

VERNIEUWING EN VERSCHEIDENHEID
Geslachtelijke voortplanting als ontwikkelingsproces

INAUGURELE REDE
uitgesproken bij
de aanvaarding van het ambt van
hoogleraar in de plantkunde
aan de Landbouwhogeschool te Wageningen
op 2 december 1976

door

Dr. M.T.M. Willemse

Voor Annemie
Nicole
Brigitte
Michiel

Waarde toehoorders,

De Vernieuwing en Verscheidenheid van levensvormen, zoals deze zich presenteert tijdens de ontwikkeling van het leven, is het belangrijkste resultaat van het vermogen tot geslachtelijke voortplanting.

Vandaar heden de uitnodiging aandacht te schenken aan de geslachtelijke voortplanting als ontwikkelingsproces in de tijd.

INLEIDING

Ontwikkeling en voltooiing markeren de levensloop van ieder organisme. Leven is een dynamisch gebeuren.

Voortplanting, een goede eigenschap van het levende, is als een afzonderlijk proces binnen de levensloop van een organisme te onderscheiden. Zij manifesteert zich in het bouwplan, de verschijningsvorm en het gedrag met grote verscheidenheid en drukt zijn stempel op de levensloop van een organisme.

Voortplanting als proces is in de ontwikkeling van het leven in de tijd onderhevig aan gerichte veranderingen, dit geldt met name voor de geslachtelijke voortplanting. Als ontwikkelingsproces laat het zich alleen duiden binnen de opeenvolging van levensvormen, welke zich in de loop der tijd hebben ontwikkeld.

Voortplanting wordt veelal verstaan als het vermeerderen van een organisme. Dit vermenigvuldigen karakteriseert de

ongeslachtelijke voortplanting, welke plaats vindt bij eenvoudige organismen; zij vermeerderen zich door het isoleren en afstoten van één of meer cellen die als start dienen voor een gelijkwaardig individu. Daarbij treedt tevens de verspreiding van het organisme op.

De ongeslachtelijke voortplanting wordt tijdens de ontwikkeling van het leven in de tijd geleidelijk verdrongen door de geslachtelijke voortplanting. Dit partner-gebonden gebeuren bestaat op cellulair niveau uit de vorming, het vervoer en, als hoofdmoment, de versmelting van geslachtscellen. De bijzondere betekenis van de geslachtelijke voortplanting is het vermogen tot voortbrengen van een vernieuwd individu, niet geheel lijkend op ouders waardoor het werd voortgebracht.

Geslachtscellen ontstaan na reductiedeling of meiose. Deze typische deling voorkomt culminatie van erfelijk materiaal in het produkt van de twee geslachtscellen: de zygote.

Belangrijker is echter de uitwisseling en verdeling van het totaal van erfelijke factoren, waarbij een aantal recombinaties kunnen optreden.

Eveneens heeft een verdeling van cytoplasma met organellen plaats; een niet onbelangrijk proces, dat mede de structuur van de zygote bepaalt.

Op de meiose volgt meestal differentiatie van geslachtscellen, een proces, dat deze cellen nauwkeurig op elkaar afstemd en tevens de cellen vervreemd van het organisme

van zijn oorsprong. Regeneratie van geslachtscellen is niet mogelijk. Beide cellen versmelten; het produkt, de zygote, is startcel voor een nieuw individu.

Het vermogen tot geslachtelijke voortplanting drukt duidelijk zijn stempel op de levensloop van een organisme.

Vanaf de eerste aanvang gaat het zich geleidelijk ontwikkelen tot de geslachtsrijpheid.

Voor veel organismen betekent dit een zo grote inspanning, dat het de inleiding is op het naderend verval en einde van de levensloop.

Voortplanting houdt in: vernieuwen, vermeerderen en verspreiden; de verscheidenheid binnen de levensvormen neemt hierdoor toe.

De aspecten van vernieuwen, vermeerderen en verspreiden treden geleidelijk naar voren wanneer het ontstaan en de ontwikkeling van het geslachtelijk voortplantingsproces in de loop der tijden belicht worden.

Het voortplantingsproces zelf wordt aangetast, zowel de vorming, als het vervoer, als de versmelting van geslachtscellen blijken een geleidelijke verandering te ondergaan.

In de levensloop grijpt eveneens de verandering in, met name wanneer uitstel plaats heeft van de vorming of uiteindelijke versmelting der geslachtscellen.

Ook de verspreidingsfase van het organisme verlegt zich binnen de levensloop of wordt daaraan ondergeschikt.

Het belangrijkste resultaat is echter, dat in de loop der tijden juist door het proces van de geslachtelijke

voortplanting de vernieuwing van organismen en mogelijk ook van levensvormen plaats kan vinden.

Het biedt mede de garantie voor het ontstaan van de verscheidenheid en complexiteit van levensvormen.

Van oudsher hebben vooral vergelijkende cytologische, anatomische en morfologische studies het voortplantingsproces beschreven en geduid. Ook tegenwoordig is het een belangrijk onderdeel van de ontwikkelingsbiologie.

Het ruimer inzicht in de ontwikkeling, de cellulaire organisatie en het versmeltingsproces van geslachtscellen alsmede de organisatie van het bevruchtingsprodukt, de zygote, is vooral te danken aan ultrastructureel en modern histochemisch onderzoek. Een belangrijk resultaat van electronenmicroscopie daarbij is een geleidelijke vernieuwing van het beeld van de cel.

De voorkeur om zich daarbij op dieren te oