beweging, vatbaar voor mechanistische wetten.

De organen van het volgroeide dier zijn bij de eerste embryonale groei in aanleg aanwezig en hun functie, bouw en vorm zijn dan al bepaald (morphogenetischer Determination). Een structurele factor binnen en karakteristiek voor de eicelinhoud bepaalt de toekomstige ontwikkeling. De celwand tussen de eerste twee dochtercellen van de eicel is het vlak van symmetrie van het volwassen (gewervelde) dier, hetgeen wil zeggen dat de dochtercellen beide de totale aanleg van alle gepaarde organen moeten bevatten. De delingsgroeve valt samen met de weg die de in de eicel binnendringende spermatozoïde volgt.

Vóór de eicel bevrucht wordt is het voorste gedeelte van het toekomstige dier al vastgelegd, omdat het cytoplasma in de onbevruchte eicel op één plaats opgehoopt is. Elke deling zal cellen met voorbestemming opleveren, bestemd om de ontwikkeling van een bepaald deel van het embryo tot werkelijkheid te maken, maar de celkerndeling is geen deling

in twee equivalente helften. De dochterkernen verschillen omdat zij verschillen in potenties en daarom worden de weefsels in het zeer jonge embryo tot een mozaïek, de Keimbearke volgens His (1893).

O. Hertwig (IX.23) verwierp de mozaïek-theorie, de consequentie van Weismanns stellingen. Hij hield staande dat de ei-inhoud equipotentieel-isotopisch zou zijn, eenvoudiger gezegd een homogene massa zou zijn (voor zover het potenties betreft). Levensverschijnselen, betoogde Hertwig, zijn niet strikt gebonden aan mechanistische wetmatigheden. Dat toont overigens Roux's kikkerei-experiment aan, want één eerste dochtercel levert een volkomen embryo, zij het wat later en wat kleiner. Driesch (VII.41, IX.24) steunde Hertwigs kritiek.

Onderzoek naar de oorzaken van de vertakkingen van embryonale bloedvaten van de mens verrichtte Roux in 1878 en 1879. De evolutie van het bloedvatstelsel is zowel ontogenetisch als fylogenetisch van groot belang omdat de fysiologie van koud- en warmbloedige dieren daarmee samenhangt.

Ofschoon Roux het Darwinisme trouw bleef, vond hij bij de aanhangers van die leer gematigd waardering. Een eeuw later, terugziende op Roux's problemen, is het duidelijk wat de collega's hinderde. Zijn embryologische experimenten leidden niet tot de ontkenning van een immanente *causa formalis* en hun uitleg was niet in strijd met de overoude leer van de *logoi spermatikoi* en preformatie-theorieën, kortom al datgene wat voor Darwinisten volstrekt verwerpelijk en achterhaald was.

Een daaraan verbonden oorzaak van onrust was Roux's twijfelend zoeken, zijn bereidwilligheid om feiten die het Darwinisme schenen te weerspreken, ernstig te nemen; hij behoorde niet tot al diegenen die de raadsels van de levende natuur in een oogwenk oplosten met behulp van Darwins theorie. Toen Roux het nieuwe Institut für Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsmechanik in Breslau opende (1889) droeg zijn toespraak de titel Die Entwicklungsmechanik der Organismen eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. Anatomie is hoofdzaak, een dynamische en geïntegreerde, naar objectiviteit strevende anatomie. Misschien is Roux's erkenning van 1897, na zoveel jaren van overdenking en onderzoek, de bevestiging van zijn formaat als bioloog.

Programm 1897: 'Wij weten niet waarom uit het eenvoudig gevormde ei een zeer complex en karakteristiek gebouwde organisme ontstaat, en waarom het aldus opgebouwde organisme in weerwil van een ononderbroken stofwisseling zich lange tijd betrekkelijk onveranderd kan handhaven.'

Jacques Loeb (1859, Mayen (Mosel) – 1924, Hamilton (Bermuda)) studeerde medicijnen en na een docentschap in Würzburg (fysiologie), emigreerde hij in 1891 naar de Verenigde Staten. Hij werd hoogleraar in Chicago (1900), in Californië (Berkeley) van 1902–1910 en werkte ten slotte als Head van het Rockefeller Institute for Medical Research in New York. Zijn uitstekende onderzoek op veel terreinen (waaronder prikkelfysiologie en neurofysiologie) kan ons hier niet bezighouden. Voor de embryologie was zijn werk met ongewerde dieren baanbrekend.

Tijdens zijn Europese jaren onderzocht Loeb in Napels zeedieren, zoals Pijppoliepen (*Tubularia*) en Zakpijpen (*Ascidia*) op zoek naar factoren die de vorming van de organen beïnvloeden (1889–1891). Hij vroeg zich af welke uitwerking de zwaartekracht, het zonlicht en de concentraties van zouten hebben. Boven welke prikkeldrempel ontstaat regeneratie van een verloren orgaan (op dezelfde plaats), en welke prikkels kunnen tot heteromorfose leiden (een veranderd orgaan verschijnt)? Bonnet had in 1779 geprobeerd zulke

vragen met salamanderproeven te beantwoorden, en Kleinenberg had de kwestie kort geleden onder de aandacht gebracht.

Loeb betrok parthenogenese in zijn onderzoekprogramma. Aanleiding gaf Hertwig die had aangetoond dat strychnine in lage concentratie in zeewater opgelost onbevuchte zeeëgel-eieren verandert (1887). Strychnine veroorzaakt het verdikken van de eicelwand, zodat het uiterlijk van zo'n eicel overeenstemt met een onder natuurlijke omstandigheden bevruchte eicel, kort voor de eerste deling. Hoe verloopt embryovorming zonder voorafgaande bevruchting? vroeg Loeb zich af.

Bijzondere stoffen bewerkstelligen groei en orgaanvorming, dat was bekend, maar welke veroorzaken parthenogenese? Zeeëgel-eieren kunnen door zwak giftige oplossingen in plaats van gewoon zeewater tot deling gebracht worden; Th. H. Morgan had het bewezen.

Loeb bevestigde de vondst en hij kon hetzelfde verschijnsel teweegbrengen bij eieren van perkamentwormen (*Chaetopterus*) en sommige insecten (zijderupsen). Zulke eieren waren echter bevrucht.

Na veel proefnemingen lukte het Loeb onbevuchte zeeëgel-eieren tot deling te brengen en larven kwamen tot ontwikkeling (1899). Lage concentraties boterzuur veroorzaken een verdikking van de eicelwand. Vervolgens worden zulke cellen in zeewater met sterk verhoogd zoutgehalte geplaatst, waarbij de zoutverhoudingen enigszins van normaal verschillend zijn. De tijdsduur van het verblijf en de temperatuur van de oplossingen moeten nauwkeurig in acht worden genomen om het gewenste resultaat te bereiken. Ten slotte worden de eieren in natuurlijke omstandigheden, normaal zeewater, gebracht. Zij ontwikkelen zich parthenogenetisch tot larven, dezelfde als de gebruikelijke zeeëgellarven en niet zelden ook tot larven met afwijkende vormen.

De conclusies lagen voor de hand. Het verschil tussen dode en levende materie, schreef Loeb, is een chemisch verschil. Chemische inductie is beïnvloeding van levende cellen en de mate van beïnvloeding staat in relatie met de hoeveelheid inducerende moleculen. Een eicel is een fysisch-chemisch systeem (*The Mechanistic Conception of Life*; 1912).

Jacques Loeb's broer Leo (1869-1959) emigreerde eveneens naar de Verenigde Staten na een medicijnenstudie in Zürich (1897). Hij werkte in het laboratorium van zijn broer in Chicago en legde zich op kankeronderzoek toe. Als een cel een chemisch-fysisch systeem is, moet het mogelijk zijn cellen en celweefsels in passende milieus te kweken. Leo Loeb ontwikkelde de weefselculturen, een techniek van wereldbetekenis en van groot voordeel voor de studie van de embryologie.

T. Boveri werkte met tussenpozen in het Zoölogische station van Napels, die toegangspoort tot zoveel biologische ontdekkingen van de eerste rang. Zijn werk over bevruchting wordt besproken in VIII.22, zodat hier slechts zijn directe bijdragen aan de embryologie vermeld kunnen worden.

Celkernen fuseren bij bevruchting lang niet altijd. Ook niet na het binnendringen van de spermatozoïdekern in de eicel, niet bij *Ascaris* en niet bij zeeëgels. Boveri gelukte het (1889) kernloze zeeëgelei-fragmenten te bevruchten en hij zag hoe zich, nu en dan, een larve uit dat cytoplasma met een enkelvoudige kern ontwikkelde. Zeeëgellarven, parthenogenetisch ontwikkeld, blijken niet te verschillen en het is dus van geen betekenis of de eerste kern moederlijk of vaderlijk is. Bovendien slaagde de bevruchting van kernloze ei-fragmenten met spermatozoïden van andere soorten zeeëgels, zoals *Sphaerechinus* met *Psammechinus* (Zeeappel) en met *Paracentrotus* (de in Napels welbekende 'frutta di mare'). Eieren met een kern konden met twee spermatozoïden dubbel bevrucht worden.

In al deze gevallen kwamen nu en dan blastula- en gastrula-larven tot ontwikkeling en zij waren alle onderling gelijk van uiterlijk. Zij stierven gewoonlijk als het gastrula-stadium bereikt was en indien niet, dan ontwikkelden zij zich tot abnormale vormen. Boveri concludeerde dat de chromosomen tot en met het gastrula-stadium een algemene en ongedifferentieerde groei regelen (celvermeerdering) en dat daarna een specifieke differentiërende groei moet volgen. Als deze onuitvoerbaar is, sterft de larve.

In 1901 besloot Boveri dat zeeëgel-eieren polariteit bezitten en hij onderzocht dit verschijnsel in 1910 nader. De grote chromosomen van *Ascaris* gedragen zich aan het ene eind anders dan aan het tegenovergestelde. Hij slaagde erin de poolcontacten van de cellen te draaien en bewees daarmee de invloed van het cytoplasma, want het gedrag van het chromosomale einde wijzigde zich in overeenstemming met zijn positie in de cel. Contact met het plaatselijke cytoplasma regelt de chromosoomactiviteit.

Deze vondst staafde de polariteitstheorie. Niet alleen is chromosomale werkzaamheid aan tijd gebonden, maar er heerst ook een celpolariteit. Een serie lagen van elementaire eenheden, een lineaire reeks van gewijzigde fysiologische potenties, maakt dat de ene cel-pool van de andere, tegenoverliggende verschilt, en dit beslist over het toekomstige embryo.

De zeeëgels van Napels waren opnieuw schatplichtig, ditmaal aan Driesch, toen deze in 1891 na onderzoek in het Biologisch Laboratorium te Plymouth daar in het Zoölogisch Station kwam werken.

H.A.E. Driesch' bijdrage tot de ontwikkeling van de biologie wordt besproken in VII.41, zodat hier een aantekening over zijn embryologische studies voldoende is. Hij bereikte grote resultaten met zijn schudproeven (Schüttelversuche).

Bekwaam schudden van zeeëgeleieren in zeewater is een eenvoudige en doeltreffende methode om levende embryocellen te verschuiven of af te zonderen en ze niet te beschadigen. Nog in het jaar van aankomst bewees Driesch dat een cel (blastomeer) van een 4- of 8-cellige zeeëgelblastula-larve (van *Echinus microtuberculatus* en *Sphaerechinus* sp.) zelf in staat is een geheel en normaal embryo te vormen. Door 1-2 uur krachtig schudden werden verschillende malen de twee eerste delingcellen van elkaar gescheiden. De Hertwigs en Boveri hadden dezelfde methode al eerder op onbevuchte eieren toegepast. De geïsoleerde blastomeren ontwikkelden zich niet tot een hemi-embryo zoals Roux' kikkerblastomeercellen. Driesch kreeg normaal gedifferentieerde blastularlarven, en nu en dan zelfs de vrij zwemmende, van armen voorziene *Pluteus*-larven, die de voorlaatste fase zijn voor het ontstaan van het volwassen dier. Normaal gebouwd waren zij wel, echter half zo groot als normaal.

Een jong embryo is harmonisch equipotentieel, besloot Driesch, en wilde daarmee uitdrukken dat, in dat stadium, alle cellen tot alles in staat zijn. De eerste cellen die na bevruchting ontstaan, zijn onderling kwalitatief niet verschillend. De levende organismen verwezenlijken slechts een gedeelte van de vermogens van de blastula- en gastrula-cellen, want die zijn totipotent. Het is een 'prospektive Potenz', met andere woorden: cellen met op de toekomst gerichte vermogens.

Cellen van heel jonge zeeëgelembryos verschuiven door schudden (Verlagerung) en Driesch zag hoe de verstoorde rangschikking de verdere ontwikkeling toch niet wijzigde (1893). Dat was een bevestiging van de polyvalentie van de embryonale cellen.

Orgaanvormende kiemarealen in de eicel, een mozaïekstructuur van toekomstige orgaanbeginsels die Roux op grond van zijn kikkerei-experimenten verondersteld had, zijn

er niet. De primordia van alle lichaamsdelen laten zich in de blastula niet definiëren of aanwijzen, al is de materie aanwezig die later primordium zal blijken te zijn.

Omdat desalniettemin differentiëring volgt totdat een organisme volgroeid is, betekent dit dat een blastomeer weliswaar in principe elk orgaan kan voortbrengen, maar dat mechanistisch-fysische factoren bepalen wat in feite uit een blastomeer ontstaat (1892). Bepalen wiskundige wetmatigheden de morfologie, zijn de richtingen van de celdelingsvlakken geprogrammeerd en zou een krachtenmatrijs de bouw van een organisme beheersen dat zich in zo'n geval zou vormen volgens een met kristalvorming vergelijkbaar proces? Gaat een (immanente) toeleg misschien samen met deze mechanistische verklaringen?

Zulke overwegingen klonken in 1891 kettters in Darwinistische oren. Driesch stuurde zijn leermeester Haeckel zijn 'kritische Studie' met een begeleidende brief, waarin hij vroeg of embryonale ontwikkeling misschien ook in dat licht beschouwd zou kunnen worden (Oppenheimer, 1967: 75). Haeckel gaf zich niet de moeite Driesch te antwoorden en liet bij monde van een kennis weten dat Driesch rijp voor opname in een psychiatrische kliniek was. Die raad volgde Driesch niet op, met het gevolg dat hij een jaar later suggereerde dat vitalisme niet noodzakelijk in strijd met wetenschappelijk denken zou hoeven te zijn (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 55; 1892).

In 1894 zei Driesch dat embryovorming het resultaat is van geordende en opeenvolgende chemische processen in cellen. De meeste processen kunnen worden opgespoord en gedefinieerd, en de morfologische gevolgen van het verschijnen van nieuwe stoffen laten zich omschrijven en verklaren. Misschien zal nooit verklaarbaar zijn waarom zij gevormd werden en juist op dat ogenblik.

Tijdens de embryogroei treedt volgens Driesch 'Induction' op, beïnvloeding door de omgeving. Er is aanrakings-, trek- en drukinductie, en chemische inductie. Deze laatste regelt de groei.

Inductie is steeds aan plaats (Position) gebonden en doet zich gelden over een bepaald areaal, tot op een bepaalde afstand (Umfangskreis). Nieuwe processen worden in gang gezet als een drempelwaarde overschreden wordt (Auslösung). Actie en reactie scheppen de veranderingen, voegen toe of onderdrukken.

De ontogenese toont de waarnemer de vaste reeks van de embryonale groeiverschijnselen, een wetmatige volgorde. Welke eerste *causa* regelt de groei, stuwt en coördineert?

De celkern is de drager van alle beginimpulsen en cytoplasma reageert op passende wijze op bijzondere prikkels. Fermenten zijn de 'liaison' tussen kern en cytoplasma. Kernsignalen zoals fermenten roepen in het cytoplasma het ontstaan van organenvormende materie op. Zulke wijzigingen in de samenstelling van het cytoplasma beïnvloeden van de weeromstuit de kern. In de embryonale cellen heeft dus een uitwisseling plaats, een 'terugkoppeling' (om een hedendaagse term te gebruiken).

Hiermee moet in verband gebracht worden dat een blastomeer een gepolariseerde cel is, vergelijkbaar met een magneet, of anders geladen met twee soorten elektriciteit. De kleinste plasmadeeltjes zijn gepolariseerd en dus georiënteerd, als het ware elektrisch gepolariseerd (meinewegen im Bilde als elektrische Polarität; 1894).

Een preformatie-theorie, in de zin dat het hele bestel van de organen-in-potentia gestructureerd in de eicel aanwezig is en dat dus alle toekomstige celdelingen daar al geprogrammeerd zijn (standpunt van o.a. His, Lankaster, Roux en Aug. Weismann), is dan ook onjuist, verklaarde Driesch. Weismann mag wel beweren dat de eigenschappen van het organisme in de eicel gepreformeerd als korreltjes (Körperchen) aanwezig zijn, maar, zegt

Driesch, ademen door longen en viervoetigheid zijn geen korreltjes en Weismann legt bovendien niet uit hoe en waarom zulke eigenschappen zich ontwikkelen. Korreltjes in de eicel, vast en zeker, vervolgde Driesch, maar dan korreltjes die voorzien zijn van het vermogen en de wil om in samenhang het levende organisme tot volkomenheid te brengen. Driesch wilde zodoende de Theorie der Anlagenpräformation vervangen door een Theorie der epigenetischen Evolution (Analytische Theorie der Organischen Entwicklung; 1894). Merk op dat Driesch hier de term 'evolutie' in zijn oorspronkelijke betekenis toepast.

De betrekkelijk eenvoudige chemische bouw van het dierlijke ei wordt van buiten af beïnvloed en zo ontwikkelt een dier zich, door chemisch-fysische processen in samenspel met milieu-invloeden. Het is geen door anorganische natuurwetten beheerst verloop, maar een Intelligenz (*Noes*, I.II) ordent en bestuurt, handelt 'nach Qualität und Ordnung'. Voor ieder organisme zijn de lichaamsstructuur en de -vorm bepalend voor de levenskansen en niet de fysiologische processen. Oorzakelijk kan de structuur niet verklaard worden en begrippen over structuur en vorm moeten steunen op teleologische overwegingen.

Een tijdgenoot van Driesch deed op zijn wijze baanbrekend, experimenteel embryologisch onderzoek. Spemann sloot zich aan bij Roux' werk, maar hij elimineerde niet, verwijderde geen bestanddelen van het embryo in de eerste groeifasen. Hij belemmerde en transplanteerde (verving). Beiden stelden het organisme en zijn eigen natuurlijke vermogens centraal in tegenstelling tot Loeb en zijn geestverwanten die de bindingen van het levende wezen met het milieu, uitgedrukt in wederzijdse fysisch-chemische factoren centraal stelden.

Hans Spemann (1869, Stuttgart - 1941, Freiburg) was boekverkoper en soldaat, maar studeerde vervolgens medicijnen en zoölogie in Heidelberg (1891), München (1892) en Würzburg (1893). Gegenbaur, Bütschli en Boveri waren zijn leermeesters en Spemann vervulde sedert 1904 professoraten in Würzburg, Rostock, Berlijn en in Freiburg (1919-1941). Hij was zowel een uitzonderlijk begaafde onderzoeker als een leider bij de oprichting en organisatie van verschillende biologische instituten in Duitsland. Hier moet het verslag van zijn embryologisch onderzoek tot het uiterste beperkt blijven.

Met behulp van fijne haren snoerde hij dadelijk na bevruchting een eicel van een salamander (*Triton*) in en het gelukte hem een fragment met de spermakern te isoleren. Het fragment dat dus slechts de σ chromosomen bevatte, groeide uit tot een larve die 100 dagen in leven bleef. Door insnoering van blastula's van Amfibiëën ontstonden vergroei-de tweelingen (*Salamandra*). Insnoeringen van jonge gastrula's leveren geen volkomen tweelingen meer op, wel dieren met twee koppen en een gedeeltelijk verdubbelde romp. Een geheel ontwikkelde gastrula kan, ingesnoerd, geen dier met verdubbelde lichaamsdelen voortbrengen. Spemann toonde na voortgezet onderzoek aan dat bij Amfibiëën mozaïek-eieren en regulatie-eieren voorkomen, al naar de diergroep (1901, 1914) door middel van zijn insnoeringsmethode in vroege embryonale stadia en vervolgens door transplantatie (oogtransplantaties) in latere groeifasen.

De kennis van de inductie door omringende weefsels - dat is beïnvloeding van orgaan-groei door uit naburige cellen afkomstige substanties - vergrootte Spemann aanmerkelijk dank zij briljante experimenten. Hij bewees het ingrijpen van Organisatoren (1918) die buurkiemweefsel anders dan normaal doen ontwikkelen of die aan plaats en aan tijd gebonden de normale embryogroei besturen. In embryo's van verschillende diergroepen zijn

verschillende Organisationszentren en Differentieringszentren werkzaam.

Spemann verzachtte Roux's mechanistische, strikt aan materie en structuur gekoppelde voorbestemmingstheorie tot een 'Determination' van zeer jonge embryo-delen. Een Determination is weliswaar een voorbestemming, maar toekomstige situaties in het groeiende embryo kunnen de uitkomst modifieren. Chemische invloeden (inductie) veroorzaken vorming en vormverandering, maar steeds is daarbij het genetische potentiaal betrokken, nu een beslissend dan weer tolererend. Driesch (VII.41) die Roux met animo bestreed, had veel minder bezwaren tegen Spemanns embryologie die de snel ontwikkelende biochemie krachtig stimuleerde.

Hoe meer feiten aan het licht kwamen, hoe meer experimentele uitkomsten, steeds nadrukkelijker meldde zich de open vraag die de epigenetische embryo ontwikkeling beheerste. Orgaanvorming, opbouw van de lichaamsstructuur, zijn gevolgen van gerichte groei. Wat richt? Polariteit van de cellen, van de levende materie, kan richting geven. Magnetesjes, elektriciteit, zoals Driesch dacht, vergelijkenderwijs of een lineair verloop (Gefälle) van fysiologische eigenschappen, zoals Boveri veronderstelde? Spemann werd de grondlegger van de Organisator-theorie en Boveri van de axial-gradient-theorie, twee hoofdstromingen van de 20e-eeuwse embryologie.

25. *Situatieschets van de 20e-eeuwse embryologie ten behoeve van biologen*

De embryologie van de 20e eeuw zette de 19e-eeuwse ontwikkeling breukloos voort, maar wijzigde van koers. Tot in de 18e eeuw stond het embryo als een groeiend organisme centraal. Alle onderzoekers, van Aristoteles tot Wolff, bestudeerden embryonale groei holistisch en detailleerden hun waarnemingen in de mate die de techniek van hun tijd toeliet. In de 19e eeuw beijverden vooral Pander, Von Baer, His en Haeckel zich om de kennis van de samenstellende delen empirisch te vergroten, bijgestaan door betere optische instrumenten.

De celleer leidde tot het opsporen van de vermogens van individuele cellen, allereerst en vanzelfsprekend die van de dochtercellen van de eicel na een of twee delingen. Een embryo is een complex van gegroepeerde celgeneraties die van één cel afstammen (Roux, Reichert, Kleinenberg). In de loop van de 19e eeuw trok de inhoud van de cel meer en meer de aandacht. Kern en cytoplasma als deelnemers aan de embryovorming bestudeerden bij voorbeeld O. Hertwig, Boveri, en Conklin. De 20e-eeuwse embryologie zocht de oplossing voor steeds meer vragen door studies over de samenstellende moleculen, over de biochemie van de plasmatische celinhoud (Oppenheimer, 1967). Men vervangt prioriteit van de architectuur, het geheel, door prioriteit voor de studie van de bouwstenen.

De nieuwe embryologie liet nochtans geen van de vroegere uitgangspunten en beschouwingwijzen geheel varen en nieuwe technieken bevorderden een verder doordringen en verschafte onvergelyklijk meer informatie over oorzaken en gevolgen.

De biochemie verwijddde het perspectief en bewees tegelijkertijd dat een embryo een levend wezen is, een onverklaarbaar samenstel van organen, een cellenmassa weliswaar, maar bovendien volstrekt verbonden aan een onafzienbaar landschap van plasmatische activiteiten, van moleculen en atomen in actie. Misschien moet het woord landschap door het woord arena vervangen worden, en zeker is dat enerzijds de moleculaire biologie een oneindige differentiatie aantoonde, anderzijds een synthese. Cultuurhistorisch voltrekt zich een fascinerend cyclisch proces. De immateriële krachten die in de Oudheid en Mid-

deleeuwen als oorzaken werden aangewezen voor het ontstaan, de wasdom en de voltooiing van de levende wezens, worden buiten de natuurwetenschappen geplaatst, in toenemende mate sinds de 16e eeuw. De 20e-eeuwse moleculaire embryologie ziet zich gedwongen dezelfde krachten toe te schrijven aan de zich vormende materie, zoals Aristoteles deed. De formulering voor dit standpunt is: geprogrammeerde en gecorreleerde chemische, toevallig ontstane en erfelijke reacties in onmeetbare hoeveelheid.

Polariteit als factor tijdens ontwikkeling werd onderzocht o.a. door Ch. M. Child (1869–1954), die in 1894 en in 1902–1903 te Napels verbleef, in Duitsland studeerde en in Chicago met J. Loeb samenwerkte. In 1937 werd hij hoogleraar aan de universiteit van Californië. Hij hield zich in het bijzonder bezig met de 'axial gradient' (1911, 1928). De organisator-theorie kreeg aandacht van bij voorbeeld A. Dalcq en J. Pasteels, die de kwalitatieve wijzigingen probeerden gelijk te stellen met kwantitatieve wijzigingen van de orgaanvormende stof (1937). E.G. Conklin (1863–1952), hoogleraar in de biologie sinds 1908 aan de universiteit van Pennsylvania, wijdde zich diepgaand aan het onderzoek van organogene stoffen in het cytoplasma (1905).

De 'axial gradient' en de organisator-theorieën lieten zich samenvoegen tot een veldmodel, gradient fields, waarbij zulke velden ongetwijfeld vrijwel dezelfde gedachten belichaamden en dezelfde uitwerking hadden als de organbildende Keimbezirke van His, de Vorzugsbereiche van Boveri, de Umfangskreise van Driesch en de Organisationszentren van Spemann. Verhandelingen ter zake zijn bij voorbeeld die van P. Weiss (Morphodynamik; 1926) en van J.S. Huxley en G.R. de Beer (The Elements of Experimental Embryology; 1934).

Ross Granville Harrison (1870–1959), hoogleraar in Yale, verbeterde de techniek van dierlijke weefselcultures aanzienlijk en zette het werk van Roux en van Spemann voort door scheiding en hereniging van organen en weefsels (amfibieën en vissen). Een bevattelijk en fraai geschreven overzicht van de huidige embryologie en van enige historische ontwikkelingen is J. Oppenheimers Essays in the History of Embryology and Biology.

26. *De vorm van levende wezens*

In de levenswetenschappen neemt vorm een centrale plaats in, zodat in de voorafgaande paragrafen de vormproblemen dikwijls aan de orde kwamen. Vormen, begrenzingen van levende materie zijn de voorwaarde voor het bestaan van organen, en organen in samenhang maken een organisme. Door de eeuwen heen hebben natuuronderzoekers zich afgevraagd welke oorzaak de daartoe geschikte materie bijeenvoegde, vormde en rangschikte in de vereiste orde. Directe oorzaken aan te wijzen voor het vormen van dode materie is dikwijls niet moeilijk, ofschoon de zekerheden bij het begin der redenering weldra in onzekerheden veranderen. Bijvoorbeeld:

Een steenhouwer modelleert een steen en wijzigt dus de vorm die de steen van nature bezat. De gevormde steen is steeds herkenbaar als mensenwerk, ook wanneer ooggetuigen bij het ontstaan van de nieuwe vorm ontbreken. Mensen herkennen de werkzaamheid van een buiten-steense vorm: zijn werk is onmisbaar en onmiskkenbaar. Waarom de ene steenhouwer zó vormt dat mensen in meerderheid de gegeven vorm als een kunstwerk ondervinden, terwijl de stenen door een andere steenhouwer met dezelfde werktuigen gevormd die reactie niet kunnen opwekken, blijft buiten bespreking. Ik noemde slechts twee

bijzonderheden betreffende de vorm van dode artefacten: zij kunnen zichzelf niet vormen en zij maken met zekerheid werkzaamheid van de mens als vormoorzaak bekend.

De vorm van levende voorwerpen is echter een onbeantwoorde kernvraag in de biologie. Welke vormer vormt de levende materie, een vormer die zijn vormingswerk begint zodra leven verschijnt, niet eerder en niet later maar tegelijkertijd. Vragen of leven voortkomt uit een bijzondere ordening van dode materie, en of vervolgens eigenschappen van die materie vormbepalend zijn, of de materie door het verkrijgen van vorm daardoor tevens functies verkrijgt en of vorm een specifieke orgaanfunctie veroorzaakt, of 'vanzelf' een meer gedifferentieerd bestel van vormen en functies geleidelijk ontstaat, binnen een individu en op de lange duur door veranderde afstammelingen, zijn vragen die nimmer een afdoende antwoord ontvingen. Onzeker bleef zelfs of deze vragen schijnproblemen opwerpen.

De beeldhouwer die steen vormde is het evenbeeld van degenen die de gevormde steen bezien. Is de vormer van levende wezens eveneens het evenbeeld van de mens, ook al vericht hij zijn vormende werk niet waarneembaar? Het vraagstuk kreeg diepgaand en uitvoerig aandacht, eeuwenlang, en een duidelijk antwoord bleef uit (VII).

In de ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie legden de onderzoekers zich erop toe op te sporen welke vormen zich na het levensbegin aan een levend organisme lieten onderscheiden. De vormen die de natuurlijke ontwikkeling zichtbaar maakt zijn de gegevens die de beschrijvende embryologie tot in de kleinste details vastlegde.

Het ontdekken van de zichtbare feiten riep, zoals gezegd, de vraag wakker welke impuls levende materie tot vormen rangschikt. Pogingen om te antwoorden werden vermeld en ze kunnen gebundeld worden als fysiologische embryologie. Sinds de 16e eeuw werd deze sterk bevorderd door mechanistisch denken en verklaren, en een verbeterde techniek. Verbeterde optische instrumenten kwamen beschikbaar en, sinds einde 18e eeuw, de scheikunde, terwijl de wierook van de alchemie langzaam vervloog. Biochemie werd mogelijk en maakte twee terreinen voor de experimentele biologie veel vaker toegankelijk: het fysiologische en het technische onderzoek, het laatste door toebrenge van letsel aan het groeiende embryo, door storting van het natuurlijk beloop, door transplantatie en door substitutie.

Tegelijkertijd baande, in de tweede helft van de 19e eeuw, de afstammingsleer een nieuwe weg die de evolutionaire embryologie insloeg. In de 20e eeuw zijn de biologen in het bezit van een weelde aan verbazende gegevens. Het woord weelde mag ik gebruiken, omdat de snel groeiende overvloed het wettigt. Het woord verbazend omdat vernieuwde en verfijnde onderzoekstechnieken altijd tot resultaat hebben dat de gevonden feiten meer subtiele, veelzijdiger en meer verweven bindingen aan het licht brengen dan tevoren vermoed werden.

De in dit hoofdstuk reeds beschreven ontwikkelingen kunnen verduidelijken hoe alle takken van embryologisch onderzoek, hetzij rechtstreeks, hetzij door schakels, met vorm en vorming in relatie staan. De nog volgende paragrafen zijn een keuze uit hoofdzaken in de geschiedenis van de biologie over de vorm van volgroeide levende wezens.

Vorm is voor elk levend organisme een onmisbare kwaliteit: ontnem een organisme zijn vorm, schreef Aristoteles, en het beëindigt zijn bestaan. Ieder ding is vorm en materie verenigd, en een levend ding is vorm + materie + leven. Voor biologen probeerde ik de Aristotelische entelechie te definiëren (p. 48, 49) als de kracht die door zijn werkstukken herkenbaar is: volmaakt gebouwde en gevormde organismen die karakteristieke levensfuncties onverbetterlijk verrichten. E.S. Russell, die zich in de 20e eeuw met vormproble-

men diepgaand bezighield, vatte de uitspraken van veel voorgangers samen toen hij schreef (1916):

‘Een orgaan is géén instrument, géén apparaat. Stel een apparaat, een machine, samen en eenmaal gereed gekomen zal de functie volgen, maar orgaanopbouw, dat wil zeggen groeien, is geordend samengaan in gelijktijdigheid zowel van functie als van vorming, van het begin tot aan de voltooiing en daarna’.

De dingen die bezield zijn, noemde Aristoteles *empsycha* en die ziel missen zijn *apsycha*. Een ei behoort tot de *apsycha*, maar als het bevrucht is heeft het *psyche* verkregen en nu kan het vormend groeien, een dier worden: dit leerde Aristoteles. En hij vervolgde met opmerkingen die Russell eigenlijk overnam: Elk levend organisme bezit de kracht voedsel op te nemen, daardoor te groeien. Het zal ten slotte ontbinden. Die cyclus volgen zelloze dingen niet. Bezieling vormt.

De elementenleer werd in de Griekse biologie de basis voor zowel vergelijkende anatomie als voor morfologie. De biofilosofen verklaarden dat elk voorwerp uit vier elementen, in verschillende verhoudingen gemengd, is samengesteld. Andere verhoudingen betekenen andere eigenschappen van de voorwerpen. De delen van dieren laten zich daardoor in twee groepen rangschikken. Vloeibare en slappe zoals vlees, vet, talk, lymfe, bloed, gal en melk. De andere groep is stevig en vormvast: botten, graten, pezen, buizen en reservoirs.

Ook dienen weefsels en organen onderscheiden te worden. Anaxagoras gaf zich hier rekenschap van en Aristoteles onderschreef zijn opvatting. Zij wezen erop dat sommige lichaamsdelen, na in stukken verdeeld te zijn, de eigen aard behouden, blijven wat zij waren, zoals been, hout, of bloed. Van andere lichaamsdelen, zoals een hand of een boomblad, gaat door verdeling, door het verlies van de vorm, hun identiteit verloren.

Onderzoekt men dieren die bijeen horen, dan verschillen de overeenkomstige lichaamsdelen in afmeting, niet in vorm. Indien de verschillen tussen twee diergroepen groter zijn, dan blijven overeenkomstige lichaamsdelen vergelijkbaar en grotere vormverschillen dienen zich aan. Aristoteles besluit:

Hist. Anim. I, i 19–22: ‘Zo vergelijkt men bot met graat, een nagel met een hoef, een hand met een klauw, een veer met een schub, want wat bij een vogel een veer is, is bij een vis een schub.’

Latere biologen hebben soms gemeend dat Aristoteles met die uitspraak op homologie zou doelen, veer = schub, zoals wij homologie sinds de 19e eeuw (en Owen) verstaan. Zo is het echter niet. Aristoteles richtte zich naar plaatsing en functie. Alle genoemde organen stemmen paarsgewijs in plaats en functie overeen. Veren bedekken een vogel zoals schubben een vis, naar analogie (*kat’ analogian*).

Platoon ontwierp de Ideeënleer. De werkelijkheid is abstracties, onvergankelijke begrippen en de voor mensen waarneembare werkelijkheid zijn afspiegelingen van de Ideeën. Aristoteles – Platoons leerling – richtte dit concept op de biologie, op de waarneembare werkelijkheid van de levende wezens.

Groepen dieren laten zich onderscheiden, omdat de groepen uit dieren met gelijke eigenschappen bestaan, eigenschappen die karakteristiek voor iedere groep zijn; functies, vormen, of zowel vormen als functies. Vogels vliegen, zodat een dier dat vliegt een vogel is. Viervoeters lopen op vier poten en hebben alle rood bloed, sommige hebben meer dan één maag en weer andere één maag. Zuiver het constante (gemeenschappelijke) van het variabele (individuele) en de bundeling van de constanten, de gemeenschappelijke kenmerken, benadert de Idee.

Zo combinerend stelt men met de gemeenschappelijke eigenschappen een patroon sa-

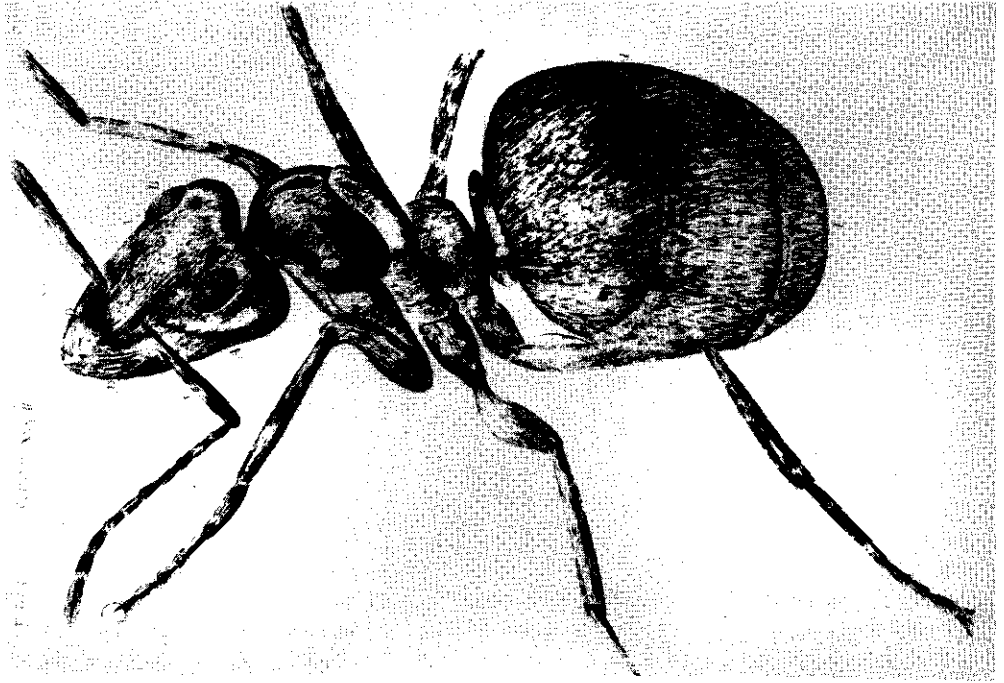


Fig. 69. Mier, in Hooke's *Micrographia* (1665; herdruk 1961). Hooke schreef: 'ik hoop en vertrouw dat mijn Inspanningen niet langer de mindere geacht zullen worden vergeleken bij de Prestaties van veel andere Natuurfilosofen die heden ten dage overal zich met omvangrijker dingen bezighouden. Dan kunnen mijn kleine Onderwerpen de vergelijking doorstaan met de grotere en meer spectaculaire Natuurgewrochten; een Vlo, een Mijt, een Mug vergeleken worden met een Paard, een Olifant of een Leeuw'.

Gewapend met zijn microscoop (p. 290) dwaalde Hooke rond in de wereld van de kleine natuurwonderen en deed verslag van hetgeen hem bij toeval voor ogen kwam, zoals Van Leeuwenhoek gewoon was (Museum Boerhaave, Leiden.)

men dat de groep zichtbaar eigen is, een uiterlijke morfologie (eidonomie) en een inwendige (anatomie), beide abstracties. Het resultaat is een idealistische morfologie.

Het dierenrijk, anders gezegd alle levende wezens te zamen, is een verzameling van eigenschapcombinaties. Die combinaties kregen in de 19e eeuw de naam 'typen' en voor zover het de biologie betreft werd het Platoonse typenmodel door Aristoteles in praktijk gebracht: de essentialistische methode.

Het blijkt dat karaktertrekken een zeer verschillende reikwijdte hebben. Zogende dieren hebben soms vier, soms twee tenen, of zelfs maar één teen. Het aantal tenen is een variabele binnen het zoogdiertype. De variatie in tenental gaat echter de variatie van de éne functionele eigenschap, zogen, ver te buiten. Klaarblijkelijk zijn er kenmerken van verschillende spanwijdte.

Mensen kunnen door zintuiglijke waarneming de vorm van een voorwerp als een symbool abstraheren, door alle andere eigenschappen die niet de vorm van het voorwerp betreffen, buiten beschouwing te laten, en meer nog, zij kunnen een bestel van vormen als bepaling van de identiteit van een groep organismen gewaarworden. Voor Aristoteles is dit natuurlijke en spontane geestesproces, deze natuurdrijf om met abstracte concepten de werkelijkheid te verstaan, kenmerkend voor de menselijk ratio. Het is, zegt hij met nadruk, een vermogen dat geen (ander) dier bezit. Vorm is de essentie van levende wezens, vormen zijn de signalen die leiden naar kennis en inzicht omtrent het deel van de kosmos dat uit organismen bestaat. De leer van de vorm, de morfologie, is de grondslag voor de functie van de organen. Enige vraagstukken die voor biologen direct aan deze vormleer verbonden zijn, staan genoemd op p. 65.

Morfè is primair, in abstracto. Functie is primair, in concreto. Vorm bepaalt de behuizing die functie nodig heeft om werkzaam te zijn. Primaire vormen met brede spanwijdte typeren grote groepen organismen. Bepaalde kenmerken constellaties zijn de architectuur van zulke groepen. Als varianten van die architectuur verschijnen verschillend gevormde organen die verschillende subalterne (dier)groepen karakteriseren.

Een strijdvrage die biologen met tussenpozen sinds Aristoteles bezig zal houden is zijn verschil van inzicht met Platoon aangaande vormende krachten. Platoon geloofde aan externe, immateriële dwingende invloeden op het groeiende organisme, sturende krachten die de voorbestemde levensvorm actualiseren. Aristoteles wees krachten aan werkzaam binnen levende materie, immanente causa's (p. 49, 54-56).

Deze idealistische en typologische morfologieën voeren tot het standpunt dat de biofilosofen van de Stoa innamen: handhaving van de identiteit, van de vorm, door de opvolgende generaties heen. Die onveranderde handhaving slaagt, omdat mens en dier alles waarover zij beschikken inzetten om te overleven zoals zij zijn, daartoe prooi vangen of voedsel telen – mens en dier zijn uit op voedsel dat bij hun lichaam past – of gevaren ontwijken. Het is levende organismen aangeboren onveranderd voort te bestaan: zij streven daarnaar.

Boëthius (p. 151) vroeg zich af of die wet wel algemeen mocht gelden, want hoe is het met planten gesteld, die willoze, passief levende wezens?

Arber (1950) herinnerde aan Spinoza, die in 1677 aan de Aristotelisch-Stoïcijnse wet met zijn *Ethices* een diepere inhoud gaf. Spinoza achtte de wil om voort te bestaan een hoogste natuurwet (*lex summa Naturae*). De drang waardoor elk levend wezen poogt zichzelf gelijk voort te bestaan is juist datgene wat kenmerkend is, het wezenlijke van een levend organisme (*quare nos per vitam intelligimus vim, per quam res in suo esse perseverant*). Dit kan begrepen worden als 'En daarom doet 'leven' ons de kracht kennen

waardoor de dingen duurzaam blijven wat zij zijn.' Die wil tot handhaving is bepalend en de voornaamste karaktertrek van leven, in tegenstelling tot dood. Ik denk dat als we de conclusie trekken dat Spinoza's stelling morfologie tot een beslissende factor maakte bij een biologisch oordeel – want de vorm is het beslissende middel om gelijkheid of verschil tussen levende wezens onderling of tussen groepen levende wezens te bepalen – Aristoteles zou hebben ingestemd, Newton eveneens (p. 283) en Darwin ook, maar dan om volkomen tegengestelde redenen.

De Griekse biofilosofen hechtten een bijzondere betekenis aan de omstandigheid dat alle levende wezens de eigenschap 'leven' gemeen hebben. Uit één bron stroomt hetzelfde water, in een of meer beddingen. Mensen, dieren en planten bezitten daarom identieke levensfuncties. Gelijke functies gekoppeld aan morfologische verschillen. Een plant voedt zich zoals een dier dat met zijn kop in de grond steekt: wortels zijn naar hun functie beoordeeld gelijk aan de bek van een dier.

Een wisselwerking ontstaat. Tweeduizend jaar lang veroorzaakten morfologische overeenstemmingen tussen dieren en planten foute fysiologische gevolgtrekkingen (p. 296).

Goethe, romanticus en Platonisch geïnspireerd, zocht naar monismen. Het voerde hem naar het meest ideale concept: het universele leven, eigen aan duizenden verschillende vormen, belichaamd door één universele vorm. Een oerplant kan ontworpen worden, een oerdier. Dat was niet geheel consequent, want Goethe erkende daarmee toch een tweeledigheid in de levende natuur: planten en dieren. Gemotiveerd heeft hij die tweeledigheid niet, maar de morfologische gevolgen van de dubbele natuur wel diepgaand bestudeerd.

In de 18e eeuw kwam de morfologie tot grote bloei. Goethe's plant-Idee en dier-Idee werden door de biologen in het algemeen niet gevolgd. Men gaf de voorkeur aan de detaillering van talloze vormconcepten. Elke schakel van de Keten des Levens (X.15), van de opklimmende reeks van natuurlijke dingen, de *scala naturae* van rots tot en met de mens, is volgens een bouwplan gevormd, een 'prototype' volgens Robinet in 1768. Prototype was een naam voor de 'desseins primitifs' en 'généraux' die Buffon aangewezen had (1753) als maatstaven voor de diergroepen. Linnaeus dacht er niet anders over.

Om de levende natuur te ordenen is kennis van de vorm de eerste en onmisbare voorwaarde, in alle geledingen van een systeem. Een hiërarchie van de vormconcepten is dan een logische noodzaak.

Een algemene vormgelijkheid moet dus in ondergeschikte vormgroepen verdeeld worden. Dit volgt bij voorbeeld uit de titel van een toespraak die Camper (VII.29) in 1778 hield: Over de verbaazende overeenkomst tussen de viervoetige dieren, de vogelen, de vissen en den mensch. Belon (p. 260) zou de Franse vertaling die in 1792 in druk verscheen met plezier hebben gelezen.

Cuvier rangschikte het hele dierenrijk op grond van morfologische overeenstemming in vier 'embranchements'. In het hoofdstuk Taxonomie (X) komen de resultaten van morfologische overwegingen aan de orde. Hier volgen nog enige morfologische gezichtspunten.

In *Théorie Élémentaire de la Botanique* (1813) constateerde A.-P. de Candolle dat elke plantengroep trouw blijft aan het eigen bouwplan, maar met speelruimte, een overvloed van variaties. Hij onderscheidde bovendien 'types primitifs' en 'types réguliers' als vormbepalende matrijzen. In 1827 overwoog De Candolle (*Organographie Végétale* II: 241) dat iedere plantenfamilie door een algemeen schema (état régulier) kan worden gesymbo- liseerd. Nu eens kan zo'n schema rechtstreeks worden waargenomen en dan weer volgt

het door een beredenering, inductief, van de gegevens. Het schema is het 'Type' (c'est que j' appelle son type).

De biologen in de Oudheid waren overtuigd van de volmaaktheid van de bouw der levende wezens. Organismen passen volkomen bij de levensvereisten door hun lichaamsbouw. Elk organisme is de manifestatie van zijn Idee en is zelf als organisme voltooid, dat is 'volmaakt'.

Na het begin van onze jaartelling wijzigde de christelijke religie deze overtuiging. De mens is Gods evenbeeld en bezit daarom de meest volmaakte vorm. Dieren kunnen deze perfectie uiteraard niet bereiken. Zij zijn minder volmaakte schepsels (volmaaktheid blijkt een relatief begrip). De morfologie van de mens is dan ook vanzelfsprekend een maatstaf voor de morfologie in het algemeen en dat wil zeggen dat de lichaamsvormen van dieren, in- en uitwendig, bij die van de mens achterbleven. Overigens vonden zowel de klassieke biofilosofie als de christelijke natuurbeschouwing uitdrukking in de bovengenoemde *scala naturae*.

Voor degenen die de onvergankelijke bouwplannen die de Schepper als fundament geled had voor de levende dingen wilden opsporen, beschrijven en vergelijken, was de ladder der natuur het uitgangpunt. Na het verwijderen van de franje der variaties lieten deze tijdloze, stabiele, levensschema's zich in volgorde definiëren; hogere vervolmaking verschaft een hogere plaats op de *scala*.

De typologische methode werd de algemeen gevolgde aanpak voor taxonomische studies en tegelijkertijd onmisbaar voor morfologische en (in de 19e eeuw) fylogenetische studies.

In Engeland ontwikkelde R. Owen het begrip 'homologie' (1843, 1848): organen met hetzelfde bouwplan zijn homoloog. Organen met dezelfde functie maar met een verschillend bouwplan, zijn analoog. Deze scheiding dwong bij het zoeken naar een 'primal pattern' rekening te houden met de functie van het onderzochte orgaan in relatie met zijn vorm, een methode die Cuvier al enige decennia eerder op briljante wijze toegepast had.

Homologie bleef na Owen – onder Darwins krachtige invloed – niet langer een term voor morfologische gelijkwaardigheid in verschillende groepen, maar werd bovendien een aanwijzing voor afstamming, bloedverwantschap. Bezitters van homologe organen zijn – zo onderstelde men sinds de tweede helft van de 19e eeuw – nakomelingen van voorouders die het orgaan, of de homologe lichaamsbouw, bij benadering in dezelfde vorm gemeen hadden. De varianten daarvan, aangetroffen in recente organismen, mochten door vererving van zulk voorouderlijk bezit worden afgeleid. Oervormen of typen werden zodoende levende, althans geleefd hebbende organismen en geen abstracties. Deze revolutie in het biologische denken wordt besproken in XII.37.

Bij de studie van fysiologische processen onderhouden vorm en functie nog andere relaties. Bij voorbeeld het gezichtsvermogen vereist een orgaan dat lichtprikkels ontvangt en vervolgens doorgeeft om zodanig bewerkt te worden dat een bewuste waarneming ontstaan kan. Een zoogdieroog heeft daarvoor begeleidende organen nodig, passend gevormd en met passende vermogens, zodat de bezitter van het oog gewaarwordt. Ademhaling heeft longen of kieuwen en andere voorzieningen nodig om gaswisseling mogelijk te maken, een reeks organen die slechts kunnen functioneren in samenwerking met spieren en aan- en afvoerwegen. Fysiologische processen hebben een geschakelde morfologie nodig. Daaronder verstaan we het bestel voor een harmonische samenwerking van veel organen, zo gevormd dat zij het vereiste deel van het fysiologische proces kunnen verrichten en dat de juiste aansluiting met buurorganen tot stand komt.

Dikwijls kunnen verschillend gevormde organen dezelfde functie verrichten en dikwijls kan een orgaan meer dan één functie verrichten. In verschillende diergroepen is de situatie verschillend, maar kenmerkend voor elke diergroep. De morfologische eigenschappen hebben dan betrekking op het binnen van een organisme dat in directe relatie staat met het buiten, het uitwendige van het dier en het milieu.

Het buiten kreeg in de 20e eeuw steeds meer, steeds veelzijdiger en steeds verder voortgezette aandacht van de morfologen, want de vormen zijn, al dan niet samen met de functies, bepalend voor de levensmogelijkheden van dieren in een gegeven milieu.

De eerste aanzet voor een wiskundige behandeling van morfologische gegevens komt van Aristoteles, die erop wees dat de plantenvorm beperkt blijft tot onder en boven. Terwijl daarentegen dieren in het bezit van 'links' en 'rechts' zijn, of anders gezegd van 'voor' en 'achter'. Al te serieus nam Aristoteles deze vondst niet, want zeeëgels waren voor hem wel degelijk dieren ofschoon ze de voorwaarden voor dier-vorm missen. De 17e-eeuwse iatromechanici of biofysici (VI.6) verbonden de (nieuwe) wiskunde met de morfologie. In de 20e eeuw schreef d'Arcy Wentworth Thompson on Growth and Form (1942), een wiskundige morfologie voor de dierkunde. Talrijke detailstudies en enige algemene beschouwingen zijn daarna verschenen.

Voor de plantkunde dankt de biologie aan A. Arber (1879–1960) enige schone voorbeelden van studies, die beogen de inzichten in morfologische eigenschappen te verdiepen, zoals Monocotyledons (1925), The Natural Philosophy of Plant Form (1950) en The Mind and the Eye (1954).

Morfologie werd als autonome of specialistische tak van biologisch onderzoek in de 20e eeuw – na een korte opbloei in de 19e eeuw – in steeds mindere mate beoefend. De vormleer bleef echter prominent in vrijwel elk geïntegreerd biologisch onderzoek, als uitgangspunt of als schakel bij het zoeken naar synthese.

27. *Plantenmorfologie volgens Theophrastos en Albertus Magnus*

Vroege bijdragen tot de plantenmorfologie stammen van Theophrastos (p. 68–70). Hij maakte aantekeningen over wortels en besprak verschillende wortelstelsels. Wortelvormen gaan zowel samen met de plantengroep als met de bodemgesteldheid. Granen zijn veelwortelig (*polyrhiza*) en peulvruchten weinigwortelig (*oligorhiza*), terwijl planten zoals biet en selderij éénwortelig (*monorhiza*) zijn. Naar verhouding wortelen laatstgenoemde planten dieper dan bomen.

Peri Fytoon Hist. I, vi 6: 'Tussen eenjarige en meerjarige planten is dit het verschil in beworteling: van deze zijn zij talrijker en gelijkvormig en van het begin af gelijk gevorkt, maar van gene zijn er één of twee grote wortels en van daar uit richten de andere wortels zich zijwaarts.'

Wij mogen van Theophrastos niet alle ondergrondse plantorganen klakkeloos wortel noemen, want wortels zwellen niet als de top [waar de stengel begint] benaderd wordt en ze eindigen met een punt. Doelend op bollen en knollen zegt hij dat daarentegen, de zogenaamde wortel van skilla [*Urginea*], bolbos [*Muscari*] en aron [*Arum*] juist het omgekeerde doet. Theophrastos somde eigenaardigheden van de 'wortels' van verschillende plantengroepen op – de ondergrondse wortel van riet herinnert hem aan een stengel – en besloot dat wat 'wortel' moet heten door functie en aard (voedend orgaan) die naam verdient, niet door zijn plaatsing (en niet door zijn vorm).

Stengels zijn geled. Zijstengels staan op knopen die zich met tussenruimten in de stengel bevinden. De tussenruimten noemde Theophrastos *mesogonaton* (tegenwoordig: internodium) en de plaatsing van de knopen varieert met de groeivoorwaarden en in relatie met de plantegroep. De knopen in rietstengels stemmen overeen met de knoesten in boomstammen. Knopen dragen één tak, of twee, of meer. Een voorbeeld van het laatstgenoemde is de spar (*Abies*) en hier staan de zijtakken loodrecht op de stam. Die waarneming werkte Theophrastos uit en het maakte hem de eerste bioloog die het verschil tussen monopodiale en sympodiale stengels begreep.

Boomstammen bestaan uit schors, hout en kern (merg), maar bij palmstammen is dat onderscheid verward. Bladvormen (de naald van naaldbomen is een smal blad) komen uitvoerig aan de orde. Een blad kan een stekel (*akantha*) zijn. Bladeren zijn zittend of gesteeld, enkel- of meervoudig, stengelstandig of grondstandig (wortelrozetten) en aan de stengel zijn bladeren in regelmaat gerangschikt. Theophrastos gaf voorbeelden.

Over de Griekse Lijsterbes, een veel gekweekte boom rond de Middellandse Zee die vruchtjes ter grootte van een kleine pruim draagt, schreef Theophrastos:

Peri Fytoon Hist. III, xii 6: 'De *oiè* [*Sorbus domestica*] wordt als twee vormen gekweekt, de ♀ vrucht dragend en de ♂ onvruchtbaar. Bovendien verschillen de vruchten van de ♀♀. Soms zijn de vruchten kogelrond en soms langwerpig, eivormig . . . De bladeren van beide *oiè*'s ontwikkelen zich aan een lange stijve steel en staan aan weerszijden op een rij, zoals de veren in een vogelvleugel. Samen vormen zij één blad, maar dit is door insnijdingen tot de bladsteel verdeeld, zodat de slippen van elkaar gescheiden zijn. De deelblaadjes staan op kleine onderlinge afstanden uiteen. Als de bladeren afvallen, vallen deze deelblaadjes niet elk apart, maar het op een vleugel gelijkende orgaan valt in zijn geheel af . . . Alle bladeren dragen op de punt van de bladsteel een topblaadje zodat de blaadjes samen oneven zijn.'

Theophrastos had dus het verschil tussen enkelvoudige en samengestelde bladeren gezien en tussen even en oneven geveerde bladeren. Hij wees op handvormig samengestelde bladeren en noteerde dat de bladnervatuur van bolgewassen een ander patroon volgt dan die van bomen.

In onze tijd zou men verwachten dat Theophrastos in zijn *Peri Fytoon Historiai* na wortel, stengel en blad, de bloem zou bespreken. Voor hem waren bloemen echter *accidentia*, bijkomstigheden. Veel belangrijker zijn zaden (*spermata*) die zich met eieren laten vergelijken (Empedokles), want zij bevatten evenals een kippeï voedsel voor het groeiende embryo. Zaden zijn op verschillende manieren omhuld, met een vlezige of een droge, een zachte of een houtige mantel. Zij staan alleen of met vele bijeen, ordeloos of op een rij. De morfologische scheidslijn tussen vrucht en zaad ontging Theophrastos niet, maar functioneel behoren vrucht en zaad als één orgaan te worden beschouwd.

Peri Fytoon Aitioon V: 'Het is niet de hele, kogelronde vrucht van deze boom (Cyprus) die het zaad is, maar het is het lichte, als het ware kafachtige schilfertje, dat in het midden van de vrucht ontstaat en dat wegwarrelt als de vrucht opensplijt.'

Theophrastos' mededeling over de cypressekegel moet voorzichtiger beoordeeld worden dan biologen na de 17e eeuw gewoon waren. Zaad en vrucht waren bij Theophrastos identiek: vrucht en zaad samen zijn één orgaan dat de kiem- en groeikracht herbergt. Men mag vermoeden dat Theophrastos die bijzonderheid met verwondering heeft genoteerd, omdat zo'n klein droog schilfertje dat de wind uit de rijpe cypressekegel wegblaast toch kiemkrachtig is. Het scheen latere auteurs een stap vooruit in plantenmorfologisch begrip, maar eigenlijk was het voor Theophrastos niet meer dan een curiositeit, merkwaardig voor

de voortplanting van de Cypres, die gewoonlijk voor de vermeerdering wordt gestekt. Theofrastos heeft als eerste in de geschiedenis cypressezaad geïdentificeerd toen hij vaststelde dat cypressezaadjes kiemen: dat is zijn verdienste.

Theofrastos' ontdekking van een- en tweezaadlobbigheid en zijn waarnemingen over bloembouw staan vermeld op p. 68 en 69.

De vroegste beschrijving van het ♂ katje van de hazelaar is niet alleen beeldend maar ook verrassend, want Theofrastos vergelijkt het met een dennekegel. Noordepese plantkundigen zullen 22 eeuwen later hetzelfde doen. In de vertaling staat een zinsnede, waarschijnlijk door een Middeleeuwse kopiist toegevoegd, tussen haakjes.

Peri Fytoon Hist. III, v 5: 'Nadat de vruchten afgevallen zijn, verschijnen dotjes aan de hazelaar [*Corylus avellana*] als het ware van flinke maden (*skolex*). Zij zitten op takjes bijeen en men noemt hen wel 'katjes' (*ioulos*). Elk van hen bestaat uit rijen schubvormige uitsteekseltjes op de manier van een dennekegel, zodat zij wel wat op een jonge groene dennekegel lijken, behalve dat zij langer zijn en vrijwel cilindrisch over de hele lengte. In de loop van de winter worden zij langer (en in de lente wijken de schubachtige uitsteeksels vaneen en worden geel). Het katje wordt zo lang als drie vingers breed zijn en als in het voorjaar het loof ontluikt, valt het af.'

Vermoedelijk bezocht Theofrastos nimmer de tropen, misschien zelfs Egypte niet, en dankte hij al zijn informatie over planten uit India of Arabië aan de waarnemers die Alexander de Grote vergezelden (p. 66, 72). De kwaliteit van die rapporten kan uit een kort citaat over *Nelumbo speciosum*, de 'Egyptische Boon' blijken:

Peri Fytoon Hist. IV, viii 7: 'De Egyptische Boon groeit echter in moerassen en meren. Zijn stengel is ten hoogste twee meter lang, even dik als een vinger en lijkt op een gladde rietstengel zonder knopen. Inwendig lopen buisjes door de stengel, over zijn hele lengte, geheel van elkaar gescheiden, zoals honingraten. Daar bovenop staat de 'bol' die op een rond wespennest lijkt. In elk van de zaadholten is een boon die een beetje naar buiten steekt. Ten hoogste zijn het er dertig. De bloem is tweemaal zo groot als een papaver en gekleurd als een roos, maar donkerder. Het bloemhoofd staat boven water. Grote bladeren groeien rondom elke bloem, even groot als een Thessalische hoed en zij hebben een bladsteel die precies hetzelfde is als de bloemsteel.'

In *Peri Fytoon Aitioon* ontwikkelde Theofrastos algemene morfologische beschouwingen: functie krijgt voorrang, zoals zijn vriend Aristoteles hem geleerd had.

Alle plantedelen ontstaan uit een levenssap dat een vormende groeikracht bezit. Daarom is dit sap een essentieel en integraal planteorgaan (zoals dierebloed), dat wil zeggen onmisbaar en altijd aanwezig. Het plantsap is de matrijs voor de hele plant, alle organen zijn daarin in potentia aanwezig. Wanneer de organen geactualiseerd zijn (in esse), dan zijn wortel, stengel (en tak) de *essentialia* en *integralia* van de volgroeide plant. Andere *essentialia* zijn echter niet integraal, dat wil zeggen dat zij wel onmisbaar maar niet altijd aanwezig zijn. Dit betreft blad, bloem, vrucht en zaad. Omdat de laatstgenoemde *essentialia* niet altijd aanwezig zijn, heten ze *accidentalialia*. Niet-essentiële *accidentalialia* zijn bijvoorbeeld stekels, die echter gewoonlijk blijvend zijn.

Een plant is met een gezin te vergelijken. De wortel is de vader, het gezinshoofd dat het voedsel verschaft aan zonen en bedienden. Allen vervullen de eigen taak. De wortel zet zich bovengronds voort als merg in de stengel. Merg is de kern, het centrale orgaan van de plant.

Gelijkgeaard merg treffen we bij dieren aan: het merg in de ruggegraat. Theofrastos,

die dit model van de plant ontwierp, steunde weliswaar grotendeels op Aristoteles' diermodel, maar beiden volgden hier Platoons richtlijnen. Ik citeer met hulp van A. Rivaud slechts enige regels uit Platoons veel uitvoeriger betoog:

Timaios 33 (73 St.): 'Met de ontwikkeling van beenderen en vlees en voor alle overeenkomstige ontwikkeling (*fysis*) is het aldus gesteld. De herkomst (*arche*) van alle lichaamsdelen is de vormende kracht (*genesis*) van het merg. Daar wortelen alle verbindingen van stervelingen met het leven, daar is de plaats waar ziel en lichaam verenigd zijn.'

Later komt Platoon nog op deze aangelegenheid terug (90 St.):

'De mens is een hemelse plant (*fyton*), geenszins een aardse, en daardoor heeft de godheid het hoofd geplaatst aan de zijde waar de ziel zijn oorsprong heeft. Het hoofd is als het ware onze wortel (*riza*).'

Ofschoon hiermee Theofrastos' morfologie van de plant verklaard is, aanvaardde hij de Platoonse mens-dier-plant-identiteit ten dele en met voorbehoud. Breek een weegbreeblad (*Plantago major*) dwars door en trek de helften uiteen. De vezeldraden die verschijnen, herinneren aan de aderen van dieren, 'maar zij zijn niet hetzelfde'. Albertus Magnus (III.19) herhaalde veel later het voorbeeld en vond de vezels identiek met bloedvaten.

Volgens de beste Aristotelische voorschriften beschreef Theofrastos de vorming van gekromde plantestekels. De natuurkracht van de plant perst de stekelgrondstof naar het stengeloppervlak, maar de grondstof kan niet in een punt eindigen. De eigen warmte van de plant belet dit. De stekelgrondstof is passief bewogen materie, bevat daarom minder *fysis*, en is dus kouder. Als die nu de oppervlakte bereikt, zal de zonnearmte zich bij de geringe eigen warmte van de stekelgrondstof voegen. De stekelpunt zal ontstaan. Dat is het gevolg van de stugge aard van de stekelgrondstof die zich - lager en dieper in de plant - verzet tegen meer beweging en nu trekken buitenwarmte en binnenstugheid in tegengestelde zin, zodat aan de top van het materiaal een punt ontstaat. Wel kromt de stekel zich, want de onderzijde blijft een tegenwerking uitoefenen.

Plantenmorfologische beschouwingen van enig belang na Theofrastos zijn in de geschriften van Albertus Magnus te vinden, die op dit terrein zijn voorganger zelden kon evenaren. Al zag Albertus de wereld der levende dingen met meer aandacht en beter dan al zijn tijdgenoten, toch bereikten zijn morfologische aantekeningen zelden het niveau van de klassieke Griekse biologie.

Met blad (*folium*) bedoelde Albertus zowel enkelvoudige als samengestelde bladeren, maar ook deelblaadjes. Theofrastos' deugdelijke rangschikking ontging Albertus volkomen. Zijn botanische terminologie was rommelig, beoordeeld vanuit onze tijd, maar ook naar de maatstaven van de Middeleeuwse theologische terminologie. Elke term die Albert gebruikte kreeg verschillende betekenissen. Op het stuk van de bloemmorfologie liet Albert echter Theofrastos en alle auteurs nadien verre achter zich.

Bloemen, verzekerde hij, kondigen vrucht aan (*flores . . . sunt indicia fructuum*) en zij onderscheiden zich door kleur (ze zijn niet groen). Het lijken ons onbenullige mededelingen, maar dat is een vergissing. Hiermee wordt de bloem als een algemeen bij vruchtvorming betrokken planteorgaan aangewezen, een orgaan dat zich door kleur kenbaar maakt. Zo iets had nog geen auteur eerder geschreven. Door dit uitgangspunt vond Albertus het ♀ katje van de Hazelnoot, dat Theofrastos - voor zover ik kon nagaan - niet opgemerkt (en niet gezocht) had. Albertus constateerde: 'Hazelaars bezitten een heel kleine en rood getinte bloem (*avellanae tamen parvulum et rubeum habent florem*).' Let wel: nu zijn de ♂ katjes géén bloem (want zij zijn geen voorlopers van vruchten).

Terecht kreeg zijn omschrijving van de bloem van Bernagie (*Borago officinalis*) overal lof. Ik vertaalde de passage die Sprague in de Latijnse versie citeerde (1933).

‘Bernagie heeft een hemelsblauwe bloem die uit vijf, als een ster gerangschikte vijftallen samengesteld is. De eerste hiervan is de buitenste die de muts van de bloem en groen is [kelk], en vervolgens de tweede, de hemelsblauwe bloembladeren [kroon], en daarna zijn er vijf kleine uitsteeksels in de bloem zelf [corona] en deze zijn hemelsblauw van boven en beneden wit, evenals de voornaamste ledematen van de bloem. Na die uitsteekseltjes staan binnenwaarts in de bloem vijf hemelsblauwe dunne en rechte staafjes [meeldraden] en in hun midden staat een staafje dat langer is dan zij zijn [stamper]; en die vijf staafjes zijn een spitsje op de bloem.

De lelie (*Lilium candidum*) heeft zes draden [meeldraden] met helgele helmknoppen (*nodus*) en een lange stijl (*virgula longa*) met een knotsvormige top (*nodus sicut clavus*).’

Terwijl wij terloops opmerken dat Albertus de stijl met een ♂ geslachtsorgaan vergeleek, is belangrijker dat hij opmerkte dat de bloemdelen alternerend geplaatst zijn en dat hij beschreef hoe bij o.a. Wilde Roos en Bernagie (*folia*) de kelkbladen de ruimten tussen de volgende bloemkrans, de kroonbladen, overdekken. Daardoor overdekt de binnenzijde van de kelkbladen de buitenzijde van de twee daarvoor en meer naar binnen liggende kroonbladen, van elk der kroonbladen de helft. Hij wilde er nog bij opmerken dat de natuur dit zo schikt opdat vocht of andere schadelijke invloeden van buiten niet gemakkelijk tot het binnenste van de bloem (aangeduid als *germen*, een woord dat vruchtzetting of nieuwe groei betekent) doordringen. ‘Want,’ zei Albert, vertrouwd met maliënkolders en schubbejakken, ‘als zo’n schadelijke invloed de ene laag zou doorboren, dan ontmoette hij bij de andere weerstand.’

Vruchten en zaden waren voor Albert, zoals voor zijn voorgangers, niet wezenlijk verschillend, geen categorieën in morfologische zin. Hij behandelde ze uitvoerig, had kennelijk goed toegekeken en beschreef naar gewoonte met slordige termen.

De vroeg afvallende ♂ katjes van Hazelaar, Walnoot en andere katjesdragers zijn niet-essentiële *accidentalia*. Men mag ze zonder bezwaar met excrementen vergelijken (*purgamenta*). Stuifmeel is hetzelfde als gal (*cholera*) bij dieren.

28. *Cesalpino en Jung ontwikkelen de plantenmorfologie*

Meer dan drie eeuwen verstreken voordat, na Albertus, weer gerichte aandacht voor morfologische problemen aan de orde kwam. Cesalpino volgde Theofrastos voor de plantkunde en Aristoteles voor de dierkunde. In zijn verhandeling van 1583 legde hij uit dat planten loten of scheuten voortbrengen, die met kiemen vergeleken kunnen worden. Die mogelijkheid hebben dieren niet. Ook zijn vorm en aantal van dierorganen beperkt en bepaald; planteorganen gaan die nauwe grenzen te buiten.

Klimplanten laten zich in groepen rangschikken in overeenstemming met hun wijze van aanhechting: windend of met verschillend gevormde hechtorganen. Windend gedragen planten zich zoals een klimmende slang en zulke planten moeten dan ook een waarnemingsvermogen bezitten (zoals dieren) om de benodigde steun te kunnen bespeuren. *Clematis* heeft bladstelen die zich als ranken vormen en *Hedera* heeft stengels met veel klauwen, zoals Duizendpoten.

De redenen die Cesalpino aanvoerde bij het lokaliseren van het plantehart (*cor planta-*



Fig. 70. Albertus Magnus (uit J.A. Weisheipl c.s., *Albertus Magnus and the Science*). Let op het naar verhouding te grote hoofd van de *doctor universalis* en op de zware hand van de dominicaan. Albertus (III.9) was een van de biologen van de 13e-eeuwse pre-Renaissance. Zijn beschrijvingen van de bloembouw waren een openbaring en werden terecht in alle historische overzichten met grote waardering vermeld. (Bio-historisch Instituut, Utrecht.)



Fig. 71. *Borago officinalis* Bernagie. Albertus schreef over Bernagie, het hemelsblauwe bloempje dat nederig omlaag blikt (p. 160). Hij zag de meeldraden en de stamper en de vijf-taligheid in de bloembouw.

rum) zijn vermeld (p. 362–363). Het hart dat groei opwekt en beweging in gang zet, moet zo doelmatig mogelijk gelegen zijn, dus centraal in het dierelichaam. Dat centrum is bij planten de overgang van de wortel in de stengel: het bezet daar de gunstigste plaats (*locus opportunissimus*). Die verklaring was van Aristoteles, en van Platoon nam Cesalpino de mergtheorie gretig over. Hij trof zowaar in het *cor plantarum* een weke massa aan die op dierhersenen lijkt en zich dan ook als merg door de hele plantestengel voortzet.

Cesalpino's interpretaties van levensverschijnselen zijn gekenmerkt door zijn aandacht voor beweging. De morfologie van het groeiende plantelichaam schetste hij als volgt (1583; *De Plantis* I, vii).

Een plantelichaam is gelaagd. Van buiten de schors (*cortex*), meer naar binnen hout (*liber*) en merg (*medulla*). Het hout verdelen we in twee lagen: liber I (spint) en liber II (kern). Uit de cortex ontspringen bladeren en de kelk. Uit liber I ontstaat de bloemkroon. Het liber II levert de meeldraden (maar het stuifmeel is een afscheiding van liber I). De stamper is een voortbrengsel van het merg.

Het laat zich verdedigen dat dit plantemodel als voorloper gezien kan worden van de kiembladtheorie in de dierembryologie. Zaadlobben zijn eigenlijk bladeren, zegt Cesalpino, en ik breng onder de aandacht, dat hij de stamper als het orgaan beschouwt dat van het merg afkomstig is, van de levendrager zoals Platoon geleerd had.

Het botanische werk van Cesalpino's leerling Joachim Jung is beschreven (p. 320–321). Het verscheen posthuum (1662 en 1678) en het trok nauwelijks de aandacht. Toen de tijd rijp was bleek een heruitgave (1747) voor de beschrijvende plantkunde door Jungs eenvoudige en doeltreffende terminologie een zo betrouwbaar en bruikbaar hulpmiddel, dat veel van zijn termen tot in onze dagen gangbaar bleven. Over Jungs morfologie volgen hier enige gegevens.

De ontmoetingsplaats van wortel en stengel is belangrijk, erkende Jung, maar niet gelijkwaardig aan 'cor'; het is géén hart, wel een grondslag, een fundament (*fundus*) en meer niet. De wortel draagt één stengel en dan is de plant monocaule (Gr.: *mono* = één; *kaulon* = stengel), bij voorbeeld een boom. Een plant met veel stengels op de fundus is multicaule (Lat.: *multus* = veel). Een monocaule plant kan multicaule schijnen.

Deze simpele, rekenkundige indeling is de uitkomst van de natuurlijke ordening die Theofrastos en, met meer nadruk, Albertus Magnusesignaleerd hadden. Jung maakte door zijn vereenvoudigde aanpak deze en dergelijke morfologische gegevens, die tot dusverre verstrooid en gewoonlijk wijdloepig in de literatuur te vinden waren, beschikbaar voor de taxonomie.

De bladschikking aan een stengel kan 'gespreid' zijn (*sigillatim*) of enige bladeren kunnen samen aan een knoop gehecht zijn (*conjugatim*): hetzelfde model als mono- en multicaule. Indien de bladparen aan opeenvolgende knopen om en om staan (hetgeen vier verticale bladreeksen oplevert) – Cesalpino had die bladstand bij Lipbloemigen (*Marrubium*) aangewezen – dan heet dit decussaat. De laatste term is de huidige.

Een stengel is radiaal symmetrisch, een blad dorsi-ventraal gebouwd, begrippen die voor talloze latere, morfologische (en andere) studies een uitgangspunt worden.

Een opmerking van Arber (1950: 200) wijzigde ik enigermate in de volgende analyse. De dorsiventrale opvatting van een blad is voor een kwantitatieve analyse van de twee eerste Aristotelische causa's (*materialis* en *efficiens*) toereikend. Een dorsiventraal blad schematiseert men met die twee causa's als een plat netwerk van transportbanen en bladmoes. Dit laat directe fysische, chemische en wiskundige analyses volgens mechanistische modellen toe. De resultaten van zo'n onderzoek suggereren een dekkende verklaring vol-

gens mechanistische oorzaken van alle levensfuncties. Zou men de derde en de vierde Aristotelische *causa's* (*formalis, finalis*) invoeren, dan is de dorsiventrle bouw bovendien verklaard door de hoogst bereikbare doelmatigheid, bij voorbeeld ten behoeve van ademen, verdampen en fotosynthese.

Wat dimensies betreft, blijkt dat de begrippen over blad en stengel verschillende eisen stellen. Twee dimensies is genoeg voor een (mechanistisch) blad. De radiair symmetrische stengel kan slechts stengel zijn als gevolg van een derde dimensie. Het onderzoek van een stengel kan daarom de derde dimensie niet veronachtzamen. Zo is er een analogie tussen de twee dimensies van een blad en twee *causa's* en de drie dimensies van een stengel en tenminste drie *causa's* voor een synthetisch stengelonderzoek na analyse.

Een vergelijkende studie van de onderzoekingen over planteorganen sinds de 17e eeuw zou, willen Arber en haar geestverwanten veronderstellen, aantonen hoe Jungs dichotomie, tweeledig denken, grondslag zou worden voor fysiologische studies van het blad. De opkomst van de afstammingsleer (fylogenie) zou daarna vergezeld gaan van een voorkeur voor stengelstudies. Fylogenie immers voert een nieuwe dimensie in in de biologie en zowel de stengel als de fylogenetische modellen behoeven tenminste drie dimensies. Het is een verleidelijke gedachte die, als vergelijkend historisch onderzoek deze juist zou bevinden, veel verder van betekenis is dan voor de biologie alleen.

Een belangrijke stengeleigenschap die Jung opmerkte: vertakking als middel tot groeihervatting of -voortzetting, gaf hem het bewijs voor Cesalpino's vermoeden over de aard van de schijven van *Opuntia*, de schijfcactus. Wat stekelige, vlezige bladeren schijnen, zijn platte stengelsegmenten. Bladeren vertakken niet, de schijfreesen wel.

De plaatsing van een blad is mede bepalend voor zijn vorm. Laag en hoog geplaatste bladeren zijn anders gevormd dan de loofbladeren tussen beide extremen in, tussen begin en eindpunt van de stengel.

Ofschoon Jungs terminologie een blijvende invloed had, wijzigde de betekenis van sommige van zijn termen in de loop van de tijd. Tegenwoordig noemen morfologen 'pedicel' wat Jung 'petiolus' noemde. Een losbladige bloemkroon is bij Jung 'composiet' en een vergroeiëbladige enkelvoudig of 'simplex'.

Na Fuchs' eerste aanloop (de woordenlijst in *De Historia Plantarum*; 1542) heeft Jung de kunst planten te beschrijven (fytografie) van doeltreffende vaktermen voorzien die door toedoen van Linnaeus halverwege de 18e eeuw algemeen ingang vonden.

Wezenlijk anders geaard dan Jungs statische structuur van de plantenmorfologie was het morfologisch beeld van Malpighi (V.23) en van Grew (V.24). In hun beschouwingen verloren zij nimmer uit het oog dat de vormen van een plant die van een groeiend, levend organisme zijn en zo begrepen moeten worden. Malpighi was tevens zozeer van het geloof aan een volstrekte gelijkheid van plant en dier doordrongen, dat slechts zijn talent als bioloog en zijn nauwlettende waarnemingen hem konden behoeden voor talrijker ontsporingen.

Empedokles had in de 5e eeuw v. Chr. (p. 26) al vastgesteld dat bomen eieren voortbrengen. Malpighi gaf een andere inhoud aan Empedokles' stelling en verklaarde dat zij-scheuten eigenlijk jonge dieren zijn, die nog maar kort geleden uit het ei, dat is de okselknop, gekomen zijn. Een knop (*gemma*) is met de plant verbonden zoals een embryo met een moederdier, en is zelf een hele plant in aanleg, een organisme. Een okselknop is niets anders dan een dierembryo. Dus zijn loten of zijscheuten identiek met de hoofdstengel, in- en uitwendig planten.

Voortbouwend op Theophrastos' suggestie, dat loof- en kroonblad van dezelfde natuur zijn (dezelfde functie, beschermende organen), merkte Malpighi op dat tussen knopschubben en loofbladeren veel overgangsvormen te vinden zijn: na Cesalpino een nieuwe stap in de richting van de Metamorphosen-leer.

Cesalpino had de bloemkroon 'blad' genoemd (*folium*) en zaadlobben als bladeren beschouwd. Malpighi volgde deze opvatting en hij stelde de placenta van de zoogdieren gelijk aan zaadlobben. Ruw gezegd: een dierembryo heeft een knopschub als een beschermend orgaan. Ook oordeelde Malpighi (zoals Cesalpino) dat de buitenlaag of schors van de stengel de kelk voortbrengt en de houtige stengeldelen bloemblad en meeldraad.

Grew dacht dat kelk en kroon verwant kunnen zijn; hij redeneerde steeds behoedzamer dan Malpighi. Allerlei kelkvormen bij rozen deden Grew (en Malpighi) goede voorbeelden aan de hand van de overeenkomsten tussen kelk en kroon. Anatomisch onderzoek steunde die toenadering. Door overgangsvormen op te sporen kon Malpighi volgens dezelfde methode vaststellen dat doorns van Roosachtigen (bij voorbeeld Meidoorn) takken vertegenwoordigen.

Malpighi tekende rozebloemkroonbladen die meeldraadeigenschappen vertonen, maar hij hechtte weinig belang aan de aanwezigheid van helmknoppen aan de kroonbladen. Helmknoppen zijn uitscheidingsorganen, meer niet; hij had Albertus' meningen ter harte genomen.

Een plant wordt tot een plantaardig organisme omdat wat ongevormd aanwezig is, vorm aanneemt en nadat de gevormde organen tijdens verschillende groeifasen samengevoegd zijn. Dit proces noemde Malpighi *metamorphosis* (*Anatome Plantarum*; 1671). Ik formuleer: door metamorfose krijgt vormloze materie vorm.

29. *Linnaeus en de theoretische plantenmorfologie*

Linnaeus gaf (door tussenkomst van zijn leerling N.E. Dahlberg) een bredere inhoud aan *metamorphosis*. Dahlberg berichtte in 1755 dat *succus alimentalis* de bloemvorming bepaalt. Een teveel aan *succus* veroorzaakt dubbele bloemen. Ook zullen wilgetakken in aarde gestoken als de knoppen uitbotten geen bloemen (katjes) leveren, maar uitspruitsels vanwege schaarste aan *succus* (geen wortels in de bodem).

In *Metamorphoses Plantarum* (*Amoen. Acad.* 67) vernemen Linnaeus' hoorders, dat de schors de bloemkroon, het hout de meeldraden en het merg de stamper voortbrengt. Hij introduceert een fysiologisch-morfologische stelling gebaseerd op het verschijnsel dat te veel voedsel aanleiding geeft tot bladvorming en een vermindering van voedsel tot bloeien en vruchtzetting. Als de overvloed aan voedsel uitblijft kunnen de bladeren zich niet meer van elkaar verwijderen en er ontstaat een bloem (*Prolepsis Plantarum*, *Amoen. Acad.* 114). De bloemkroon is een gewijzigde kelk; kroonblad, meeldraad en stamper kunnen in elkaar overgaan en stengelbladeren tot bloemdelen worden.

Een bloem is kennelijk in principe hetzelfde als een bebladerde stengel (*Metamorphoses Plantarum*, *Amoen. Acad.* 67 lxvi). Deze bloemtheorie behield aanhangers.

Linnaeus en de zijnen wilden de vormvariaties van de bladeren aan één plant door fysiologische invloeden veroorzaakt als *metamorphosis* definiëren. Bij monde van H. Ullmark verklaarde Linnaeus (1760) dat een okselknop aan een vlindercocon gelijk gesteld mag worden. Het afwerpen van de knopschubben is bij wijze van spreken de bevrijding uit de cocon van een zijtak, van een volkomen gevormd levend wezen.

Ullmark en Linnaeus noemden nog andere overeenstemmingen tussen planten en dieren. Planten zuigen 'zoals een bloedzuiger' voedsel uit de bodem. Bladeren zijn eigenlijk vogelvlugels, want zij bewegen voortdurend in de wind. En dat bloemen bladeren en bladeren bloemen kunnen worden ziet men soms door insektebeten.

Aantekening verdient dat de gelijkstelling embryo-okselknop = cocon(pop)-insecteëi zich handhaaft van Empedokles via Theofrastos en Aristoteles, via Harvey (*conceptus*, en zie p. 272) naar Linnaeus, tot in de tweede helft van de 18e eeuw, een schoolvoorbeeld van analogie die als homologie (in moderne zin) geldt vanwege de levensfunctie in samenhang met de morfologie.

Linnaeus benutte de gelegenheid om de *prolepsis*- of anticipatie-theorie bekend te maken (*Prolepsis Plantarum*, *Amoen. Acad.* cxviii, 1760). Hij schaarde zich aan de zijde van de preformisten (IX.12). De loten voor het komende groeiseizoen, het volgende jaar, schuilen kant en klaar in de okselknoppen. Die toekomstige loten dragen dus nu al, in het okselknopstadium, de okselknoppen van weer een jaar later, enzovoorts. Dit 'emboïtement' (omkapseling) betreft stengel en bladeren.

Met de bloemknop schijnt het anders gesteld te zijn. Als die ontluikt onwikkelen zich vrijwel gelijktijdig vier categorieën organen, bracteeën, kelk, kroon, en als vierde categorie meeldraden en stamper. De stamper telde niet mee als eigen categorie in navolging van Cesalpino (IX.28). Als we nu bedenken dat de loofbladeren aan de stengel aan de bloei vooraf gaan, dan moeten we vijf ontwikkelingsfasen onderscheiden, vijf momenten die elkaar opvolgend tot volledige bloemvorming en bloei leiden.

Laat ons, schreef Ullmark terwijl Linnaeus zijn pen bestuurd, *Volvox globator* bezien, het kogelwier uit het zoetwater. In zo'n wierbol kunnen we met de microscoop *Volvox*-boorlingen, -kleinkinderen, -achterkleinkinderen enzovoorts onderscheiden, zes opeenvolgende generaties. Ullmark is voor die telling aansprakelijk (een telling waarvan de uitkomst tevoren vaststond), want Linnaeus hanteerde de microscoop niet (of ternauwernood). Zes generaties. Die moeten in de opbouw van de landplanten ook te vinden zijn (éénheid van bouwplan). En ziedaar: Ullmark (en zijn leermeester) besloten dat het bloeien zes generaties organen omvat, nodig om vijf tussenfases te kunnen overbruggen. Als de zesde categorie wezen zij de stamper aan: 'Zodat wij waarlijk de stamper mogen zien als het begin van bladeren van het zesde jaar.' (*Ut vero pistillum credamus esse rudimentum sexti anni foliorum.*) De zes generaties die als bladeren zes jaar nodig zouden hebben om te verschijnen, vormen nu samen een bloem binnen enkele dagen. *Prolepsis Plantarum* (1760) begint met de aanhef *Natura enim sibi semper est similis*. Steeds is de Natuur zichzelf gelijk. Newton had dit geformuleerd in geheel ander verband en meer genuanceerd (p. 462), Spinoza had het erkend en Lyell zou het principe tot grondslag maken van zijn geologie. De stelling bleef een dogma voor de biologen.

In 1763 werkte J.J. Ferber (*Amoen. Acad.* cxxx) *Prolepsis Plantarum* in meer detail uit (*De Prolepsi Plantarum*). Hij kon niets wezenlijks toevoegen, maar zijn 'dissertatio' bevestigde Linnaeus' standpunt.

De *prolepsis*-theorie door Linnaeus en zijn leerlingen verdedigd, behelst dat in een bloemknop bladeren van zes opeenvolgende groeiseizoenen gereed liggen, zes jaren van groei gereduceerd tot de periode nodig voor het ontluiken van de voorgevormde bloem. Loofbladeren en alle bloemorganen zijn wezensgelijk, vormen van dezelfde Idee: blad.

De theoretische plantenmorfologie kreeg door C.F. Wolff (IX.19) een nieuwe impuls in 1759. Möbius (1937: 149) en anderen hebben hem als een vernieuwer van de morfologie erkend. Terecht.

Op de top van groeiende plantestengels zag Wolff met behulp van zijn microscoop knobbeltjes en hij verklaarde dat zij, hoewel in het begin gelijk, zich alle tot verschillende bladeren ontwikkelen, dat wil zeggen met inbegrip van bloemdelen (kelk en kroon). Het voedings-sap veroorzaakt de groei en de vormen, betoogde Wolff. Hij had het sap als druppeltjes op de stengeltop gezien en hij kon bovendien vaststellen dat zij langzaam stollen. Wolff verklaarde de gang van zaken.

Een groeiende plant begint met zaadlobben. Vervolgens ontwikkelen enige loofbladeren zich, laag aan de stengel. De sterker wordende voedselstroom brengt hoger aan de stengel nieuwe bladeren tot ontwikkeling terwijl de stengel zich verlengt. Een op latere leeftijd verminderende voedseltoevoer leidt tot een verminderde groei-kracht (*vegetatio languescens*), tot bloemvorming en vruchtzetting. Kelkblaadjes zijn de laatste loofbladeren die de verstijvende, verstopte rakende transportbanen en het versagende sap nog tot stand kunnen brengen.

Achteraf verduidelijkte Wolff (1766) dat meeldraden en stamper toch loofbladachtige organen zijn. Vruchtzetting is een sterk ingetoomd groei-proces (*vegetatio restituta*), een toegift als het ware, omdat stuifmeel als een meststof, een voedsel, op de stamper valt. Alle zijdelingse bladeren zijn afstaande stengelorganen, voortbrengsels van gelijke stengeltopknobbeltjes (IX.19).

Dikwijls werd erop gewezen dat Wolffs opvattingen grondslagen voor Goethe's Metamorphosen-leer zijn. Dat is in feite juist: Goethe kende Wolffs werk goed. Misschien is het niet overbodig op te merken dat Malpighi over metamorfose van planten in 1671 schreef, dat het verschijnsel door Linnaeus verder bewerkt een volgende stap naar Goethe's grootse concept werd, terwijl Goethe Linnaeus half en Malpighi in het geheel niet gelezen had.

Goethe koos het motto van de *Prolepsis*, zojuist geciteerd, als motto voor zijn Metamorphose der Pflanzen. Ik denk bij louter toeval, want anders zou Goethe het boekje van Ullmark (en van Ferber) gelezen moeten hebben, maar Goethe was niet op de hoogte van de reeks Linnaeaanse *Amoenitates Academicae*, die vele jaren vóór Goethe zelf de bladmetamorfosen in een natuurlijk verband wist te vangen, de Metamorphosen-leer in aanleg bevatten. Hij zou dan niet zijn leven lang met overtuiging geloofd hebben dat hij als eerste een Metamorphosen-leer ontworpen had.

30. Goethe's idealistische morfologie

Het leven en de gedachten van Johann Wolfgang (von) Goethe (1749, Frankfurt am Main - 1832, Weimar) gaven aanleiding tot dozijnen heruitgaven van zijn omvangrijke en veelzijdige geschriften, honderden studies en duizenden commentaren. Mij trof het hoe een lang leven lang natuurwetenschap, gewoonlijk de biologie, een groot en meeslepend schrijver boeide en hoe op zijn schrijftafel de metamorfose van biologie tot romantiek zich voltrok.

Biologie kan een brug van natuurwetenschap naar literatuur zijn; de biotechniek van de 20e eeuw is niet meer dan technische kunstgrepen tot causaal-materialistisch onderzoek van levende materie, dat wil zeggen, een biologisch bedrijf binnen nauwe grenzen. Goethe's werk is een pakkend voorbeeld van de binding van de biologie aan taal. Of zijn literaire en biologische kwaliteiten recht evenredig samengaan zou een onderzoek en evaluatie verdienen.

Na rechtenstudie in Leipzig (1765–1768) keerde Goethe naar huis terug, naar Frankfurt. Hij was ziek, bleef lange tijd zwak en onzeker terwijl hij zich in het piëtisme verdiepte, Paracelsus las, en op zolder alchemieproeven deed. Over talrijke onderwerpen verrichtte Goethe in de loop der jaren proefondervindelijk onderzoek. Hij pakte het nooit doeltreffend aan, hield niet van experimenten, al moest hij met tegenzin erkennen dat de proef op de som toch een goede zaak kon zijn. Hij deelde dat wantrouwen bij voorbeeld met Harvey – een middelmatige auteur – en met Buffon, een voortreffelijke stilist; drie grote biologen. ‘Het meest veelzijdige en nauwkeurige instrument’, zei Goethe, ‘is de mens.’

Te Straatsburg voltooide hij zijn rechtenstudie (1770–1771). Na nog vier jaar Frankfurt vroeg keurvorst Karl August hem naar het hof te Weimar te komen. De relaties van zijn ouders en de élatante successen van zijn poëzie waren de aanleiding. Binnen enkele jaren had Goethe de leiding in Saksen inzake kunsten, wetenschappen, financieën en mijnbouw. Hij bleef zijn verdere leven in Weimar (niet ver van Jena), met uitzondering van enige korte reizen. Tweemaal bezocht hij Italië (1787–1788, 1790).

Toen Karl August en de Pruisen in 1792 Frankrijk binnenvielen, was Goethe bij de leger-schaar, maar hij was noch in krijgsverrichtingen noch in politiek geïnteresseerd. In 1814–1815 maakte hij Rijnreizen en bleek zijn geboortestad niet te hebben vergeten. Hij stichtte in Frankfurt de Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft (22 november, 1817) en werd daardoor de grondlegger, via de Gesellschaft, van het Frankfurter Museum, twee centra van biologische activiteiten die zich tot op de huidige dag handhaafden.

Goethe had in Straatsburg ook medische colleges gevolgd, een eerste kennismaking met de biologie. Daar ontmoette hij J.K. Lavater (1741–1801), piëtist, die over gelaatsuitdrukkingen theoretiseerde ter bevordering van mensenkennis en naastenliefde. Goethe was een uitmuntende waarnemer, steeds genietend enthousiast over de levende natuur en steeds overdenkend wat hem onder ogen kwam. Lavaters onderwerp en werkwijze trokken hem aan. Zij vestigden Goethe’s aandacht op de biologische functies van het hoofd, een onderwerp dat in die jaren centraal in de belangstelling stond.

Biologen, filosofen en schrijvers hielden zich meer dan ooit bezig met de vraag of mens en dier wezenlijk verschilden of slechts in schijn. Het orgaan waar men de gezochte verschillen, indien aanwezig, vooral wilde opsporen, was het hoofd. Goethe zocht echter nimmer naar verschillen, maar naar de samenhang, verbanden, éénheid.

In Jena bood de universiteit de mogelijkheid voor vergelijkend anatomisch onderzoek en Goethe werkte daar over skeletdelen van zoogdieren.

Camper (VII.29), naar Goethe’s oordeel een ‘metoor van geest, wetenschap, talent en werkzaamheid’ maakte in 1779 en 1782 de geleerde wereld opmerkzaam op een anatomisch verschil tussen mensen en dieren. In de bovenkaak van de mens ontbreekt het tussenkaaksbeen, ‘zelfs bij negers’, terwijl de chimpansee dat bot wél bezit. Dat gaf, voor iedereen zichtbaar, houvast. Blumenbach (VII.39) deed wel wat afbreuk aan dit unieke onderscheid want hij maakte in 1781 bekend dat de olifant, de Tweevingerige Miereneter en de dolfijn het ook zonder tussenkaaksbeen moesten stellen. Het moet velen gerustgesteld hebben dat althans de olifant en de dolfijn toch uitzonderlijk menselijk van aard zijn op gezag van Plinius (p. 98), Aelianus (p. 113), Oppianos (p. 114) en nog heel wat andere bekende auteurs.

In 1784 stuurde Goethe een opstel naar Camper. In een mensenschedel had Goethe naden opgemerkt die de aanwezigheid van een tussenkaaksbeen aantoonde en nog bij sommige andere dieren had hij het bot aangetroffen: er was een samenhang of overeenkomst, géén verschil.

Goethe en Camper hadden elkaar niet goed begrepen. In de 16e eeuw hadden Vesalius en tijdgenoten (Coiter) al gezien dat embryonale mensenschedels van een tussenkaaksbeen voorzien zijn. De bovenkaak van de volwassen mens vertoont op het oppervlak van de voorzijde daar geen spoor meer van, omdat in de regel een volkomen vergroeiing met omringende beenderen plaatsheeft. Vicq d'Azyr had in 1780 op volgroeide mensenschedels naden kunnen aanwijzen die een voorafgaande aanwezigheid van het tussenkaaksbeen aanduiden. Bij uitzondering weliswaar en Vicq d'Azyrs bevindingen verschenen pas in 1784 in druk. Voor de discussie Goethe-Camper kwam Vicq d'Azyrs mededeling dus te laat.

In het verhemeltedak blijft de embryonale begrenzing van het tussenkaaksbeen gewoonlijk goed zichtbaar. Het ging Camper echter om de naden die bij de meeste dieren links en rechts tussen neuswortel en hoektandinplanting lopen en die op de apeschedels opvallend goed zichtbaar zijn. Bij de mens ontbreken die. Goethe had de situatie niet goed doorzien, want het nauwkeurig lezen van anatomische verhandelingen door voorgangers behoorde niet tot zijn talenten.

Camper schreef Goethe hoffelijk glimlachend terug (ik vertaalde Schierbeeks citaat, 1944: 15): 'Ik heb uw geschrift met het enthousiasme en de nieuwsgierigheid van een jong meisje dat voor het eerst haar minnaar poedelnaakt en in natuurstaat (tout nu et *in puris naturalibus*) ziet, bestudeerd.' Vervolgens feliciteerde Camper Goethe met zijn ontdekking van het tussenkaaksbeen van de walrus, en liet het daarbij.

Camper had gelijk. Goethe ook. Zij zochten naar verschillende dingen. Bij de mens is een, tijdelijk goed onderscheiden, tussenkaaksbeen aanwezig. Het verschil is dat bij de mens aan de voorzijde het been spoorloos verdwijnt en bij dieren zichtbaar blijft.

Na Campers terechtwijzing liet Goethe het geschreven opstel tot 1817 liggen voordat hij het enigermate herzien publiceerde. Hij bleef zichzelf als de ontdekker van het tussenkaaksbeen van de mens beschouwen. Dit blijkt uit het geheel voltooide opstel in 1831.

In de 18e eeuw lag de begraafplaats voor Engelsen en joden in Venetië nabij het Lido, dicht bij zee. Goethe wandelde daar in 1786 en keerde er in 1790 terug. Zijn knecht raapte een schapeschedel op en gaf hem lachend aan Goethe: 'een jodenkop'.

Goethe herkende de schedel dadelijk voor wat hij was en bekeek hem nauwkeurig, ongetwijfeld nieuwsgierig naar het tussenkaaksbeen. Ik stel mij voor dat zijn zoeken naar eenheid, zijn denken over homologie en het segmentenmodel van de plantestengel bevorderd kunnen hebben, dat hem toen de schedelwerveltheorie als een openbaring te binnen schoot. Aanvankelijk onderstelde Goethe dat het achtergedeelte van de zoogdierschedel uit drie vervormde wervels samengesteld zou zijn, later dat de hele schedel tot zes verbonden en veranderde wervels herleid kon worden. De voorste drie zijn verhemeltebeen, bovenkaaks- en tussenkaaksbeen.

Pas in 1824 publiceerde Goethe zijn schedelwerveltheorie (Zur Morphologie II, 2); te laat om prioriteitsruzies te vermijden.

De voorgeschiedenis van de theorie gaat terug tot, zo men wil, Albertus Magnus, die in zijn dierenboek dat in 1478 van de pers kwam, misschien een eerste aanzet schreef voor de opvatting dat veranderde en vergrote voorste wervels van de wervelkolom de schedel zouden samenstellen. In 1807 verdedigde R. Owen de werveltheorie en Goethe maakte in 1824 gewag van die 'onrijpe' studie die hem de pas afsneed en 'zijn schone ontdekking ernstig schade berokkent'. Owen heeft geheel onafhankelijk van Goethe gewerkt en kwam weliswaar tot dezelfde conclusies als Goethe in 1790; veel later dus, maar Goethe had zijn Venetiaanse vondst niet gepubliceerd. Bovendien verscheen in 1815 een verhandeling van

J.B. Spix (1781–1826), getiteld *Cephalogenesis*, met andere woorden: Het Ontstaan van de Kop. Spix was een ziener, een biowaarzegger, visionair redenerend en geboortig in Zuid-Duitsland, de streek waar zovele van zijn geestverwanten geboren werden (Paracelsus, Thurneisser zum Thurn, Oken). Spix, kan men geloven, bedoelde een schedelwerveltheorie bekend te maken, op alle groepen gewervelde dieren toepasselijk.

Oken wandelde omstreeks 1805 in de Harz, vond een herteschedel en begreep wat Goethe, jaren later en veel beter doortimmerd, verdedigde. Mij dunkt, Goethe mag ‘de ontdekker van de schedelwerveltheorie’ heten.

Na Goethe werd de theorie nog gesteund door Blainville (VII.27) en door de Franse Naturphilosoph Geoffroy Saint Hilaire, maar Huxleys kritiek betekende het einde van deze toch wel indrukwekkende morfologische gedachte.

In Straatsburg had Goethe met J.G. Herder (1744–1803) vriendschap gesloten. Herder werd, na Goethe’s voorspraak, hofpredikant in Weimar, zodat zij gemakkelijk en regelmatig van gedachten wisselden. Herders piëtistische gevoelens en zijn leer over de wezenlijke eenheid van natuur en geest maakten voorgoed deel uit van Goethe’s biologie.

Een eerste ontwerp voor een algemene inleiding tot de vergelijkende anatomie die Goethe in 1795 publiceerde was op Herders bespiegelingen gebaseerd. Goethe stelt hierin voor naar een standaardarchitectuur te zoeken, een opbouw die alle dieren gemeen hebben, een zo vereenvoudigd bouwplan af te leiden dat het alle variaties die de natuur ons toont tot grondslag kan dienen. Een dergelijk bouwplan omschreef Goethe echter niet. Toch gaf het hem (en zijn geestverwanten) aanleiding tot visioenen die de aardse biologie ver beneden zich lieten. De staart van zoogdieren mag men begrijpen als de aanduiding der oneindigheid van de organische actualiteit, anders gezegd: de tijd- en grensloze werkelijkheid van de levende organismen te zamen. Hetzelfde beginsel verklaart ook waarom een pootloze slang ‘als het ware een oneindigheid is’ (Schelling).

Overigens waarschuwt Goethe dat zo’n algemeen bouwplan niet anders dan een abstractie is. Een Typus-dier (bouwplan-dier) bestaat niet in den vleze. Houd in het oog dat één dier enkelvoudig is, een verbijzondering van het algemene. Daarom kan één dier nimmer de standaard zijn, de maatstaf voor de vorm van andere dieren. Het Typus-dier is de algemeenheid, de Dier-Eenheid, en dat moet het punt van uitgang zijn voor vergelijkende studie. De mens is als toets ter vergelijking om dezelfde reden ongeschikt en bovendien is het de verst gespecialiseerde versie van de Typus. Ik teken aan dat hoezeer Goethe’s denkmodel hier ook met Platoons meningen overeenstemt, de Typus niet aan de Idee gelijkgesteld mag worden, want de Typus is de expressie van een immanent begrip en de Idee een extern begrip, een immateriële categorie. Goethe nadert in zijn betoog een holisme volgens Aristoteles: biologen is dit niet ontgaan.

Elk organisme is een geactualiseerd en begrensd totaal van materie en vermogens. Goethe gaf als voorbeeld de giraffe. Zijn hals en poten zijn kennelijk boven zijn romp bevoorreed en de mol is een voorbeeld van het omgekeerde geval. Als het ene lichaamsdeel bovenmatig ontwikkelt gaat dit ten koste van een ander orgaan. Hoewel deze redenering puur Aristoteles is, benadert Goethe toch Platoon (en Pythagoras) als hij bolvormende gewassen bespreekt. De vormende kracht roert zich in het levende lichaam op allerlei manieren, maar kan – hoe veelzijdig ook – de cirkel niet doorbreken: bloembollen laten het ons zien. Ik herinner aan de bolronde vorm van de hersenen, een vorm die voortkomt uit de cirkelvormige gesternten die de mens met zijn blikken volgt en overdenkt.

Het te besteden budget, zegt Goethe eigenlijk, is de *causa materialis* en binnen dat budget kan de *causa formalis* vrijwel onbelemmerd de organen vormen, en hun omvang

(grootte, inhoud)bepalen. De conclusie is gewettigd dat Goethe drie Aristotelische *causa*'s bespeurde, maar de vierde, de *causa finalis*, verwierp hij. Zeg niet dat een stier horens kreeg om te stoten. Onderzoek de oorsprong van de horens, hun herkomst, en het zal begrijpelijk worden waarom de stier horens heeft en kan stoten. Retorisch een fraaie opmerking die echter niets meer of anders meedeelt dan dat Goethe een *causa finalis* afwijst.

Een slang is een hoog georganiseerd dier, want hij heeft een kop met een ver geperfectioneerde onderkaak. De oneindigheid van zijn lichaam is een gevolg van het ontbreken van ledematen (de vorming van ledematen zou materie vereist hebben). Daarom blijven hagedissen veel korter. Zij hebben pootjes. De dichter verjaagt bij deze laatste overwegingen de bioloog en daarom zal ik Goethe niet verder volgen op zijn hemelhoge weg van vernuftig avontuur geschraagd door vergelijkende anatomie. Door een wiskundig begrip van 'oneindig' werd Goethe daarbij niet geremd. Voor Goethe's Typus-leer legde Newton het fundament (p. 283).

Goethe begreep dat zijn Typus-leer in de biologie al direct toegepast zou kunnen worden. Hij schreef in een brief (1790) dat algemeen geldige schema's de morfologie van zowel mensen als dieren zouden kunnen leiden, een ijk zijn voor klassen, families en genera, kortom de typologische methode die voor de anatomie, taxonomie en evolutieleer een der voornaamste werkhypothesen is.

Spoedig na zijn aankomst in Weimar hield Goethe zich met plantkunde bezig. Buchholz gaf hem Linnaeus' *Philosophia Botanica* en nodigde hem uit de rijke plantencollectie die hij bezat te bekijken. Linnaeus' boek maakte diepe indruk maar Rousseau's natuurhistorische bezigheden wekten zozeer Goethe's geestdrift op dat hij hem naast zijn twee idolen, Shakespeare en Spinoza, een plaats gaf. Spinoza had Goethe voor zich gewonnen door uitspraken zoals 'God in de Natuur en de Natuur in God'. Goethe vond Linnaeus nuttig en leerzaam, maar zijn methode beviel hem niet.

In de Botanische Tuin van Jena leerde Dietrich hem planten herkennen. De publikaties van Von Gleichen Russwurm brachten hem ertoe zo nu en dan een microscoop te gebruiken. Voeg hierbij een schets voor het plantensysteem (1787) door de hoogleraar Batsch (1761-1802) in Jena (X.30), de Brieven van Rousseau (VII.14) en Büttner's aansporingen, dan zijn de voornaamste bronnen voor Goethe's belangrijkste botanische publikatie genoemd. D.S.A. Büttner (1724-1768) was hoogleraar-botanicus in Göttingen.

Een reis naar Italië vergde twee jaar. Rousseau's Brieven en Linnaeus' *Philosophia Botanica* (1751) waren in de reisbagage en in het laatstgenoemde boek had Goethe kunnen lezen *principium florum et foliorum idem est*, hetgeen wil zeggen dat de grondslag van de bloem en van bladeren dezelfde is, maar uit niets blijkt dat hij Linnaeus las.

De voornaamste pleisterplaatsen waren Verona, Padua, Bologna, Venetië, Rome en Napels en hij bezocht Sicilië. Nu zocht Goethe naar een Typus-plant, een concept dat alle planten naar de vorm onder één noemer kon vangen. Zijn ervaringen in Italië zijn voor al zijn verdere biologische werk beslissend geweest.

Over zijn bezoeken aan de Botanische Tuin in Padua schreef Goethe verslagen die standaardliteratuur zijn geworden in de historische botanie; mijn keuze daaruit en mijn commentaar wijken enigermate af van het gebruikelijke.

Naar Padua kwam Goethe als pelgrim, voor een bezoek aan relictten van vroegere glorie. Op 27 september 1786 bezichtigde Goethe het *theatrum anatomicum* (p. 244). Het bleek een voorbeeld van 'hoe studenten op elkaar gepakt kunnen worden. De toehoorders zitten in lagen boven elkaar in een nauwe trechter en kijken steil omlaag naar de smalle vloer waar een tafel staat. Geen licht bereikt de tafel en de docent moet bij lampeschijn de-

monstreren.' De Botanische Tuin echter, verklaarde Goethe, is 'des te aantrekkelijker en vrolijker.' Veel planten kunnen hier ook 's winters buiten blijven. Men brengt in oktober een overkapping aan en verwarmt een paar maanden. Het is leerzaam en genoegelijk door een vegetatie te lopen die ons vreemd is, schreef Goethe, en hij liet de volgende bekentenis volgen:

Goethe's Werke, ed. Kurz 10: 50: 'Over bekend en vertrouwd geworden planten denken wij ten slotte in het geheel niet meer na, evenmin als over van oudsher bekende voorwerpen, en wat heeft toezien zonder nadenken voor waarde? Hier, ten overstaan van de nieuwe verscheidenheid die ik hier aantref, wordt het denkbeeld steeds levendiger dat men alle planten volgens hun gedaante misschien uit één plantenuitertelijk kan afleiden. Het zou de enige mogelijkheid zijn om genera en soorten naar waarheid te omgrenzen hetgeen naar mij dunkt tot nog toe bijzonder willekeurig gebeurt.'

Daar liet Goethe het voorlopig bij. Linnaeus, de geboren essentialist (X.16), kreeg een ferme tik op de vingers, want zijn methode was Aristotelisch en Goethe was een nazaat van Platoon. De geciteerde passage is een eerste aankondiging van de typologische methode volgens de klassieke Griekse biofilosofie zoals Goethe die opvatte. Op 28 januari 1787 noteerde Goethe in Rome: 'Ik begin te vermoeden dat zij [de Grieken] met dezelfde wetten bezig waren als die de Natuur hanteert en die ik op het spoor ben.'

Dat vermoeden liet hem niet meer los.

Goethe's Werke, ed. Kurz 10: 324: 'Palermo, 17 april, 1787. – Rampzalig is het door schimmen van allerlei soort belaagd en in verleiding gebracht te worden. Vanmorgen ging ik in alle vroegte kalmpjes naar het gemeenteplantsoen, vastbesloten mijn dichtersdromen verder te dromen, maar voor ik erop bedacht was verstrikte een geheel andere gedachte mij, die mij de laatste dagen al herhaald had lastig gevallen. Al die planten die ik vroeger steeds in kuipen en potten had zien staan en die ik het grootste deel van het jaar onder glas placht aan te treffen, staan hier frank en vrij buiten. Omdat zij nu onbelemmerd en volop kunnen leven, laten zij ons duidelijker hun ware aard zien. Toen ik de veelvormigheid van zoveel nieuwe en vernieuwde gestalten onder ogen kreeg, schoot mij mijn oude dagdroom te binnen: of ik niet in die bonte schare de oerplant zou kunnen ontdekken. Zo'n plant moet toch bestaan! Hoe zou ik anders met zekerheid kunnen vaststellen of deze of gene natuurvorm een plant is of niet, als zij niet alle volgens één model gevormd zouden zijn?

Ik deed mijn best na te gaan in welke opzichten die talrijke, gevarieerde vormen onderling verschilden. Wel gelukte het mij heel goed mijn botanische vaktermen op hen toe te passen, maar dat leverde niets op, het liet mij onbevredigd en hielp me niet om verder te komen...

Op 17 mei 1787 schreef Goethe uit Napels aan Herder.

Goethe's Werke, ed. Kurz 10: 325: 'Ik moet je nog zeggen dat ik het geheim van de plantontwikkeling heel dicht genaderd ben. Het is zo eenvoudig als zich maar laat denken. De oerplant wordt het meest vreemdsoortige schepsel dat je je maar kunt voorstellen. De Natuur hoogstpersoonlijk zal jaloers op mijn ontwerp worden. Met behulp van dat ontwerp en het verstaan daarvan laten zich tot in het oneindige veel planten bedenken die daarvan de consequenties zijn. Ik bedoel daarmee dat al bestaan die planten niet werkelijk zij toch zouden kunnen bestaan. Toch zijn dit geen schilderachtige of dichterlijke fantasterijen, want zij bezitten een wezenlij-

ke waarheid en een logische kwaliteit. Dezelfde wet zal alles wat leeft omvatten.'

Goethe's jongensachtige plezier, toen hij in Padua *Chamaerops humilis* - de kleine Europese Waaierpalm - aantrof, is zo dikwijls geciteerd dat ik die tekst achterwege laat. Hij vond aan de boom enkelvoudig blad, ook bladeren met één of met meer insnijdingen, totdat hoog aan de stengel het waaiersblad geheel ontwikkeld is. Aan de top omgeven gave, plotseling anders gevormde schutbladen (spatha) de bloeiwijzen. De tuinman sneed al die vormen voor hem af. Goethe bewaarde ze in dozen en vereerde ze 'als een fetish'; dertig jaar later waren ze nog in zijn bezit. Bij geruchte zou de palm in 1584 geplant zijn; in 1945 was hij nog in leven.

In 1790 verscheen *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu Erklären*. Het kostte enige moeite een uitgever te vinden. Illustraties kon deze niet toestaan, want dat werd te duur. De 2e druk in 1817, verging het nauwelijks beter. De uitgevers hadden het goed beoordeeld. Vrijwel niemand nam notitie van Goethe's leer van de plantenmorfologie, die wel groots mocht heten maar geen vezel profijt opleverde.

Na de Nederlandse samenvatting van Goethe's *Versuch* door Schierbeek (1944: 31-39), met verwijzing naar R. Steiners standaarduitgave (1883, herdruk 1975) en na Trolls editie van Goethe's *Morphologische Schriften* (geen datum, ?1926), kan ik mij beperken tot een kort overzicht.

De *Metamorphose* in tweede versie bevat, na een inleiding, 18 hoofdstukken, in totaal 123 korte paragrafen. Goethe gaf aan de term 'metamorfose' de volgende inhoud: 'de werking waardoor een en hetzelfde orgaan zich veelvormig aan ons vertoont.' Die werking is 'een verborgen verwantschap.' Men onderscheide progressieve (zaadlob uitbreidend tot loofblad), retrograde (meeldraad die bloemblad wordt) en accidentele metamorfose (de laatste bij voorbeeld door insektesteken, § 1-9. De zaadlobben van de Dicotylen wijzigen zich en worden stengelbladeren. Zaadlobben zijn aan de eerste stengelknoop gehecht, want een blad, een okselknop en een knoop gaan steeds samen (§ 15). Het milieu bepaalt de bladinsnijdingen. Voedingssap stijgt omhoog in de plant, op zijn tocht voortdurend meer gezuiverd door het merg en de bladinvloeden. Het sap komt, hoog veredeld, aan in de stengeltop waar de bloem begint. De kelk voert nu een slotraffinage uit. Volkomen puur is het sap nog altijd niet, want dan zouden de bloemen wit of kleurloos moeten zijn. Voor Goethe is wit en kleurloos identiek met zuiverheid, reinheid. Licht is het hoogste en puurste in de natuur, goddelijk. Wit licht wel te verstaan. Deze verering lokte later Goethe's onbeheerste woede uit over Newtons prismaproeven, die immers 'wit' licht vernietigden en zelfs moesten aantonen dat het uit minderwaardige, onzuivere lichtsoorten zou bestaan.

Goethe kon nu verklaren waarom een overmatig bemeste plant niet bloeit: Zoveel voedingssap kan niet genoeg gezuiverd worden.

Meeldraden zijn bevruchtingsorganen (§ 49). Nectariën en corona zijn overgangen naar meeldraden (§ 55), en de nectariën bevatten een 'ruwe', nog niet volkomen doelmatige bevruchtingsvloeistof (§ 53).

Zodra Goethe zich aan mechanistische verklaringen waagt, moet hij struikelen. Hij stelt dat spiraalvaten de geslachtsorganen en alle andere plantorganen vormen. Microscopisch onderzoek heeft het, naar hij zijn lezers voorhoudt, onomstotelijk aangetoond. Goethe geeft bovendien een verklarende toelichting. Inwendige gelijkheid is het fundament voor de uitwendige vormvarianten. Gelet op de ligging van de spiraalvaten in het centrum van de vaatbundel, rondom omsloten, kunnen we ons de sterke samentrekking tot meeldraden wat beter voorstellen als we spiraaldraden als elastische, veerkrachtige spi-

ralen zien. De spiralen staan gespannen door de druk van de uitzettende, omringende vaatbundels (§ 61). De bekorte en beklemde spiraalvatbundels kunnen zich niet meer verlengen of verwijden, noch elkaar benaderen en door samentreffen en open verbindingen (Anastomosen) een netwerk vormen. Zodoende kunnen de buisvaten die in het algemeen de mazen van het netwerk tot stand brengen, zich niet meer ontwikkelen. Dat betekent dat alle factoren die de groei in de breedte van plantorganen veroorzaken, van stengel-, kroon- en kelkbladeren, machteloos zijn. Een lengtegroei is het gevolg, een uiterst simpel, dun draadje, de meeldraad (§ 62). De fijne dwarsvliesjes van de helmknop worden nog juist gevormd en daartussen eindigen de uiterst fijne spiraaltjes.

Nu ontwerpt Goethe, met behulp van een Platonische toonzetting, het meest charmante Aristotelische compensatie-model dat ik in de biologische literatuur aantrof.

We moeten ons er rekenschap van geven dat juist op dit punt de spiraalvaten (die zich elders onder andere omstandigheden plegen te verlengen en te verwijden, en elkaar herhaaldelijk te ontmoeten) in de meest denkbaar samengekrompen toestand zijn en dat desondanks tot de hoogste graad ontwikkelde materie, het stuifmeel, uit hen voortkomt. Door zijn uitzonderlijke vermogens vult het stuifmeel aan wat de spiraalvaten (die het voortbrengen) door het gemis van vrijheid om volkomen te ontwikkelen, onthouden werd. Het stuifmeel zoekt daarom de ♀ organen op die de meeldraden door dezelfde natuurimpuls tegemoet groeiden. Het stuifmeel hecht zich stevig aan de ♀ delen vast en brengt zijn invloeden (Einflüsse) op hen over. Welnu, verklaart Goethe, dan kan er nauwelijks bezwaar zijn om die vereniging van de twee geslachten een Anastomose in geestelijke zin te noemen, en hij meent – althans voor het tegenwoordige – de begrippen groei en voortplanting nader tot elkaar te hebben gebracht (§ 63).

Ons schijnt de fijne materie die zich in de helmknoppen ontwikkelt stof toe. Die stofkorreltjes zijn niets anders dan holle bolletjes, waarin een uiterst verfijnd sap opgeslagen is. Voor Goethe is dit een reden de opvatting te steunen van degenen die verzekeren dat dit sap door de stempels, waar de stuifmeelbolletjes aan kleven, naar binnen gezogen wordt en dat zodoende de bevruchting tot stand komt. Omdat sommige planten geen bevruchtend stof maar ten hoogste een beetje vocht afscheiden, lijkt hem deze mening des te meer aannemelijk (§ 64).

Ik heb deze passage uit de *Metamorphose* (§ 60–64) ruim besproken om Goethe's biologie te typeren. Platoon zou, als hij over Goethe's informatie beschikt zou hebben, een overeenkomstige visie ontwikkeld hebben. Diens geniale gissing over de 'zaaddiertjes' (p. 39) komt bij Goethe's zaadstof in botanische zetting terug. En Aristoteles legde uit hoe het tekort dat ontstaat als een orgaan zijn natuurlijke wasdom niet kan bereiken, elders in het lichaam door een toegift gecompenseerd wordt (bij voorbeeld de kameeltanden en het verharde gehemelte, p. 337). Goethe paste hetzelfde beginsel toe.

Van het zaad tot een volkomen ontwikkeld loofblad is een eerste expansie, van een loofblad tot een kelkblad is daaraanvolgend een contractie, van kelk- naar kroonblad is een expansie, van kroonblad naar geslachtsorganen is een contractie, en na deze contractie volgt nog een laatste expansie, dat is vruchtgroei en de pulserende levenscyclus van een plant eindigt met een laatste contractie: zaadvorming. In totaal zijn dat zes fasen (§ 73). Ik wijs erop dat in de loop van de biohistorie telkens het getal zes optreedt: de zes fermentatieprocessen van Van Helmont, Paracelsus' volgeling (p. 375), de zes ontwikkelingstrappen volgens Cesalpino, de zes fasen van Linnaeus' prolepsis-theorie. Goethe zal in 1817 bekend maken dat de zoogdierschedel samengesteld is uit zes gewijzigde wervels.

De hoofdstukken X–XVII van de *Metamorphose* geven mij geen aanleiding tot resume-

ren, maar ik signaleer toch een rake aanval in hoofdstuk XVI op Linnaeus' prolepsis-theorie. Goethe concludeert in § 115:

'Een plant vertakt zich, bloeit en draagt vrucht en steeds zijn het identieke organen die de opdracht van de natuur ten uitvoer leggen, met veelvoudige oogmerken en dikwijls in gewijzigde gedaanten. Hetzelfde orgaan dat zich aan de stengel als blad wijd gespreid aandient, krimpt als kelk samen, verbreedt zich weer als bloemblad, krimpt weer samen als geslachtsorganen, zet zich ten slotte weer uit en wordt vrucht.'

Merk op hoe Linnaeus een Aristotelisch beginsel toepaste (de *causa finalis*) en preformatie daarbij aansloot in zijn *prolepsis*-theorie (p. 829), en Goethe finalisme ontweek, zelfs overbodig maakte, en preformatie ontkende.

De relatie tussen kelk en kroon had Grew (V.24) een eeuw tevoren door anatomisch onderzoek kunnen bewijzen. Goethe verklaarde dat gewijzigde loofbladeren de vrucht vormen. Een peul is een enkelvoudig blad, dubbel gevouwen en met vergroeide randen. Een meerhokkige vrucht komt tot stand als rondom een middelpunt enige bladeren, het bovenvlak naar elkaar gericht, onderling met de randen vergroeien. Dat sloot aan bij Wolff, en Goethe legde nog eens de nadruk op meningen die Malpighi en Linnaeus daaromtrent verdedigd hadden; Grew en Wolff had hij niet gelezen.

Bloemen uit zijknoppen vertegenwoordigen elk een volkomen plant die in de moederplant bevestigd is zoals de moederplant in de bodem; Malpighi noemde het *implantatio*.

Een bloem is een loot en een loot een plant. Het was door Linnaeus' leerling Dahlberg in 1755 uitgelegd. Goethe kon nu de morfologie van de Composieten-bloeiwijze, het hoofdje interpreteren. De lengtegroei bleef in dat geval uit. De loten (= bloemen) staan daarom opeengepakt en (loof)bladeren vormen het omwindsel.

Kant (VII.15) kwam in hetzelfde jaar dat Metamorphose verscheen (1790) tot vergelijkbare conclusies. Elke loot en elk blad, meende Kant, is eigenlijk een op een waardplant geënte plant en dus gelijk aan een boom, aan een volkomen organisme. Eén plant is in waarheid een reeks individuele planten die met elkaar verbonden zijn en zich als parasieten voeden. Tijdens zijn levenscyclus is iedere plant slechts korte tijd één individu, namelijk als zaad. Terloops noteer ik dat Kants model de voorloper is van het model dat de celtheorie schiep van meercellige organismen: aggregaten van individuele cellen. De aggregaten zijn korte tijd binnen de levenscyclus één individu, te weten de geslachtscel.

Goethe's Metamorphosen-leer – gedaanteverwisselingen van zijdelingse organen die onderling wezenlijk dezelfde zijn en bladachtig – kreeg in de botanische literatuur voetje voor voetje aandacht. In Europa heerste Linnaeus' descriptieve plantkunde die naar stabiliteit, constantie en onveranderlijkheid streefde. Variabiliteit was geen ernstig te nemen verschijnsel. H.Fr. Link (IX.32) was een der eersten en weinigen die Goethe's bladtheorie accepteerden (*Philosophia Botanica Nova*; 1798). Omdat in de Metamorphosen-leer de segmentatie van de plantestengel – een keten van identieke leden, telkens een tussenknoopstuk en de daaraan verbonden knoop – even genoemd maar niet nader besproken werd, ontsnapte deze belangrijke theorie voorshands gewoonlijk aan de aandacht.

31. *Stuifmeel, aanleiding tot stoffige discussies*

F.J. Schelver (1718–1832) was een Naturphilosoph, die door Schellings licht op de levende natuur geworpen (XII.48) alle kritiek terzijde schoof. Hij was hoogleraar-directeur

van het groot-hertogelijk Botanische Instituut en de Botanische Tuin in Jena – opvolger van Batsch – en hij deelde Goethe omstreeks 1804 mee dat van geslachtelijkheid bij planten geen sprake kon zijn. Goethe vroeg Schelver ‘aufs dringendste’ zijn mond te houden, want zo’n uitspraak zou de Metamorphosen-leer kunnen schaden. Schelver zweeg zoals zijn chef wenste, maar toen hij naar Heidelberg verhuisd daar hoogleraar geworden was (1807), schreef hij een *Kritik der Lehre von den Geschlechtern der Pflanzen* (1812; deel 2 en 3, in 1814 en 1823).

Dieren, zei Schelver, planten zich voort na een actieve bevruchting. Planten echter zijn passief, dat wil zeggen dat zij alleen lijdelijk in staat zijn zich te vermeerderen. In plantenzaad vormt zich een kiem, dat is welbekend. Later ontstaat in de aarde de bevruchting; als zaad (en kiem) met water, lucht en warmte in aanraking komen. Een zaad met een ei vergelijken is ontoelaatbaar, want een ei heeft slechts warmte nodig om tot een nieuw dier te ontwikkelen. Een plantenzaad daarentegen moet nog van buiten af ‘leven’ toegevoerd krijgen. Koelreuter en Sprengel hadden het mis, maar niet voor niets gewerkt, dacht Schelver, want hij wilde toch niet ontkennen dat op bestuiving vruchtzetting kan volgen zij het dat dit toch als een gelukkig toeval moet worden aangemerkt. Echt nodig is bestuiving niet, al kan het de natuur wel eens van pas komen.

Goethe, niet weinig onder de indruk, poogde de bevruchttingsfase volgens de Metamorphosen-leer te redden en publiceerde in 1820 *Verstäubung, Verdunstung, Vertröpfung*, een vergissing van formaat. Hij schreef:

Naturwiss. Schrift. ed. Steiner 1: 160–161: ‘Schelver neemt de bezonnen voortgang van de Metamorphosen in kritische beschouwing. Deze voltrekt zich in dier voege dat een veredeling plaatsgrijpt. Al wat stoffelijk, minderwaardig en grof is blijft gaandeweg achter en het hogere, vergeestelijkte, en betere komt in toenemende vrijheid tot uiting. Waarom zou dan deze laatste verstuiwing [stuifmeelproductie] iets anders zijn dan het zich ontdoen van hinderlijke materie, zodat de overvloed van het allerwezenlijkste innerlijk door de aandrift van de levensimpuls zich kan openbaren als een nimmer eindigende voortplanting?’

Laat ons aan de Sagopalmen denken die, als de boom de bloeitijd nadert, in zijn hele stam een poeder blijkt te bevatten terwille waarvan hij geveld wordt, een poeder dat tot meel gekneet en tot een uitermate voedzaam gerecht toebereid wordt. Zodra de bloei voorbij is, is dit meel eveneens verdwenen.’

Meer voorbeelden schieten Goethe te binnen. Poederige roestzwammen op *Berberis*, en op graanbladeren, schimmel op rozeblad, brandsporen in korenaren, op maïs, sporen van paddestoelen, en het witte poeder dat uit vliegen ontsnapt als zij in de herfst gestorven zijn. Overal trof Goethe voortplantingspoeder aan en hij verklaart zich moreel verkwikt door deze nieuwe kijk op zaken. De actieve dierenbevruchting komt in het plantenrijk buiten spel te staan. Met bovendien prijzenswaardige maatschappelijke consequenties.

Naturwiss. Schr., ed. Steiner 1: 163: ‘Voor lessen voor jongelieden en vrouwen zal deze nieuwe stuifmeeltheorie bijzonder welkom en passend zijn, want wie doceerde werd tot dusverre in grote verlegenheid gebracht. Als die onschuldige zielen dan ook nog, om door eigen studie verder te komen, plantkundeboeken ter hand namen, dan konden zij hun gekwetste zedelijke gevoelens onmogelijk verbergen vanwege de ononderbroken trouwpartijen die men niet ontlopen kan, terwijl de monogamie, de grondslag voor ons fatsoen, wet en godsdienst geheel en al ontaardt in een stuurloze wellustigheid die voor een rein menselijk gemoed geheel en al onverdragelijk is.’

Linnaeus mocht dan al een weergaloze plantenkenner zijn, zijn opvattingen over wat toelaatbaar is, zijn onzedelijke 'botanische arabesken' verwierp Goethe.

Niet zonder spijt noteer ik dat Goethe de verrassend goede visie op de stuimeelfunctie – transport en overdracht van de korrelinhoud – in zijn *Metamorphosen* uiteen gezet, grif over boord zette en verder dat zijn buiteling de waardering voor de *Metamorphosen*-leer onder biologen schaafde. Medeverantwortelijk voor zijn misser waren A.W. Henschel (1790–1856, hoogleraar in Breslau) en Nees ab Esenbeck (IX.32) die Goethe in 1820 schreven dat Schelver het bij het rechte eind had.

Henschel, leerling en schoonzoon van Schelver, publiceerde in dat jaar *Von der Sexualität der Pflanze*, waarin hij Schelvers beweringen verder uitwerkte en experimenteel probeerde te steunen. De gegevens die Camerarius, Koelreuter en anderen aan het licht hadden gebracht lieten zich echter niet meer wegcijferen of door de *Naturphilosophie* poëtisch verbloemen.

32. Een nabeschuiving over Goethes morfologie; de 'Spiraltendenz'

De morfologie volgens inzichten uit de Oudheid (Platoon, Aristoteles) die de Middeleeuwen overnamen, goot Belon na de Renaissance nieuw leven in. Dieren en planten zijn, zo schreef hij, verbazend variabele voortbrengsels van de natuur, maar de Natuur verliest desondanks de eenheid van de bouw van het geheel nimmer uit het oog. Goethe zette deze traditie voort, met dien verstande dat hij volhardend streefde naar immateriële concepten (*Gestalt*) bij de interpretatie van vormen en levensuitingen.

Levende organismen tonen een 'tenacité', een vasthoudendheid van bouw en gedaante. Wijzigingen als gevolg van allerlei invloeden verhullen niet dat het gewijzigde organisme toch zijn ongewijzigde identiteit vasthoudt en naleeft. Wat is die identiteit? Wat maakt een hond een hond, een mens een mens? Elke groep levende wezens wordt herkenbaar door een karakteristiek stramien, een bestel van vormhoofdzaken voorzien van bijkomstigheden.

Eenzijds leidde de idealistische morfologie de biologische activiteiten van de 17e-, 18e- en 19e-eeuwse systematici (X) die op Platoons Ideeënleer en Aristoteles' categorale hiërarchie stoelden. Anderzijds werkte de leer van de abstracte, gegeven maar ongrijpbare concepten die de natuur zo overstelpend fraai en gevarieerd vertolkte, inspirerend op de 18e- en 19e-eeuwse schone kunsten en wijsbegeerte.

Deze tweezijdigheid bevorderde dat schrijvers en dichters zich evenzeer als biologen van elke pluimage voor de biologie in breed bestek interesseerden, tot een uitwisseling van gedachten die christen, heiden en agnost de vrijheid liet op voet van gelijkheid over de levende natuur bij elkaar te rade te gaan. De romantiek, met Goethe als een der leiders, bracht de idealistische morfologie tot volle ontplooiing en erkenning.

Von Martius, hoogleraar in de plantkunde te München (X.27) werkte ter gelegenheid van congressen in München en in Berlijn de 'loot'-theorie met betrekking op de bloembouw uit (1828). Nu we weten dat een bloem een verkorte tak is en de bloemdelen gewijzigde bladeren zijn, moet de conclusie volgen dat de rangschikking van de bloemdelen aan de bloemas beantwoordt aan de rangschikking van de bladeren lager langs de stengel. Goethe zag zijn *Metamorphosen*-theorie in het licht van een mathematische structuur en naar aanleiding van Von Martius' publikatie schreef hij, zes maanden voor zijn dood, Ueber die *Spiraltendenz*.

Een verticale en spiralende streving bewerkstelligen samen de metamorfose. De wijzigende kracht, de verticale en de spiralende kracht zijn alle drie, als kracht alleen, machteloos, in vereniging zijn zij de drie-eenheid die de plant bouwt.

De verticale streving (drift) doet de stengel omhoog en de wortel omlaag groeien. Tijdens de kieming begint zijn activiteit, die bij volle wasdom eindigt en die zich tevoren van *merithallus* naar *merithallus* beweegt (een *merithallus* is een stengelgeleding). De verticale kracht is σ , verstevigt, vormt hout en brengt de bloemas voort. De spiralende streving is het φ levens- en voortplantingsprincipe dat zich voornamelijk aan de oppervlakte manifesteert, door het vormen van knoppen en bladeren, van ranken en bloemdelen.

De twee krachten kunnen in evenwicht zijn. Dicotylen hebben een evenwichtige bouw, deels vegetatief en deels vruchtvormend (bloem). Bij Monocotylen overheerst de verticale streving; bij slingerplanten en klimplanten overheerst de spiralende streving. Steeds zal in de bloembouw spiralende streving de overhand hebben.

Vallisneria spiralis is met zijn spiralende φ bloemsteel en de verticale beweging van de σ bloemen een voortreffelijk voorbeeld.

Het was het laatste opstel dat Goethe schreef. Ik zou deze zwanezang niet genoemd hebben als ik niet geloofd had dat de beschouwing, hoe dan ook, van veel historisch belang is. Een biohistorische studie over zijn model: cirkelende bewegingen rondom een centrum of een rechte lijn zou zeer de moeite waard kunnen zijn. Een studie bij voorbeeld bij Platoon beginnend en met Teilhard eindigend. Harveys biologie kan als een der schoonste voorbeelden gelden en Grews als een der merkwaardigste. De laatste meende dat rechtswindende slingerplanten de zon op zijn dagelijkse tocht volgden en linkswindende zouden de maan als leidsvrouw kiezen. Hij onderscheidde daarom zon- en maanplanten; welke verbindingen tussen Platoon en alchemie vormden Grews opvattingen?

Dikwijls werd Goethe aangewezen als een voorloper van Lamarck, omdat in zijn geschriften passages zouden voorkomen die een transformisme, afstamming met veranderingen schijnen te suggereren. Een voorbeeld. Het oog, verklaarde Goethe, is een antwoord van het levende organisme op licht. Licht roept het oog op. Als licht op dierlijke lichaamsdelen valt die geen vastgelegde functie bezitten, verwekt het een orgaan dat licht verwelkomt, lichtgevoelig is. Daarna kan het innerlijke licht het van buiten komende licht ontmoeten. Mensen ervaren het goddelijke met verrukking en verwelkomen het goddelijke. Dan moet in ons mensen een goddelijk beginsel, ontvankelijk voor het goddelijke, aanwezig zijn. Zo is het gesteld met het goddelijke licht waar die valsspeler Newton zo mee knoeide.

Met de Lamarckistische stelling dat de behoefte het orgaan doet ontstaan, heeft deze verzuchting van Goethe echter niets te maken. Zowel de wijziging als het ontstaan van organen is voor Goethe een veelvormige actualisering van een concept, en fylogenese heeft hiermee niets uit te staan.

Anderen merkten op dat Goethe niets nieuws van enig biologisch belang ontdekt heeft, niets aan het licht bracht dat niet door vroegere auteurs al vermeld werd. Die kritiek is ten dele gerechtvaardigd, maar voor een goed begrip dient bedacht te worden dat Goethe de biologische vakliteratuur slecht kende. Hij 'ontdekte' naar eigen zeggen en op eigen kracht veel dat hij bij voorgangers had kunnen lezen. Zijn prestatie is vergelijkbaar – naar verhouding – met die van Darwin, die wèl grondig belezen was, maar evenmin in zijn theorieën gedachten verwerkte die niet eerder door anderen geuit waren. Goethe (en Darwin) gaven aan het feitenmateriaal een nieuwe betekenis, een nieuwe dimensie.

Onnodig te erkennen dat Goethe's zienswijzen door de overgrote meerderheid van de

20e-eeuwse biologen curiositeiten uit het verleden geworden zijn. Vast staat dat hij een rol van betekenis speelde in de ontwikkelingsgeschiedenis van de biologie, in weerwil van veronachtzaming (de segmentatietheorie) en incidenteel onvoldoende begrip van zijn dichterlijk – dat is onwetenschappelijk – geformuleerde theorieën. Goethe's bladmetamorfose-leer bij voorbeeld wordt gemakshalve gewoonlijk veel te zeer gelijkgesteld met die van Linnaeus en van Wolff (zoals Arber (1950) uiteengezet heeft).

Goethe's bladmetamorfose-leer herkent in de diversiteit van de plantorganen éénheid, een monisme dat het bladachtige mag heten en dit concept manifesteert zich op talloze verschillende manieren. Het is een visie die harmonieert met Leibniz' monadenleer en die herleidbaar is tot Platoons kosmologie, een tijdloos begrip, tot een besef van een veranderlijke werkelijkheid die ter verklaring geen transformatie of afstammingsleer van node heeft. Zoals Wolff kelkbladen rechtstreeks van loofbladeren afleidt, zo ziet Goethe de kransstandige zaadlobben van *Pinus pinea* en de kelkbladen-krans als een morfologisch gelijkwaardige rangschikking. De wel eens voorgestelde koppeling van Goethe's biologie aan Hegels filosofie, these en antithese in verbinding schijnt mij een misvatting. Loofblad (these) en kelkblad (antithese) zijn als synthese 'blad', meende Hegel. Hegel en Goethe waren tijdgenoten en de uiterlijke overeenstemming van hun denkbeelden verdient om die reden aandacht. Het is een schijn gelijkheid, een convergente expressie van twee denkwerelden.

De kleur- en lichtstudies van Goethe – hij experimenteerde – rekent men tot zijn beste natuurwetenschappelijke prestaties. Op de biologie heeft zijn *Farbenlehre* (1810) geen noemenswaardige invloed gehad. Hetzelfde geldt voor zijn geologische, meteorologische en chemische overpeinzingen.

Goethe ontwierp de term *Morphologie* in 1817. Het woord staat voor een autonome wetenschap die tevens hulpwetenschap voor de fysiologie is. Voor een beter begrip voegde Goethe hier nog aan toe dat de natuurlijke historie en de anatomie aan de morfologie het feitenmateriaal verschaffen. Het is, zo zei hij, een puur beschrijvende wetenschap, geen verklarende. Die uitlating is een richtlijn om Goethe's biologische geschriften te doorgronden: Goethe dacht dat als hij iets beschreef hij het verklaarde of, anders gezegd, feiten met woorden aanschouwelijk gemaakt, doen begrijpen. *Morphologie* wilde Goethe dus als inventarisatie beschouwen, een geordende opsomming, gegevens ten gebruike voor abstracte overdenking.

Het oordeel dat Nordenskiöld over Goethe's *Metamorphosen*-leer velde: 'romantische wijsgerigheid van begin tot eind met nog geen schijntje van moderne natuurwetenschap' is hard, te hard. Om tot zijn oordeel te komen hanteert Nordenskiöld zelf een vorm van romantische wijsgerigheid door 'moderne natuurwetenschap' als een absolute waarderemeter op te leggen aan een historische ontwikkeling. Zijn 'modern' was modern in 1920 en werd binnen weinig jaren ouderwets. Moderne natuurwetenschap is een strakke, aan de graad van Westerse ontwikkeling gebonden manier van denken, en dit betekent dat hoe 'modern' men ook wil definiëren, een tijdloze leer, zoals Goethe's theorie, aan die maatstaf ontsnapt.

God in de Natuur en de Natuur in God zag Goethe als 'Natuurschauer', als ervaarbare werkelijkheid, een overkoepelend concept, actueel en zichtbaar, zowel immaterieel als feitelijk.

In zijn publikaties onthield Goethe zich van het afbeelden van de Urpflanze hoewel hij goed planten kon tekenen. Zijn denken vereiste geen gerealiseerde keuze tussen werkelijk bestaand of slechts als concept bestaand, en een afbeelding was daarom overbodig.

Toch kan een kleine nieuwsgierigheid hem bewogen hebben kort voor zijn dood de Franse botanicus P.J.F. Turpin (1775, Vire (Normandië) – 1840, Parijs) voor te stellen de *Metamorphose der Pflanzen* te illustreren, misschien voor Goethe een herinnering aan de tuin van Palermo.

Turpin was een befaamde botanische tekenaar. Als sergeant had hij van 1796 tot 1802 over Haïti gezworven, daar planten verzameld, en van een plantkundige aldaar, A. Poiteau, botanie en tekenen geleerd.

Turpin deed floristisch onderzoek, bestudeerde zoetwateralgen en tekende in de zorgvuldige stijl en met de kwaliteit die in de late 18e en 19e eeuw gebruikelijk waren. In 1804 schetste Turpin een Urpflanze, maar hij nam die taak eerst in alle ernst ter hand toen Goethe opperde de *Metamorphose* te illustreren. Turpin had de mening verdedigd dat zowel het woord als de afbeelding een indruk konden geven van het uiterlijk van levende organismen, maar dat, op de keper beschouwd, een tekenaar wel eens beter in staat zou kunnen zijn het wezenlijke van een plant tot expressie te brengen dan een beschrijver.

Als tekening van een halve meter hoog verscheen in 1837 Turpins ‘végétal type, idéal, appendiculé’ – na tevoren aan de Académie des Sciences in Parijs getoond te zijn – in een Franse uitgave van Goethe’s biologische studies door Martius. Het is een mooi getekende, bizarre warwinkel van alle denkbare plantorganen gedrapeerd aan een plantestengel. Goethe is de confrontatie met Turpins carnaval bespaard gebleven.

De inhoud van Goethe’s biologische betogen mag dan 20e-eeuwers afschrikken en zijn onbesuisde romantiek volstrekt onaanvaardbaar als methode geworden zijn, toch blijft het jeugdige enthousiasme dat al zijn opstellen kenmerkt, inspirerend. Ik gaf Goethe in mijn relaas veel ruimte omdat zijn biologie de ontwikkelingen in de laat-18e en vroeg-19e eeuw in het Duitse taalgebied diepgaand beïnvloedde. Hier volgt nog ter afsluiting een notitie die Goethe’s denkwereld en hem als bioloog, typeert.

F.J. Soret, gouverneur van de erfprins van Weimar – die ook een vertaling van *Metamorphose* in het Frans maakte – ontmoette Goethe op 2 augustus 1830. In Parijs was de juli-revolutie uitgebroken. In de Franse Académie veroorzaakte terzelfdertijd het debat tussen Cuvier en Geoffroy (inductie contra deductie) grote opwinding. Het nieuws van de juli-revolutie bereikte Weimar begin augustus.

‘Wat denkt u van de situatie in Parijs?’, vroeg Goethe aan Soret en zei: ‘De vulkaan is tot uitbarsting gekomen, iedereen staat in vuur en vlam, en van nu af aan worden de brandende kwesties niet meer achter gesloten deuren afgehandeld.’

‘Een afschuwelijke toestand’, zei Soret. ‘maar onder de omstandigheden die u bekend zijn, en met zulke ministers, ligt het voor de hand dat het moest uitdraaien op het weggagen van de koninklijke familie.’

‘Maar mijn beste heer’, antwoordde Goethe, ‘ik heb het toch niet over die mensen, ik ben in heel andere dingen geïnteresseerd. Ik spreek van de strijd tussen Cuvier en Geoffroy die voor de wetenschap zo uitermate belangrijk is en die nu in de Académie in het openbaar wordt uitgevochten. Deze aangelegenheid is van het hoogste belang en u kunt zich indenken wat ik voelde toen het verslag van de zitting op de 19e juli mij bereikte... Voortaan zal ook in Frankrijk de geest over de stof heersen...’

Goethe’s voorkeur bleek de juiste. Karel X werd verdreven en Lodewijk Filips volgde hem op. Samen met hun ambities en bedrijf zijn zij beiden vergeten en vergaan, maar de vraagstukken die hart en geest van Cuvier, Geoffroy en Goethe vervulden zijn onderwerpen van overdenking en wetenschap gebleven.

Kort voor Goethe's dood verscheen zijn haarscherpe analyse van het Parijse debat (1830–1832) (p. 848).

Omstreeks 1780 was de afstammingsgedachte al zo algemeen in discussie dat pro en contra positie gekozen werd. Goethe was tegen evenals, in Frankrijk, zijn geestverwant Geoffroy Saint-Hilaire.

Geoffroy moest zich tegen Cuvier in het openbaar verdedigen. Goethe schoot hem te hulp (in 1830). Geoffroys meningen stemden zozeer met die van Goethe overeen dat deze verklaarde dat Geoffroys strijd de zijne was. De beroemde episode in de biologiegeschiedenis komt nader aan de orde en hier kan ik al dadelijk naar Schierbeeks duidelijke overzicht (1944: 99–111) verwijzen.

33. *Romantische morfologie in Frankrijk: Etienne Geoffroy Saint-Hilaire en zijn leerlingen*

Geoffroy werd in 1793 op twintigjarige leeftijd hoogleraar voor de zoölogie (viervoeters, walvissen, vogels, reptielen en vissen) in het Muséum national d'Histoire naturelle, dat zojuist door zijn vaderlijke vriend Lamarck herdoopt was (p. 1279). Lacépède, zijn voorganger, had wijselijk een goed heenkomen gezocht. Men had Geoffroys gedurfd ingrijpen, waardoor zijn leermeester Haüy een jaar tevoren aan de guillotine was ontsnapt, vergeven. Welbeschouwd was Geoffroy een vurige en menslievende, niet ernstig deïstisch besmette revolutionair.

Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772, Etampes (Parijs) – 1844, Parijs), de jongste van veertien kinderen in het gezin van een procureur bij de rechtbank, had zich in zijn studiejaar bezigheid houden met theologie, rechten en medicijnen, met scheikunde, met anatomie (bij Daubenton) en met kristallografie. De abbé R.J. Haüy, grondlegger van de kristallenleer, bracht hem de beginselen bij.

Geoffroy sloeg onverwijld de hand aan de ploeg en moderniseerde de antieke Parijse dierenverzameling, de ménagerie, zodat een dierentuin ontstond die gelegenheid bood tot het bestuderen van uitheemse dieren. Hij haalde Cuvier naar Parijs en wist zijn benoeming tot hoogleraar aan het Collège de France te bewerkstelligen (1795). Ze werden goede vrienden, werkten samen en binnen een jaar bewezen zij gezamenlijk dat de spookdiertjes (halfapen of Tarsiidae) de plaats in de *scala naturae* toekwam tussen de apen en de vleermuizen.

Napoleon veroverde Egypte en Geoffroy vergezelde hem als zoöloog, want Cuvier had de hem aangeboden kans ontweken. Geoffroy bracht indrukwekkende collecties bijeen (1798–1801) en kon tijdens oorlogshandelingen Engelse pogingen deze afhandig te maken, pareren. Van 1802–1806 hield hij zich druk bezig met beschrijvingen van het materiaal en identificaties. Het bleek dat de gemummificeerde dieren uit de Egyptische graven, drieduizend jaar oud, in geen enkel opzicht van de huidige verschilden. En hier, meen ik, tekende zich het begin van de komende controversie af. Terwijl Cuvier constateerde dat drieduizend jaar lang geen afstamming-met-verandering had plaatsgevonden, hetgeen een bewijs mocht heten dat soorten onveranderlijk zijn, oordeelde Geoffroy dat dit nu juist de uiterst langzame transformatie bewijst, die Lamarck ondersteld had. Cuvier antwoordde dat nul nul is, en niet een heel klein beetje, en dat drieduizend maal nul nog altijd nul blijft.

Op last van Napoleon bereisde Geoffroy, jaren later, Spanje en Portugal en maakte

zich daar meester van collecties voor de Parijse musea. In 1809 werd hij de eerste hoogleeraar voor de zoölogie in de universiteit van Parijs. Hij vertegenwoordigde de Naturphilosophie in Frankrijk. Zijn belangrijkste werken zijn *Philosophie Anatomique* (2 delen; 1818–1822), *Principes de Philosophie Zoologique* (1830) en *Etudes Progressives* (1835). De lijst van zijn publikaties bevat veel meer dan 200 titels.

De volgende tekst is de basis voor Geoffroys biologie.

Phil. Anat. II, Introd.: 23 (1822): 'De materiebestanddelen van een organisme ordenen zich in samenhang om de organen te bouwen, evenals huizen zich rangschikken in gelederen om een stad te vormen. Zo'n stad wordt in een aantal wijken verdeeld: Parijs is een voorbeeld. Tevens rangschikken de orgaanbouwelementen zich niet willekeurig, maar volgens de vereisten die een of andere lichaamssituatie voorschrijft. Die wetmatigheid, die de aan elkaar grenzende elementen dwingt zich te voegen naar wederkerige behoeften, wil ik omschrijven als verwantschapskeus van de orgaanelementen (*affinité élective des éléments organiques*).'

Het citaat is karakteristiek: Geoffroy was een slechte stilist. Hij schreef rommelig en herhaalde zichzelf vaak. Als spreker maakte hij indruk, door zijn charisma als warm toegewijde bioloog.

De 'affinité' leidt, vervolgde Geoffroy, tot de 'théorie des analogues', een theorie die hij in beginsel bij Aristoteles had aangetroffen: Elk levend organisme beschikt over een typerend totaal van lichaamsmaterie en dit is gebonden aan een evenwichtig samenstel van organen. Geoffroy formuleerde in 1820: *la loi du balancement des organes*. Het toeval wil dat Goethe vrijwel tegelijkertijd dezelfde wet publiceerde. Het extra van overontwikkelde organen moet onthouden worden aan andere organen en deze zullen zich minder ontwikkelen (organes rudimentaires) of zelfs geheel en al niet tot ontwikkeling komen.

Uitgaande van deze overwegingen en betrokken op soorten en genera, bewees Geoffroy door de vergelijkende morfologie de 'théorie des analogues'. Alle organen van alle dieren – uit identieke organische elementen opgebouwd – zijn vergelijkbaar. In hoogste abstractie is er slechts één dier. De organen van dat 'oerdier' zijn de organen van alle dieren in beginsel. Zij zijn analoog. Deze 'verborgen analogie' heet na 1847 (Owen) 'homologie'.

Organen en organismen – het totaal der organen – zijn kwalitatief alle gelijk en zij verschillen kwantitatief (model volgens Leibniz' monadenleer). Daarom mag het buikpantser van een schildpad gelijkgesteld worden met het borstbeen van een zoogdier of vogel. Een zoogdierborstbeen zal, als een onbelemmerde ontwikkeling plaatsheeft, uit 9 beenvormingscentra samengesteld worden, want een schildpadbuikpantser bestaat uit 9 stukken. Elk schedelbeen van de zoogdieren is vertegenwoordigd in het kopskelet van de beenvissen. De tegenhangers van de drie gehoorbeentjes van de mens vindt men in het kieuwdeksel van de beenvissen (*operculum*), waar die botjes meer en beter ontwikkeld zijn. De kieuwbogen van de kraakbeenvissen (haaien) verschijnen bij de mens als de kraakbeenbestanddelen van het strottehoofd.

Met het 'principe des connexions' wees Geoffroy alle organen in het hele dierenrijk een vaste plaats in het organisme toe. Het moet, dringt hij aan, de grondslag zijn voor vergelijkend anatomische studies. Wel kunnen organen, volgens Geoffroy, zich wijzigen, weinig of niet tot ontwikkeling komen. Nimmer wordt een ontbrekend orgaan door een nieuw vervangen: *il n'y a pas d'organe nouveau*. Wat nieuw, buitengewoon lijkt, moet men herleiden tot zijn gewone equivalent.

Wie de diermorfologie volgens deze natuurfilosofische romantiek interpreteert en de stoutmoedigheid van Geoffroy bezit, zal met hem verklaren dat elke insektenorde met

een orde der gewervelde dieren vergelijkbaar is, anatomisch zowel als morfologisch.

Wervels zijn volgens de lichaamslengte opgesteld, van insecten aan de oppervlakte en van gewervelde dieren inwendig. Insektewervels zijn sterk verwijd. Ieder dier verblijft hetzij binnen hetzij rondom zijn wervelkolom. De voorste schedelbeenderen van de gewervelde dieren zijn dezelfde als de kopdelen van de insecten. De vissezwemblaas vinden we terug als insektenvleugels en zo, Cuviers voorbeeld kreupel nabootsend, kwam Geoffroy tot de volgende rangschikking van het dierenrijk.

- Gewervelde dieren: 2 groepen. Hogere (hauts vertébrés) en de huidwerveligen (dermo-vertébrés; insecten).

- Wervelloze dieren: 2 groepen. Weekdieren en Straaldieren (radiaal symmetrisch).

Het overschot aan materie, dat het gevolg moet zijn van het niet-ontwikkelen van wervels bij de wervellozen vinden we terug in de vorm van schelpen bij veel soorten. Ik weet niet hoe Geoffroy wilde dat het kwallenlichaam begrepen moest worden, want hier ontbreekt de schelp. Hoe dan ook, hij hield vast aan de grondregel dat de samenstellende organische grondelementen van weekdieren, insecten en gewervelden dezelfde zijn. Eencelligen liet Geoffroy buiten beschouwing; anderen (Ehrenberg) hebben later getracht de celinhoud van infusoriën volgens het 'principe des connexions' te interpreteren.

Orgaanfuncties zijn bijkomstigheden en zijn niet rechtstreeks uit de orgaanbouw afleidbaar, verklaarde Geoffroy. Aldus.

'Laten we datgene wat wij ter beschikking hebben beschrijven en niet over functies spreken vóór zij waargenomen of vóór zij ontdekt zijn en vóór we weten welke organen ze bewerkstelligen. De Schepper maakte elk levend wezen onderworpen aan tevoren vastgestelde voorwaarden [Leibniz] en ieder organisme kan zoveel verrichten als van het begin af mogelijk gemaakt werd. De organen worden gebruikt in overeenstemming met hun vermogen.'

Een toenemende verwijdering tussen Geoffroy en Cuvier als gevolg van wetenschappelijke overtuigingen verkeerde van lieverlede in vijandschap. Cuvier werkte dag en nacht, te gehaast, en hij vergiste zich nu en dan. In zijn *Recherches sur les Ossemens Fossiles* (2e druk; 1824) vermeldde Cuvier de vondst van een fossiele krokodil in de Jura-formatie nabij Caen. Geoffroy beschikte door jaren van nauwkeurig onderzoek over een grondige kennis van skeletten die zeker niet ver bij die van Cuvier achterbleef, en hij toonde een jaar later (1825) aan dat Cuviers fossiele krokodil een ander reptiel vertegenwoordigde dat hij *Teleosaurus* wilde noemen, een reptiel dat met zijn skelet duidelijk zoogdieren benaderde.

De kritiek van Geoffroy ontstemde Cuvier bovendien niet weinig, omdat hij uitzonderlijk ijdel was en vooral omdat Geoffroy terecht op belangrijke skeletkenmerken wees die Cuvier over het hoofd gezien had. Deze onachtzaamheid kwam misschien voort uit Cuviers ontkenning van het transformisme en speelde zeker Geoffroy een argument in handen ter ondersteuning van Lamarcks leer, waarvoor Cuvier grote minachting had.

De Teleosaurier-studie, gedragen door Geoffroys levendige overtuiging dat afstamming met veranderingen in de natuur plaatsheeft, maakte hem tot een pionier op het terrein van de evolutionaire palaeontologie. Met grote ijver bestudeerde Geoffroy daarna fossielen die afkomstig waren uit het Massif Central en uit de streek van Vichy (1833). Zijn conclusies over uitgestorven zoogdieren en intermediaire vormen met de huidige fauna kon A. Gaudry bevestigen met behulp van fossielen uit Griekenland begin 1859, zeven maanden voor Darwins Origin verscheen. Gaudry was ook de ontdekker van een fossiele mensaap (*Dryopithecus*) in 1878. Hij was een van de weinige palaeontologen in Frankrijk

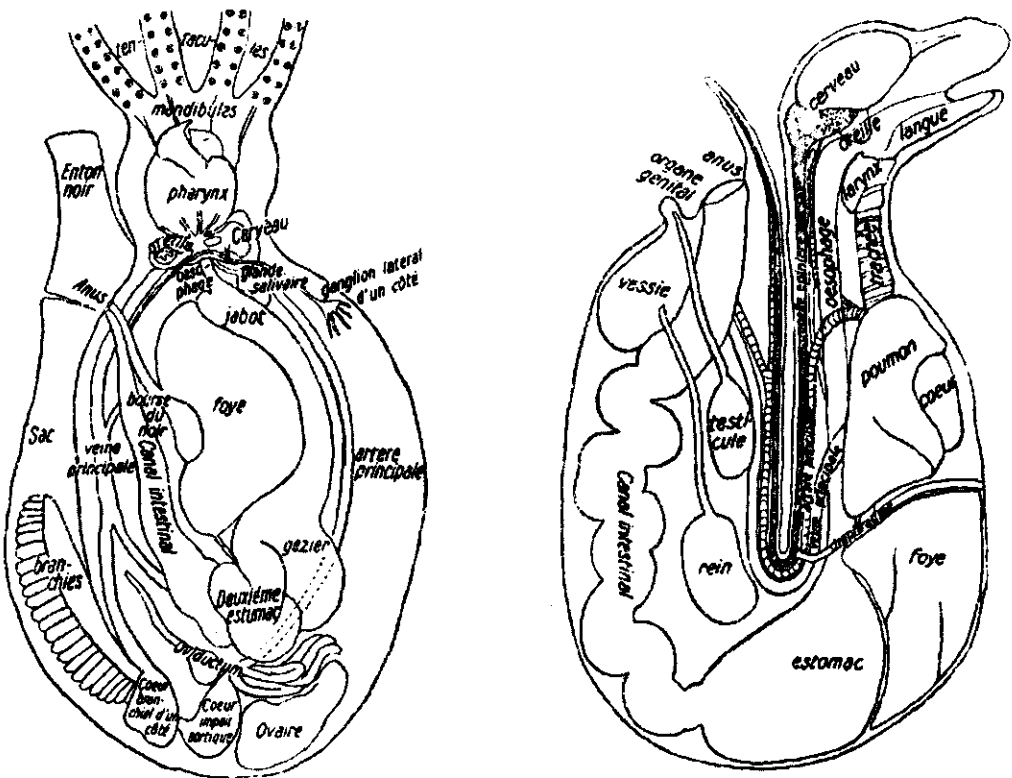


Fig. 72. Schematische tekening van (links) een inktvis en (rechts) een dubbel gevouwen eend, ter vergelijking van de inwendige bouw, door G. Cuvier (uit Jahn c.s., 1982: 304). Cuvier maakte twee tekeningen ter vergelijking van het inwendige van een gewerveld dier (eend) en een weekdier (Koppotige).

Geoffroy St. Hilaire ontwierp de 'analogie-theorie', geïnspireerd door de Naturphilosophie. De lichaamsbouw van alle dieren laat zich herleiden tot één universeel bouwplan (unité de plan). Hetzelfde orgaan bevindt zich bij alle dieren op dezelfde plaats in relatie tot het hele lichaam. Bij voorbeeld bij gewervelde dieren komen de kraakbeentjes in het strottehoofd van de mens overeen met de kraakbenige kieuwbogen van de vissen. Dergelijke analogieën (hetzij dadelijk zichtbaar, hetzij verborgen; wij spreken thans van homologiën) kunnen ook bij fossielen worden aangewezen en na veranderingen van generatie op generatie blijven die 'analogiën' toch herkenbaar in thans levende dieren. Zo komt de verwantschap met levende of uitgestorven groepen aan het licht (transformisme).

Zelfs kon St. Hilaire in de embryonale ontwikkeling het historische verloop van de organische veranderingen herkennen. Zij zijn, betoogde hij, de directe uitwerking van wijzigende milieufactoren (Geoffroyïsme) en niet de gevolgen van een inwendige drift in samenspel met milieu-invloeden (Lamarckïsme).

De Naturphilosophie maakte dat St. Hilaire na fraaie ontdekkingen ontspoorde. Twee leerlingen (p. 848) presenteerden de Académie met een verhandeling over de 'analoge' bouw van gewervelde en ongewervelde dieren. Dat was volop in strijd met Cuviers fundamentele ordening van het dierenrijk ('embranchements', discontinuïteit) en deze zette zich tot de aanval. Geoffroy St. Hilaire kwam op voor zijn leerlingen; de pennestrijd duurde twee jaar. Met zijn schema kon Cuvier overtuigend verduidelijken dat allerlei organen bij gewervelden voorkomen en bij ongewervelden ontbreken, en omgekeerd, en dat van herleiding tot één bouwplan geen sprake kon zijn. Een eend, dubbel gevouwen om een inktvis-structuur na te bootsen is een onding, maar blijft een vogel.

die zich aan de zijde van Darwin schaarden.

Keren wij terug naar 1830, het jaar waarin de botsing tussen Cuvier en Geoffroy tot uitbarsting kwam. Twee leerlingen van de laatste, P.S. Meyranx en Laurencet, boden de Académie een artikel aan. Cuvier probeerde de publikatie te verhinderen hetgeen Geoffroy hem ter vergadering openlijk verweet. Cuvier antwoordde uitvoerig – de discussie had van 22 februari tot 5 april plaats – en beschuldigde onder meer Geoffroy en zijn studenten van pantheïsme. In die dagen was het een ernstige beschuldiging, maar de historie was Geoffroy welgezind. Karel X vluchtte in juli 1830 waardoor minister Polignac, een vrijwel almachtige kerkdespoot, eveneens ten val kwam. Pantheïsme werd ongevaarlijk.

Het artikel schreef, vanwege het ‘principe des connexions’ de Koppotigen (inktvisen) en de gewervelde dieren dezelfde lichaamsopbouw toe. Als een gewerveld dier rugwaarts teruggevouwen wordt, zo ver dat bekken en kop elkaar raken, dan staan de ledematen aan het kopeinde bijeen. Het dier loopt zoals een achterover gekromde acrobaat op de voorste en achterste ledematen. Deze situatie laat het lichaam van de Koppotigen zien, en zo begrepen is het de reden om hen als schakel tussen gewervelde dieren en weekdieren op te vatten. Eenheid van bouwplan voor alle dierlijke lichamen (monisme).

Tegen deze redenering zette Cuvier zich schrap. Voor elke grote afdeling van het dierenrijk (embranchement) geldt een afzonderlijk bouwplan, een tot die groep beperkt eigen bouwschema. Het ‘principe des connexions’ misleidt: zouden een vijfvingerige hand bij weekdieren, gehoorbeentjes bij een regenworm te vinden zijn?

In de Académie voerden de kemphanen materiaal aan om hun gelijk te bewijzen. Cuvier tekende schematische doorsneden van een koppotige en van een achterovergevouwen eend en gaf commentaar. Geoffroy werkte de relaties uit tussen Teleosauriërs en recente krokodillen en in 1831(!) wees hij op de fossiele reptielen als voorouders van de huidige vogels.

Radl (I, 1913: 337) analyseerde het debat dat de morfologie van de dertiger jaren kenmerkte. Kwalitatieve verschillen tussen de lichaamsbouw van de vier embranchements en vervolgens vergelijkende studies binnen de groepen, was Cuviers methode. Kwalitatieve overeenstemming bepleitte Geoffroy. Beiden hadden ongelijk, besloot Radl, want de morfologisch-anatomische samenhang van organismen, individueel en onderling, is een gegeven en moet dan ook het uitgangspunt zijn. Zo'n samenhang laat zich niet in omgekeerde richting, door optelling van afzonderlijke orgaanstudies, verklaren.

In zijn analyse van 1832 trachtte Goethe – die op 28 oktober 1830 door de Académie om advies was gevraagd – Geoffroys en Cuviers opvattingen te verzoenen. Vorm zowel als functie beslissen samen over het uiterlijk en de aard van de organen, in wisselwerking, en geen van beide is onafhankelijk of beheerst de ander. Een ‘genetische’ methode moet de vergelijkende studie van organen leiden, antwoordde Goethe.

Het conflict tussen Geoffroy en Cuvier, vervolgde Goethe, is geen botsing tussen twee geleerden, maar de aloude scheiding van de geesten. Cuvier inductief; met behulp van talrijke feiten probeert hij een algemeen bouwplan (unité de type) samen te stellen. Geoffroy heeft een verbeeld concept in gedachten en gelooft dat dit de grondslag moet zijn waarop een verklaring van de gevonden feiten rust. Cuvier oogst veel meer en veel vlotter bijval, want hij draagt de harde feiten aan, die iedereen zien kan en hij ordent deze zodat begrijpelijke conclusies volgen. Geoffroys inzichten zijn deductief, afgeleid uit een visie op samenhang, uit een synthese, en zoekend komt hij dikwijls tot andere meningen, anders zelfs dan van diegenen die hem steunen.

Aan Goethe's oordeel valt niets te verbeteren; het was het laatste dat hij schreef (maart 1832).

Geoffroy gaf de experimentele embryologie uitvoerige aandacht en werd een voorman op dit nieuwe veld van onderzoek in 1820. Hij begon een vijfjarig experiment met kip-eieren in broedmachines, die hij aan bijzondere invloeden tijdens de incubatie blootstelde. Aanleiding waren verschillen van mening met Lamarck. Zijn proefondervindelijk onderzoek bewees Geoffroy dat beïnvloeding van een organisme, waardoor gewijzigde nakomelingen volgen, tijdens de embryonale groei plaatsheeft en niet tijdens de vol-groeide levensfase. Ook zijn uitsluitend externe factoren oorzaken van (erfelijke) wijzigingen, onderstelde Geoffroy (Geoffroyisme). Deze laatste variant van het Lamarckisme werd een axioma van het Darwinisme.

Het embryologisch onderzoek bracht een leerling van Geoffroy, Serres, op de gedachte dat een groeiend embryo voorouderlijke vormen herhaalt (p. 789, 795). Overigens, recapitulatie volgt logisch uit de 'théorie des analogues' en het 'principe des connexions'. In 1828 verklaarde Girou de Buzareingnes dat de 'evolutie' van een embryo de weg volgt van de 'evolutie' in het dierenrijk en hij gaf daarmee de term evolutie een nieuwe inhoud, die Geoffroy in 1831 overnam. Evolutie verscheen toen weldra omschreven in de huidige betekenis in de Franse handboeken en zou (veel) later in de eeuw door Spencer en door Darwin met dezelfde inhoud worden gebruikt.

Na Cuviers dood (1832) slaagde Geoffroy er niet in zijn invloed in de Académie te vergroten. Zijn geschriften voerden steeds verder buiten het bereik van de natuurwetenschappen en na 1834 publiceerde de Académie nog slechts de titels van zijn aangeboden beschouwingen.

Geoffroys omvangrijke en baanbrekende werk over misvormingen komt elders ter sprake. Nog enige aantekeningen over de directe gevolgen van zijn theorieën.

De hoogleraar voor de entomologie aan het Muséum (sinds 1798), P.A. Latreille (1762-1833), hield zich met vergelijkende anatomie bezig naast veel bijdragen aan de systematiek van de ongewervelde dieren. Hij zocht naar overgangsvormen tussen gewervelde en ongewervelde dieren en besloot dat de kortstaartige kreeftachtigen vissen zijn, vissen met een kieuwdeksel dat in het borststukpantser van de kreeften veranderde (beide organen overdekken kieuwen) en het visseachterlijf werd gesegmenteerd zoals kreeften toekomt.

J.V. Audoin vergeleek het skelet van Schaaldieren en van Insekten en vond allerlei overeenstemming dank zij de 'théorie des analogues'. Een insektekop heeft 3 segmenten (pro-, meso-, en metathorax) die bij de Geleedpotigen in het algemeen terug te vinden zijn. De ligging, vorm en aantal van insekteskeletdelen poogde hij te correleren met skeleteigenschappen van gewervelde dieren. Veel bijval ondervonden zijn pogingen niet, evenmin als zijn taxonomisch werk over Weekdieren.

A. Moquin-Tandon paste de aggregatie-leer toe, die ook in de 19e-eeuwse plantkunde en cytologie steeds meer aandacht kreeg, een ontwikkeling die zich in onze dagen nog voortzet. Het is het model dat veelcellige organismen opvat als de geordende opeenhoping van wezenlijk identieke eenheden die zelf een hoge mate van autonomie bezitten; Leibniz' monadenleer heeft zeker aan deze opvatting bijgedragen. Uitgangspunt voor Moquin-Tandon was de gesegmenteerde lichaamsstructuur van de Ringwormen (Hirudineae). Alle lichaamssegmenten zijn gelijkwaardige fysiologisch-morfologische eenheden, eigenlijk organismen. Zij mogen 'zoöniten' heten (1827). Moquin-Tandon herkende zoöniten in de lichaamsbouw van de Geleedpotigen en vergelijkbare situaties in knoppen en stengels en ook bij poliepen. Deze gedachten inspireerden A. Dugès (1797-1838) om zoöniten als

bouwelementen voor het vrijwel alle levende wezens voor te stellen. De eenvoudigste organismen zijn 'monadaires'. Deze zijn solitair of ze zijn groepsgewijs bijeen als zoöniten. Straaldieren zijn uit vier of vijf zoöniten kranwijs samengesteld. Ringwormen en Geleedpotigen zijn rijen zoöniten die bij de hoogst ontwikkelde groepen beginnen te fuseren (bij voorbeeld de insektethorax). Dugès' ontdekking, dat het spinnelichaam min of meer volkomen in segmenten verdeeld is, was een vondst die bijdroeg tot een nieuwe spinne-systematiek.

De zoöniten-structuur van gewervelde dieren is door de bouw van de wervelkolom nog goed zichtbaar.

Toepassing van de 'analogues' wijst uit dat de bovenkaak van de zoogdieren de evenknie van de mandibel ('bovenkaak') van de insekten is, de onderkaak staat gelijk aan de maxillen ('onderkaak') en de vijf vingers van de mens vond Dugès terug als de vijf thoraxpoten van de kreeften.

Dugès was vitalist, volgens de traditie van Montpellier. Hij schreef een *Physiologie Comparée*.

E.R.A. Serres, zojuist even genoemd als een grondlegger van Haeckels recapitulatiethorie (p. 1335), deed naar aanleiding van de schedel-wervel-theorie hersenanatomisch onderzoek (1824). Hij bestudeerde de verbeningscentra in dierlijke en menselijke embryo's naast zijn onderzoek over misvormingen (IX.34). Enige embryologische wetmatigheden bracht hij aan het licht, zoals de wet van symmetrie, die vaststelt dat verbening zijdelings begint en zich in de richting van het vlak van symmetrie uitbreidt. Ribben verbenen tijdens de embryonale groei eerder dan de wervels. De wervels en het borstbeen worden dubbel, aan weerszijden, aangelegd. Het betekent dat het individu als geheel en de botten afzonderlijk hetzelfde ontwikkelingspatroon volgen. Verder is er een verenigingswet. Gaten in beenderen ontstaan omdat uit verbeningscentra de beenvorming zich rondom de opening beweegt en van weerszijden elkaar nadert. Serres kon aantonen dat de dwarsuitsteeksels van de halswervels van de mens voortkomen uit de verbening van rudimentaire ribben. Elke gewrichtsknobbelt heeft een eigen verbeningscentrum (*Principes d'Embryogénie*; 1859).

Weekdieren zijn eigenlijk niets anders dan de vroegste embryonale fasen van de menselijke embryo's. De regenworm begint embryonaal als poliep en wordt vervolgens een lintworm om als regenworm, volgroeid, te eindigen. De *scala naturae* is een reeks van steeds meer ontwikkelde dieren en welbeschouwd is iedere schakel in de opklimmende reeks een embryonale fase van hoger gedifferentieerde organismen. Het dierenrijk is, in feite, één dier dat zich in verschillende ontwikkelingsfasen, min of meer geremd tijdens de groei die vroeg of laat eindigt, als levende organismen manifesteert, zo verzekerden Geoffroy en Serres.

34. *Plantenmorfologie naast en na Goethe (19e eeuw)*

De studie van de bladvormen voerde rechtstreeks naar het uiterlijk van de planten, hun levenscyclus en voortbestaan, en naar de vormleer van de bloem. Meer dan ooit bleek het noodzakelijk analyserend waar te nemen en de feiten te overdenken. Diderot zei al omstreeks het midden van de 18e eeuw (1754): 'Alles komt neer op voortdurend terugkeren: na zintuiglijke ervaring, naar overdenking, en na overdenking weer naar de zintuigen (*rentrer en moi et en sortir sans cesse*)'. Kant viel hem bij: 'Het verstand kan niet waarne-

men en de zintuigen kunnen niet overdenken. Slechts als zij samengaan kan kennis ontstaan.' (1787).

Goethe's ideële morfologie (IX.30,32) werd in de 19e en 20e eeuw met tussenpozen beproefd door empirisch onderzoek, en door theoretische interpretaties getoetst. Daarbij aansluitend bleef biologische morfologie tot 1860 – met uitzondering van Lamarck en zijn weinig talrijke geestverwanten – de studie van de organen en hun samenstel zoals die door de vorm van de organismen, de gedaante van planten en dieren, kenbaar werd. Een cumulering van beschrijvingen, alle te zamen de verwoording van een bont schouwspel, even statisch als de regenboog.

Over de oorzaak van de vormen verschilden de meningen. De meerderheid achtte de schepping als verklarende oorzaak voldoende, anderen oordeelden dat materie en meetbare natuurwetten die leven opwekten, de gevormde resultaten tegelijkertijd passend huisvestten. Twee geloven die slechts voor gelovigen bewijsbaar waren en die niet noodzakelijk botsten, want een synthese lag voor het grijpen. Een vrijmoedige symboliek verschaftte beide geloven de vrijheid te denken dat de vormende natuurwetten tevoren, al dan niet met zo'n doel, geschapen werden.

Na 1860 volgde de ontwikkeling van de morfologie een nieuwe weg. Vorm werd het gevolg van transformisme, afgeleide eigenschappen en niet een primaire toestand. Om vorm te begrijpen is de kennis van voorouderlijke vormen onmisbaar. Embryologen vonden die bij embryo's en morfologen ontdekten ze bij fossielen. De vóór-Darwinistische vormvraagstukken blijven – onbeantwoord – vrijwel rusten. Zij zijn onoplosbaar, maar dank zij de afstammingsleer zijn de vormen, gezien in dat nieuwe licht, zo niet verklaard dan toch verklaarbaar voor biologen die hun eisen binnen redelijke grenzen stellen.

Vóór en na Darwin wilden vrijwel alle onderzoekers functie en vorm doen samengaan en zowel voor als na Darwin was doelmatigheid of profijt, een voor mensen zo vanzelfsprekend begrip, dat algemeen vorm-ten-nutte-van als logische werkelijkheid werd ervaren, als een wetenschappelijk geldige verklaring.

Laat in de 20e eeuw ondermijnt de moleculaire biologie, na honderd jaar, de dogma's van Darwins theorie: het kosmische spel van toeval en noodzaak beslist autonoom over zowel vorm als functie en Darwins leer van de ondergang van al wat ondoelmatig of onprofijtelijk is, houdt geen stand. Biochemie en biofysica samen kunnen opnieuw, zoals eertijds de alchemie, in symbiose met de Aristotelische vormleer vreedzaam coëxisteren.

Terug naar Goethe's dagen. De natuurwetenschap van het Westen kent geen methode die zou kunnen leiden tot een toets of begrip van Okens Naturphilosophische plantenmorfologie, een mystieke orakeltaal over de vier pre-Aristotelische elementen. 'De wortel is de stam in water en aarde en de stam is de wortel in lucht en licht. De stam is de Idee van de plant als een geheel', dat is 'Erdwasserorganisation gesetzt unter die Bedeutung der Luft und des Lichtes' (1810). Zulke uitlatingen mogen alchemistische morfologie heten omdat zij in direct verband staan met de alchemistische natuurbeschouwingen.

Veel aandacht kreeg Okens bewering, dat 'uit de rangschikking (Anordnung) van de bladnerven (Blattrippen) de bouw van de hele plant zich laat aflezen' (1810). Die opvatting was overigens niet nieuw. Een relatie tussen de bladnervatuur en de architectuur van bomen had werd reeds door Grew ondersteld (1682). De hoofdnerf is met de stam te vergelijken, de zijnerf met de takken. Grews opmerking over deze gelijkennis is tevens een afschaduw van Paracelsus' signatuurleer: het uiterlijk van een plant is een signaal van zijn aard (wat men daar ook onder wil verstaan). Een historische studie van de wederzijdse bindingen tussen alchemie en morfologie (met betrekking op levende wezens) zou niet

mogen eindigen in de beginperiode van de moderne scheikunde (einde 18e eeuw), maar tot heden voortgezet kunnen worden, want buiten de laboratoria bleef de alchemie nog even levenslustig als altijd.

J. Velenowsky (1858–1909), Praags hoogleraar, bevestigde de mening van Grew en van Oken, met zijn uitspraak dat het vertakkingspatroon (*Verzweigungstypus*) gewoonlijk met de bladnervatuur overeenstemt (1907). H. Uittien wees op overeenkomstige vertakkingsstelsels van de plant als geheel, de bladnervatuur en de opbouw van de bloeiwijzen (1928).

Platoons Ideeënleer, zoals biologen die plegen te begrijpen, is met wiskundige wetmatigheden verbonden of, anders gezegd, Ideeën worden kenbaar door hun wiskundige expressie. S. Schwendener (1829–1919), Zwitsers plantenanatoom, poogde na veel voorstudies in 1878 de bladstanden mechanistisch-wiskundig te verklaren (*Mechanische Theorie der Blattstellungen*). Morfologische regelmaat, de straffe rangschikking van organen, is het gevolg van natuurwetten die veroorzaken dat de zijorganen aan plantestengels een zelfde ordening tonen als de rangschikking van schubben op vissen en reptielen. G. van Iterson (1878–1972) verdedigde deze onderstelling en wees erop dat de structuur van de groeiende stengeltop van hogere planten en de bouw van de schaal van sommige Foraminiferae (*Miliolinae*) verregaand overeenstemmen. Hij was hoogleraar voor de technische botanie in Delft. Onnodig nogmaals uiteen te zetten dat deze bevindingen met veel andere, overeenkomstige kunnen worden uitgebreid en dat zij zich even gemakkelijk laten terugvoeren naar de Ideeënleer als naar een uitsluitend mechano-materialistische natuurinterpretatie.

Talrijke andere bladtheorieën blijven hier onbesproken. 'Alles ist Blatt', zei Goethe in 1790, maar hij wilde toch een samengesteld blad als een tak beschouwen, een gedachte die veel later onverwacht steun kreeg door de ontdekking dat veel tropische Meliaceae samengestelde bladeren dragen die zich ontwikkelen zoals een loot groeit. Intussen had C. de Candolle Goethe's visie al gesteund toen hij in 1868 verklaarde dat een blad een loot is, een afgeplatte loot met een beperkte lengtegroei. Weldra (1870) merkte J. Sachs op dat stam en blad 'correlative Begriffe' zijn, een wel wat kryptische uitspraak.

In 1827 voegde A.P. de Candolle zich bij de typologische morfologen toen hij schreef: 'elke plantefamilie kan, evenals elke groep kristalvormen, gekarakteriseerd worden door een symmetrische structuur die nu eens zichtbaar is en dan weer denkbaar. Die noem ik het type.' (*Organographie* II: 241). De uitspraak volgde uit zijn stelling van 1813, dat morfologische studies 'types primitifs et réguliers' als bakens nodig hebben, een standpunt dat José Francisco Corrêa da Serra (1750, Serpa (Z. Portugal) – 1823, Caldas) verdedigd had.

Correa da Serra was na jaren van studie in Rome naar Portugal teruggekeerd en hielp daar de Koninklijke Academie van Wetenschappen in Lissabon op te richten (1779). Hij vluchtte daarna (1786) naar Frankrijk, omdat de Inquisitie eens nauwkeurig de zuiverheid van zijn geloof dacht te gaan onderzoeken. Toen de gemoederen tot rust waren gekomen probeerde da Serra het opnieuw in zijn vaderland, maar moest weldra weer zijn biezen pakken. Engeland bood onderdak en de steun van mede-biologen. Sir Joseph Banks en Robert Brown (X.34) baanden voor hem een weg naar de Royal Society. In latere jaren reisde hij om in Noord-Amerika floristisch onderzoek te doen, waar hij ook doceerde en zaakgelastigde voor Portugal werd. Zijn esprit en stilistische talenten blijken uit omvangrijk literair werk en enige kleine botanische publikaties van kwaliteit. Bekend werd

zijn 'bon mot' ter kenschetsing van de Australische flora: Flore au Bal Masqué.

Hij betoogde (1806) dat elk taxon zich tot een morfologisch type herleiden laat, een karakteristiek bouwplan dat halsstarrig nageleefd wordt (suivi avec tenacité), zij het rijk gevarieerd (varié avec richesse). Het kan haast niet anders of Correa heeft met instemming Goethe gelezen.

Vast staat dat de Candolle het werk van Correa da Serra, en later Goethe's plantenmetamorfose van 1790 (als franse samenvatting die in 1823 verscheen) aandachtig gelezen heeft. Hij constateerde dat Goethe goed geraden had (a comme deviné l'organisation végétale; 1827, 1: 243) en hij schraagde de typologische methode met veel feitenmateriaal.

Auguste Pyrame de Candolle was een zeer veelzijdige plantkundige; zijn meest invloedrijke en verreweg omvangrijkste werk is taxonomisch (X.29). Zijn morfologische overtuigingen zijn voornamelijk te vinden in *Théorie Élémentaire de la Botanique* (1813), bedoeld als een voortzetting van Linnaeus' *Philosophia Botanica*, en in *Organographie* (1827).

Correlatie, het beginsel dat Cuvier voor de diermorfologie ontwikkelde had, paste de Candolle op de planten toe. Primitieve vegetatieve organen gaan bij planten niet samen met een hoog gespecialiseerd geslachtsapparaat, want voortplanting vereist een efficiënte natuurlijke samenhang, een op gelijk niveau harmonieus functioneren van alle organen van een organisme, meende hij. Een alzijdig evenwichtig samenspel staat hetzelfde orgaan toe in een individu verschillende doeleinden te dienen, terwijl andere organen zich in overeenstemming daarmee gedragen. Als voorbeelden noemde de Candolle dwerggroei, excessieve ontwikkeling en degeneratie.

Correa had de rangschikking van de plantdelen die met hun vorm samenhangt 'symétrie' genoemd en bedoelde met die term de saamhorigheid van plaats, vorm en afmetingen van de organen die de evenwichtige structuur welke de natuur vereist, tot stand brengt. De Candolle formuleerde symmetrie als de het platte vlak te buiten gaande regelmaat in de lichaamsbouw; het is bovenal een ruimtelijke herhaling (Arber 1950: 174-175).

Dieren zijn, schreef De Candolle, gewoonlijk tweezijdig symmetrisch en polair (hun bouw bezit links en rechts, voor en achter); planten missen die restrictie. De Candolle dacht dat tijdelijk allerlei oorzaken kunnen ingrijpen en dan afwijkingen kunnen opleggen van het radiaal symmetrisch bouwplan van de planten. Voorbeelden zijn remming en onderdrukking door ruimtegebrek tijdens de groei van organen. Als we in het oog houden dat de 'nature intime' van de planten radiaal is, merken we op dat de tweezijdige symmetrie van de bloem van Scrophulariaceae niet verbergen kan dat de radiaal symmetrische bloem van de verwante Solanaceae dezelfde bouw heeft.

Goethe had de wortel afgedaan met het bericht dat deze een blad is en vocht uit de bodem opzuigt. In 1827 nam de Candolle de plantewortel nauwkeuriger in beschouwing. Aan de worteluiteinden zag hij een vochttopzuigend wortelsponsje (*spongiola radicalis*). Dit wortelsponsje neemt aan de toppen van steltwortels bij *Pandanus* die de bodem nog niet bereikt hebben kolossale afmetingen aan en is bij eendekrooswortels zichtbaar als de verdikte top (coiffe) van het in het water hangende worteltje. Onmiskkenbaar was hij de wortelhaarfunctie op het spoor, maar met Goethiaanse vrijmoedigheid vergeleek hij het wortelmutsje met de sporekapsels van de bladmossen.

Kelkclip en loofblad zijn identiek: beide breken koolzuurgas af en scheiden zuurstof uit. Vervolgens sloot De Candolle zich aan bij de theorie dat de kroonbladen en de meeldraden van alle bloemplanten dezelfde afkomst hebben en voegde eraan toe dat helmdraden de gemeenschappelijke stamvorm zijn, die hetzij een kroonblad worden hetzij een



Fig. 73. Lage *Pandanus*-bomen aan het strand van Trincomalee (Sri Lanka). In Englers systeem (X.32) waren de Pandanaceae een groep aan het begin van de evolutiereeks van de Eenzaadlobbigen. Volgens Wettstein waren zij, juist andersom, een eindfase van eenzaadlobbige evolutie (figuur 85). In andere systemen kregen zij een middenpositie toegewezen, min of meer ver afgeleid (Hallier). Hutchinson beschouwde de Pandanaceae als ver afgeleid, afkomstig uit de palmen, maar toch geen eindfase. Een vergelijkende studie van de motieven voor de plaatsing van de Pandanaceae in het systeem zou inzicht in de historisch-taxonomische ontwikkelingen aanmerkelijk verdiepen.

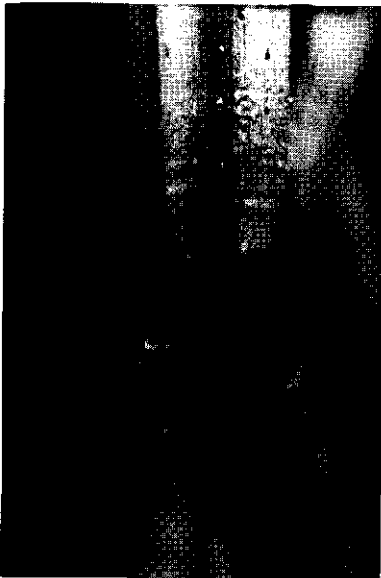


Fig. 74. Pandanaceae hebben karakteristieke, zware luchtwortels. Het wortelmutsje op de top van die wortels is illustratief voor het sponsje, of 'spongiole', het wortelmutsje, dat De Candolle aanwees (p. 853) als het wateropnemende wortelorgaan. In de regel zijn spongioles wel aanwezig maar nauwelijks zichtbaar. *Pandanus*-spongioles zijn de grootste.

helmknop tot ontwikkeling brengen en dan een meeldraad worden. Hij achtte het goed mogelijk dat een helmknop achterwege blijft, omdat de helmdraad tot kroonblad wordt. Ik teken aan dat dit weer de toepassing van het Aristotelische budgeteringsbegrip is, in de trant van Goethe en Geoffroy (1 helmdraad + 1 helmknop = 1 kroonblad).

Het vruchtbeginsel is uit gewijzigde loofbladeren samengesteld en de bloembodem een stengel zonder internodiën. Het blad als morfologische eenheid wilde De Candolle *phyllooom* noemen, het bij een blad behorende stengeldeel een *phyllopodium* en deze twee samen een *phyton* (of desgewenst een *merithallus*), termen die De Candolle van Gaudichaud (en van Goethe) overnam.

Sinds de verschijning van De Candolle's *Organographie* (1827) werd het algemeen gebruikelijk in plantenmorfologische studies wortel, stengel en blad als drie gelijkwaardige categorieën te onderscheiden. Zij werden gezamenlijk of afzonderlijk bestudeerd en beschreven, en daarbij behield de categorie blad dus de plasticiteit zoals Goethe en zijn geestverwanten die hadden begrepen.

W. Troll (1897, München – 1978, Mainz), hoogleraar in Mainz (1946–1966), en zijn school vertegenwoordigen in de 20e eeuw bij uitstek Goethe's plantenmorfologie (*Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen*; 1935). Zij hielden zich zowel met blad-, stengel- als met bloemorfologie bezig, de laatstgenoemde uitgaande van een bloem-‘Gestalt’, een bloemconcept dat zich eindeloos veelvormig manifesteert. Allereerst als een bloem in de algemeen door biologen en leken gevolgde opvatting, ten tweede als een bloeiwijze (dikwijls lijken bloeiwijzen op enkelvoudige bloemen) of, ten derde als een bloemvormig samenstel van bloeiwijzen. De twee laatste situaties noemde Troll ‘pseudanthium’.

Hoe het bloeiapparaat ook is gebouwd, hoe het bloemconcept ook geconcretiseerd is, de bloei-expressie geeft leiding bij de Trollse vergelijkend-morfologische beschouwingen. Uiterlijkheden die gewoonlijk als onbelangrijk, toevallig of bijkomstig veronachtzaamd worden (kleur, kleurpatroon, analogieën) worden door de school van Troll met nadruk betrokken bij de interpretatie van levensverschijnselen.

Zeer veel morfologen verwierpen deze benadering – die niet fylogenetisch is – terwijl zich toch niet laat ontkennen dat de zgn. *accidentalia* dikwijls in niet onbelangrijke mate gebonden zijn aan eigenschappen die wél een verder strekkende betekenis wordt toegekend. De *accidentalia*, zelf niet of nauwelijks erfelijk, of slechts tijdelijk aanwezig, kunnen soms de loop van de evolutie beïnvloeden. Trolls aanpak vermijdt niet alleen fylogenetische gissingen. *Accidentalia* zijn in de regel niet voor fossilisatie vatbaar en zullen daarom gewoonlijk voor argumenten steunend op voorbijge milieuvorwaarden niet beschikbaar komen. Zelfs laat Troll zijn methode enige ruimte voor het optreden van biologisch belangrijke eigenschappen die geen mechanistisch vatbare relatie met het milieu hoeven te onderhouden.

Dit betekent dat Trolls leer en methode een onzekerheid opleggen aan de afstammingsleer. Niet alleen zijn kruisbaarheid en erfelijkheid in het verre verleden oncontroleerbaar, maar ook moeten aan beschikbaar komende gegevens (fossielen) een aantal gewichtige feiten ontbreken.

Het geestelijk klimaat van de 20e eeuw is niet gunstig voor deze vorm van typologische morfologie stoelend op Goethe's inzichten. Troll en zijn school mogen dan wel logisch en feitelijk een goed verdedigbare positie innemen, zij tasten het ‘positivisme’ van de 20e eeuw aan. Dat verklaart de afwijzing.

Karl Friedrich Schimper (1803, Mannheim - 1867, Schwetzingen) hield zich onder meer bezig met de waterhuishouding van bladmossen en palaeoklimatologie, nadat hij zonder succes theologie, en vervolgens in Heidelberg medicijnen beter gestudeerd had; medestudenten waren Agassiz en Braun. Hij beperkte de publikatie van zijn bevindingen in druk tot het uiterste. Zijn pogingen om 'vergletschering' te onderzoeken bleven onvruchtbaar maar gaven Agassiz aanleiding voor zijn ondernemingen in de Alpen (p. 1326).

Niettemin is het woord 'ijstijd' van Schimper afkomstig en hij ontwierp de theorie dat de Alpen rimpels zijn, veroorzaakt door inkrimping van de aardkorst (1841).

Voor nooit rustende, toegewijde onderzoekers die hun bevindingen weliswaar schrandter weten te interpreteren, maar ze niet in druk etaleren is een maatschappelijke carrière uitgesloten. Na een docentschap in München werkte Schimper ambteloos en doodarm en hij kreeg, vanwege zijn grote verdienste, enkele jaren voor zijn dood een pensioentje.

Cesalpino slaagde er niet in om wetmatigheden in de bladstanden vast te stellen (1583) en Malpighi, een eeuw later, kwam ook niet verder. Nadat Bonnet uitvoerig over de ordening van bladeren geredeneerd had zonder duidelijke conclusies, gelukte het Schimper door meesterlijk onderzoek, waarbij Smeerwortel (*Symphytum*) zijn uitgangspunt geweest was, de bladstandenreeks die bij bloemdragenden planten aangetroffen wordt, op te helderen (1834). Twee artikels van bescheiden omvang verschenen (1829, 1830) als inleiding tot een verhandeling over de structuur van de bloeiwijzen van Ruwbladigen (*Asperifoliën*) die beloofd werd maar nooit verscheen. Herdrukken van de twee inleidende artikels kwamen in 1835 van de pers. De opstellen geven zo'n goede beschrijving van, en toelichting op de bladstanden van de Bedektzadigen, dat Schimpers werk zich tot in onze dagen gehandhaafd heeft. De spiralen van de bladaanhechtingen gevonden in verschillende plantefamilies beantwoorden aan de termen van de reeks van Leonardo Fibonacci ($1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$...), terwijl bij Tweezaadlobbigen $2/5$ verreweg het meest voorkomt. Deze reeks beheerst de gedaante van de planten. Het is mij onmogelijk na te trekken, welke overoude en wijd gevarieerde relaties bestaan met allerlei facetten van de cultuurhistorie en welke verrassende gevolgen deze wet op de 19e- en 20e-eeuwse biologie heeft gehad. Voor de oriëntatie wijs ik op de verbazende boeken van H.A. Naber (*Das Theorem des Pythagoras*; 1908 en *Van Theorema naar Sectio Divina*; 1939), en voor Schimpers periode op Zeising. De laatste besloot in 1854 dat de verhouding $1/2 (-1 + \sqrt{5})$ de 'morfologie van mensen en dieren beheerst'.

Indien de bladstandspiraal in een plat vlak samengedrongen wordt en de lengtegroei van de stengel eindigt of achterwege blijft, zal een bladkrans ontstaan. Verder meende Schimper dat als de loofbladeren als bloemorganen verschijnen, kransstandige bloemorganen ontstaan. Hij tekende zo'n bloemschema van *Helleborus* als voorbeeld, ter begeleiding van zijn *Symphytum*-studie (1830).

Elke knop is een plant, is eigenlijk een plant-individu, zei de Utrechtse hoogleraar F.A.W. Miquel (1833) en herhaalde met die uitspraak Malpighi's mening (p. 827). Alexander Braun (1805, Regensburg - 1877, Berlijn), hoogleraar voor de plantkunde achtereenvolgens in Freiburg (1845), Giessen (1850) en Berlijn (1852), nam die gedachte over in 1852 en volgde daarmee Goethe's typologische morfologie. Hij beschouwde vormovereenkomst echter als een aanwijzing, of zelfs bewijs, van voorouderlijke verwantschappen en hij behoort dus tot de Darwinistische typologen.

De bladstanden, de positie van de zijdelingse stengelorganen, hadden op voorbeeld van zijn vriend Schimper, Brauns levendige belangstelling. Als alle plantorganen bladachtig

zijn, dan mogen we verwachten dat zij ondanks de gedaanteverwisseling van het betreffende blad dezelfde plaats zullen bezetten als die het loofblad innam. Een moeilijk probleem diende zich aan: de plaatsing en de juiste interpretatie van de lobben van de dennekegels (Coniferae). Bij veel Coniferae zijn de kegellobben volgens een hoge term in de reeks van Fibonacci (bij voorbeeld 13/34) gerangschikt (1831). Een dennekegel is een uitzonderlijke bloem, moeten we dan maar bedenken.

Schimpers ontdekking van de reeks werd uitgewerkt door Braun, die begrepen had hoe hier een belangrijk hulpmiddel bij plantetaxonomisch onderzoek aangeboden werd. In 1831 publiceerde hij gekleurde bloemdiagrammen (elke krans met een eigen kleur) van een half dozijn plantenfamilies (Blütenrisse). De kunstgreep had dadelijk succes. Veel onderzoekers publiceerden daarop in hoog tempo bloemdiagrammen, eenvoudige schematische lijntekeningetjes, die de voornaamste familiekenmerken – voor zover in de bloemstructuur aanwezig – in oogwenk verduidelijkten (Eichler, X.32).

Brauns theorie van Verjüngung sluit aan bij Miquels knop-individualiteit. Verjüngung wees Braun aan als de ware leidraad om de morfologie van alle gewassen, van alle levende wezens te verklaren.

Het verbeurten van jeugd en ouderdom is, zei Braun, metamorfose. Loten en bladeren ontwikkelen zich van jong naar oud en dat proces wordt eindeloos herhaald. De eeuwige cirkelgang van het eerste begin naar het voltooid eindstadium wordt door een Trieb (drift) in stand gehouden, die vernieuwt en tegelijkertijd naar hoger en naar vervolmaking streeft. De invloeden van de seizoenen en de dagen (zoals licht) wekken en steunen de Trieb nach Vollendung. Bij dode materie ontbreekt deze Vervollkommungstrieb.

De Trieb roert zich al in de eenvoudigste organismen, vooral in dierlijke. Hoger in de wereld der levende wezens ontplooit de Trieb geestelijke vermogens. De menselijke geest is de hoogst bereikte ontwikkeling. De celverjongingen, die door celwandverdwijningen en -verschijningen begeleid gaan, zijn geheel vergelijkbaar met de metamorfosen van de organen en de organismen. De mens is het resultaat van een oneindig groot aantal verjongingen, gepaard aan een geleidelijke hogere ontwikkeling (Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in die Natur; 1850–1852).

De Verjüngungs-theorie toont ontegensprekelijk Brauns geestverwantschap met Goethe (Spiraltendenz, pulseringsmodel) aan. Zijn overwegingen zijn weliswaar pre-Darwinistisch, maar toch losgemaakt van de statische morfologie.

Bij veel voorgangers (bij voorbeeld Schelling) sloot Braun zich aan door zijn conclusie dat elke twijg de hele plant vertegenwoordigt, zoals elke dier-individu zijn hele soort belichaamt (Das Individuum der Pflanze...; 1853).

Deze visie had onder meer gevolgen voor de theoretische biologie, want hij vereiste wijziging van het gebruikelijke begrip 'individu'. Een plant is allereerst een cel-aggregaat en vervolgens een aggregaat van individuen. Wie denkt niet aan Diderot, Malpighi en Kant? Schleiden begreep de noodzaak voor een nieuwe definitie en wilde een organisme als individu beschouwen indien het niet in delen verdeeld zou kunnen worden zodanig dat de delen dadelijk na de deling zelf weer volkomen organismen zouden zijn (1851). De formule herinnert aan de Aristotelisch-klassieke definitie van de *homoiomerai* en is, bij enig nadenken, niet bevredigend. Ik weet geen betere. Na 1860 sloot Braun zich meer en meer bij Darwin aan in zijn fylogenetisch-morfologische studies met betrekking op de systematiek van de lagere planten. Zijn werk overbrugt de afstand tussen Goethe en Darwin; Haeckel maakte er dankbaar gebruik van.

Te Sondershausen (60 km ten NO van Weimar) verdiende T. Irmisch het dagelijks brood als gymnasiumleraar. Hij was er geboren en bleef zijn stadje trouw, terwijl hij vijf uitnodigingen voor een universitaire leerstoel afwees. Irmisch (1816–1879) onderzocht met grote voorkeur Eenzaadlobbigen, hun morfologische ontwikkeling samen met hun levenscyclus.

Knolvorming boeide hem. Hij ontdekte in 1854 de kleurloze, knolachtige, ondergrondse prothallia (voorkiemen) van *Botrychium* (Maanvaren). Irmisch was de eerste Duitse morfoloog die zich verre hield van de Naturphilosophie.

D. Clos (1821–1908) onderzocht wortels. Hij ontwikkelde de zogenaamde Rhizotaxie; in deze term heeft het woord 'taxie' niet de fysiologische inhoud die thans gebruikelijk is, maar doelt op ordening (vgl. taxon). Clos speurde naar vertakkingspatronen van wortelstelsels die aan bepaalde plantenfamilies van de Tweezaadlobbigen eigen zouden zijn (1848, 1852).

Een van de Franse onderzoekers van knolvorming bij Orchideeën was E. Fabre (publicaties in 1855, 1857). Bladstanden kregen in de eerste helft van de 19e eeuw aandacht van een dozijn Franse morfologen, zoals Palisot de Beauvois, P. Turpin en Ch. Naudin. De bloembouw werd door een ten minste even groot aantal daar te lande bestudeerd; ik noem A. Brongniart en A. Godron.

J.B. Payer (1818, Asfeld (Ardennen) – 1860, Parijs) blonk uit door zijn studies over de morfologie van lagere planten en de bloemvorming en -bouw van de Bedektzadigen. Betrouwbare, duidelijk geformuleerde rapportering maakt zijn boeken tot informatiebronnen van blijvend gezag.

In 1850 verscheen zijn systematiek van de lagere planten (*Botanique Cryptogamique*), in 1857 zijn *Éléments de Botanique* (2 delen) en zijn ontwikkelingsgeschiedenis van de bloem (*Traité d'Organogénie Végétale . . .*). Mirbel (VIII) had Payer geïnspireerd. Van alle plantenfamilies onderzocht hij de bloemvorming en -structuur, een kolossale arbeid met als resultaat een prachtig boek van bijna 750 bladzijden tekst geïllustreerd met 154 zuivere, strakke lijntekeningen. Een facsimile verscheen in 1966. De plantentaxonomie heeft veel aan Payer te danken. Hij mag als voorloper en voorbeeld van Eichler gelden met dit verschil dat Payer voortreffelijk kon tekenen en beschrijven. Payer behoort tot de pre-Darwinistische periode, Eichler (X.32) was Darwinist.

Een leerling van A. Braun, H. Vöchting (1847–1917), werd na studie in Berlijn, Bonn en Bazel hoogleraar in Tübingen (1887). Hij nam Hofmeisters initiatief over en beoefende de Experimentelle Morphologie, zoals de embryologen van zijn tijd de experimentele embryologie.

Luchtwortels vormen zich aan de schaduwkant van de platte, gelede stengels van de stengels van sommige Cactusachtigen (Rhipsalideae; 1894), terwijl het boven- en benedengedeelte van loten verschillend op dezelfde prikkel reageren. Het liet zich met polariteit vergelijken, een verschijnsel dat in de dierembryologie toentertijd veel aandacht trok. Hang wilgetakken op in vochtige lucht, normaal gericht (van laag naar hoog) en omgekeerd (het topeind beneden), dan zullen in beide gevallen aan het natuurlijke benedeneinde worteltjes uitspruiten en aan het natuurlijke bovineinde zijscheutjes. De takrichting kan deze voorbestemming niet wijzigen. Met andere woorden, licht en zwaartekracht wijken voor in de tak aanwezige krachten, die ter plaatse bepalen of wortels dan wel loten gevormd zullen worden. Van 1879 tot 1884 publiceerde Vöchting zijn *Organbildung im Pflanzenreich*. Uitvoerige en veelzijdige experimenten over knolvorming, stekken en enten, over tropieën en nastieën bewezen de nieuwe mogelijkheden voor een verdiepte kennis

van morfologische verschijnselen door fysiologisch, proefondervindelijk onderzoek.

Het altijd weerkerende vraagstuk van de vormende oorzaken was de oorzaak van W. Hofmeisters (VIII.15) *Allgemeine Morphologie der Gewächse* (1868), het tweede stuk van het eerste deel van het *Handbuch der Physiologischen Botanik*. In zijn fraaie overzicht van de geschiedenis der plantkunde wees Mägdefrau (1973: 134) op het woord *Gewächse* in Hofmeisters boektitel. *Gewächse*, niet *Pflanzen*. Omdat Hofmeister in zijn titel de voorkeur gaf aan *Gewächse* dacht Mägdefrau dat Hofmeister nadruk wilde leggen op groeien, worden, epigenese, op een wijder studieveld, dan zo maar de gedaante van de volgroeide plant en zijn organen. Of Hofmeister met die bedoeling *Gewächse* in de titel plaatste, weet ik niet, maar ik betrek Mägdefrau's opmerking zonder aarzeling op de morfologie in zijn geheel tijdens de tweede helft van de 19e eeuw. Niet alleen verwierf de morfologie de dimensie van de tijd door invoering van de fylogenie, ook de dynamiek van de ontogenie bracht de morfologie in beweging en ik denk dat Darwin zowel voor de fylogenie als voor de ontogenie in de plantenmorfologie de overtuigende argumenten wereldkundig maakte.

De spiralende bladaanhechtingsvolgorden die een Fibonacci-reeks actualiseerden en die als projecties op het platte vlak hoeken van divergentie vertoonden die de hoek van het gulden midden met iedere hogere term in de reeks meer benaderden, wierpen moeilijk te beantwoorden vragen op. Waarom die reeks en waarom pasten de bladstanden eigen aan een plantenfamilie steeds ergens in de Fibonacci-reeks? Darwin wist er geen raad mee en de omvangrijke literatuur over deze vraagstukken, die gewoonlijk op mystieke overwegingen uitdraaide, prikkelde hem, want zijn leer moest toch alle vragen van biologische aard kunnen beantwoorden, althans in uitzicht stellen.

De natuurwetenschappelijke methode ter beantwoording van natuurvragen had Descartes voorgeschreven (p. 281): reductie en vereenvoudiging, dat wil zeggen een beperking tot meetbare causa's en een keten van gerichte vragen met geringe reikwijdte. Met zo'n aanpak onderzocht Hofmeister de bladspiralen in detail en hij probeerde aan te tonen dat de bladaanleg aan de groeiende stengel steeds op die punten plaatsgrijpt die om mechanische redenen het meest gereed is. Elke nieuwe bladaanleg verschijnt op de plek waar de voorafgaande bladbeginsels de meeste ruimte overlieten, en de celwanduitzettingen bepalen die plaats. De poging tot verklaren hield weinig op (ook nadat Irmisch Hofmeister te hulp was gekomen), maar werd toch een stimulans om de morfologie en de fysiologie van groeiende planten samen te onderzoeken.

G. Klebs (1857, Neidenburg (Oost Pruisen) – 1918, Heidelberg) dacht, experimenteerde en observeerde zoals de dierenembryologen van zijn tijd. Hij studeerde bij De Bary, Sachs en Pfeffer, en was achtereenvolgens hoogleraar voor de plantkunde in Bazel, Halle, en Heidelberg (1907). Over zijn morfologische werk betreffende kiemplanten, gepaard aan studies over de vormveranderingen van algen en zwammen opgeroepen door milieuinvloeden en verder over in hoeverre de reacties van hogere planten op dezelfde invloeden dezelfde zijn, berichtte Klebs in 1903 (*Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen*). Het bleek mogelijk bloeien te onderdrukken, maar ook op te wekken. Dit bewees hij met onderzoek aan *Glechoma* (Hondsdrif). Slechts als de hoeveelheid assimilatieproducten (koolhydraten) de hoeveelheid aanwezige mineralen (stikstofverbindingen) in een plant ver overtreft, ontstaat Blühreife. Lichtstralen bevorderen groei, ook als zij warmte vrij zijn.

Plantesoorten reageren elk op eigen wijze op milieuveranderingen en op milieufactoren in het algemeen. Deze reacties bepalen de identiteit van soorten en de traditionele metho-

de, om soorten door hun morfologie te begrenzen, is onnatuurlijk, dacht Klebs.

Klebs' fysiologische plantensystematiek heeft voor zover het bloemplanten betreft geen of nauwelijks gehoor gevonden, maar de eerste aankondigingen van de planteneecologie laten zich uit de overwegingen van Klebs aflezen. De systematiek van de sporeplanten daarentegen rust, voor zover enige belangrijke groepen betreft, op reacties ten aanzien van milieufactoren.

Drie groepen oorzaken bepalen de vormen van planten, was Klebs' conclusie. Allereerst de 'spezifische Struktur' (de soorteigen, constante eigenschappen van innerlijk en uiterlijk), vervolgens het inwendige milieu (Bedingungen) dat omschreven kan worden als het totaal van alle celinhouden, chemisch, fysisch, en kwantitatief bepaald, en ten slotte het uitwendige milieu, de omgeving. Het in- en uitwendige milieu beïnvloeden elkaar.

In het industrialiserende Engeland dat alle steenkool in het land wilde hebben en alles over steenkool wilde weten, bloeide in de tweede helft van de 19e eeuw de palaeobotanie zoals nooit tevoren en nergens elders. Het onderzoek van de fossielen droeg aanmerkelijk bij tot de plantenmorfologie in het verleden en het heden, het verstevigde de evolutietheorie en bevorderde boven dit alles de plantensystematiek. Een schets van dit terrein van de botanische morfologie behoort in een later hoofdstuk (XII.31-33).

Een standaardwerk, *Organographie der Pflanzen*, dat van 1898-1901 verscheen (3 delen; van 1928-1933 de 3e herziene druk, 3 + 2 delen) sluit de 19e eeuw af. Karl, Ritter von Goebel, directeur van het Instituut en de Botanische Tuin te München (Nymphenburg) die hij tot een der beste en mooiste tuinen in Europa gemaakt had, was de auteur. Aan Schenks *Handbuch der Botanik* had Von Goebel, in het 2e deel een omvangrijk, klassiek geworden hoofdstuk over de ontwikkelingsmorfologie van planten bijgedragen, vijftien jaar tevoren (1883).

De studie van de theologie en filosofie had Von Goebel (1855, Billigheim (Baden) - 1932 München) niet voltooid. Hij verkoos plantkunde en studeerde bij Hofmeister, De Bary en Sachs. Na enige docentschappen werd hij hoogleraar in Rostock (1883), Marburg (1887) en in München (1891) waar hij tot heel kort voor zijn dood de plantenmorfologie en -fysiologie beoefende, theoretisch, beschrijvend en experimenteel.

Het dierembryologische onderzoek in die tijd gaf Von Goebel (en ook Klebs) aanleiding op te merken dat kiemplanten zich door milieuvloeden veel ingrijpender wijzigen dan dierembryo's: de binding aan de buitenwereld is directer en straffer (1883).

Von Goebel toonde zich een geestverwant van Darwin (en van Schleiden) en hij verzette zich tegen Goethe's en Brauns typologische morfologie. Functie bepaalt de vorm, verklaarde Von Goebel, en Braun vond Goebels standpunt een 'haast tragische vergissing', hetgeen een compliment voor de kwaliteit van de tegenstander inhoudt.

Voor een plantenmorfoloog is de aanschouwelijke ervaring van de tropische flora onmisbaar en Goebel bereisde Ceylon, Java, Venezuela, Australië, Nieuw-Zeeland en Brazilië.

Onder biologen bleef *Pflanzenbiologische Schilderungen* een graag gelezen informatiebron. Het boek beschrijft de vormen van de planten die in een natuurlijk verband vegetaties vormen en hun uiterlijk bepalen. Von Goebel behandelt o.a. mangrove, epifyten, waterplanten en vetplanten in samenhang met het milieu; het zijn goed geschreven bijdragen tot de tropische vegetatiekunde. Water als vormbepalende factor is het voornaamste onderwerp in *Einleitung in die Experimentelle Morphologie der Pflanzen* (1908).

Metamorfose, schreef Von Goebel, is de ontwikkeling van een organisme. Vormveran-

dering is een ontogenetisch beloop en veranderende functies veranderen de vorm van de organen. Dit laat experimenteren en meting toe. Overigens heeft elke orgaanrest een fylogenetisch verleden.

Goethes bladmetamorfosen ter verklaring van de bloembouw van de hogere planten zijn fantasie, zei Von Goebel. Daarentegen, Hofmeisters theorie (VIII.15), die inhoudt dat de zaadbeginsels van de bloemplanten gelijkgesteld moeten worden aan het sporangium van de sporeplanten, geeft de ware verklaring. Het houdt in dat de geslachtsorganen van de bloemen als fertiele varenbladeren (sporofyllen) begrepen moeten worden. Een bloem is een loot die sporofyllen draagt.

Deze gedachte was niet nieuw. Schleiden had zo'n suggestie geopperd. Een bloem ontwikkelt zich als een eindorgaan (akropetaal), betoogde Schleiden, en een blad als een zijorgaan. Payer had zich in dezelfde zin uitgelaten (1857). Evenwel kreeg pas na Von Goebels waarnemingen en uiteenzettingen de loot-theorie aanhangers onder Darwinisten, ofschoon sommigen bezwaren maakten tegen de varenblad-bloem relatie (bij voorbeeld F.O. Bower, palaeobotanicus in Glasgow).

In latere jaren wijzigde Von Goebel zijn mening, dat varensporofyllen als loofbladeren beschouwd moeten worden die ter wille van de voortplanting van vorm veranderden (1880).

De toelichting door Mägdefrau (1973: 137-139) op Von Goebels omvangrijke werk (alleen de Organographie telt al bijna 3000 bladzijden) geeft mij aanleiding te noteren dat Von Goebel het nutteloze van vele eigenschappen van organismen opmerkte. Hij vermoedde dat deze, na hun toevallige ontstaan, naderhand toch tot voordeel kunnen strekken, in een gewijzigde situatie. De veelvormigheid, beter gezegd veelzijdigheid, van de planten in de natuur overtreft die van de levensvoorwaarden.

Dit onmiskenbare verschijnsel, dat in de tropen nog meer in het oog springt dan in gematigde klimaten, past goed in de Darwinistische natuurbeschouwing zoals Von Goebel deze hanteerde. Zijn aandacht voor het bestaande, voor het zich kennelijk handhaven van overbodigheden, eigenschappen die overlevingskansen niet bevorderen, kortom de 'weelde in de natuur', is echter strijdig met Darwins leer. Daarom weerspiegelt en bevordert de plantenmorfologie volgens Von Goebels opvattingen het neo-Darwinisme.

35. *Slotaantekeningen*

De natuur gaat niet te werk zoals een architect of een huizenbouwer om een organisme te vormen. Van nature groeien levende wezens naar een vastgesteld, tevoren kenbaar doel (de vorm van de ouders). Aldus Aristoteles, die erop wees dat een organisme zichzelf vormt en niet door een maker werkelijkheid wordt. Het vormt zichzelf, doelgericht en van binnen uit en volgt daarbij een vaste weg naar het vastliggende doel; externe krachten werken mee maar veroorzaken dit niet.

Deze ontwikkeling is een beweging; een ordening van vormen vereist bewegen. De organen, in vorming en gevormd, zijn steeds onderling afhankelijk. Toeval bij die vorming is dan ook uitgesloten. Het levende wezen neemt de tevoren vaststaande vorm aan (gedreven door de (inwendige) *causa finalis* en dank zij de *causae formalis* en *efficiens*).

De typologische morfologie zou, na de Renaissance, door de 17e-eeuwer Severino (p. 277) herbegonnen zijn. Van deze Napelse hoogleraar zijn veel en omvangrijke manuscripten bewaard gebleven maar nimmer gepubliceerd, ofschoon voorbereidingen daartoe

getroffen waren. Hij mag gezien worden niet alleen als een tegenstander van Aristoteles' biologie, maar vooral als een neo-Platonist, een sterk door Paracelsus en Della Porta (p. 286) beïnvloede bioloog, misschien een geestverwant van de Cambridge neo-Platonisten (XI.27). Naar verluidt zou Severino de typologische morfologie hervormd en verder analyserend hebben uitgewerkt, zodat hij een idealistische morfologie beoefende (p. 329).

Aan het slot van de 19e eeuw had de fylogenetische morfologie de idealistische en de typologische morfologie naar de (verre) achtergrond gedrongen. Deze verschuiving heeft zich in de 20e eeuw voortgezet, terwijl de fylogenetische morfologie op haar beurt heeft moeten wijken voor de causale morfologie, die beter experimentele morfologie kan heten. De verklaring van deze ontwikkeling is het voortdurend toenemend overwicht van de mechano-materialistische benadering van biologische vraagstukken. De abstracte typologie moest na 1860 zijn gezag en greep aan de fylogenie afstaan. Deze laatste pretendeert op natuurwetten en materiële causa's te steunen, maar is, evenals de typologie, voor experimenteel onderzoek nagenoeg ontoegankelijk. Fylogenie als passieve vormende factor moet na de 19e eeuw steeds meer zwichten voor de fysisch-chemische proefondervindelijke werkwijzen, die sinds de laat 19e eeuw vooral door toedoen van embryologen verbazende resultaten afwierpen.

Jacques Monod (1910–1976) sloot zich aan bij het aloude kristalmodel dat Buffon, evenals zijn voorgangers wilde toepassen ter verklaring van het aannemen van vormen. Monod deed in 1970 de uitspraak dat autonome morfogenese zoals van levende wezens eveneens bij kristalvorming optreedt. Levende wezens verschillen van kristallen door de veel grotere hoeveelheid informatie die van generatie op generatie wordt overgebracht. Tussen organismen en kristallen bestaat slechts een puur kwantitatief verschil (aan informatie).

Het behoort niet tot mijn taak te constateren dat Monods leer het in principe mogelijk maakt sneeuwvlokken door toegevoegde informatie in ijsberen te veranderen en ook niet dat zo'n metamorfose experimenteel nooit anders dan door tussenkomst van levende wezens gelukt, zoals Diderot al heeft uitgelegd (p. 469).

Onweersprekelijk staat vast dat morfogenese, het vorm verkrijgen van organen en organismen, begeleid wordt door in- en uitwendige, aantoonbare of vermoedelijke fysische factoren. Voorts blijkt na elk onderzoek dat die begeleiding, oorzaak en gevolg, meer gecompliceerd is, fijner afgestemd, dan zich liet voorzien. Steeds opnieuw moeten we besluiten dat het op zijn best slechts mogelijk is zeer beperkte en gerichte vragen te beantwoorden. Causale analyses, correlaties en syntheses die de moleculaire biologie dagelijks onthult en aantoon, bewijzen een onafzienbaar gediversifieerde, meer-dimensionale en subtiele samenhang. Indien deze samenhang zich al ooit geheel zou laten ontcijferen, zouden de vormen van de organen en de organismen, hun oorsprong en hun samenspel, toch niet verklaard zijn.

Elk deelproces verkrijgt zijn functie en zijn kwaliteit door de aanwezigheid van andere deelprocessen, directe aanwezigheid, contact, of afstandelijke aanwezigheid. Het levende geheel dat de delen opbouwen, handhaven en afbreken, verkrijgt, behoudt en verliest zijn vorm tijdens talloze energie-uitwisselingen. Waarom en waardoor het geheel tot stand komt, is een vraag die biologen onoplosbaar hebben verklaard. Hoe de vormen tot stand komen onderzoeken zij sinds Aristoteles. Vormen sturen en storen gelukt, maar dit verschaft slechts informatie over gevolgen van ingrepen in een natuurverschijnsel dat op voorhand de behuizing maakt voor de levensprocessen, materiële en immateriële.

De drijfveer die de orgaanvormen en het organisme tot stand brengt hebben de fysico-chemische ontdekkingen niet aan het licht gebracht. In de 20e eeuw wijzigden de biologen het toverwoord en-telechie in en-ergie, maar het raadsel bleef hetzelfde. In de 13e eeuw gaf Thomas van Aquino nadenkend over het vermogen van embryonale materie vormen te actualiseren, de formule die in de 20e eeuw geldig blijft: *Formae educuntur e potentia materiae*. Vorm, verduidelijkte Thomas, is geen onafhankelijk begrip, maar ontspruit aan de lendenen en het ingewand der materie.

De literatuurlijst en registers zijn te vinden in deel 2b.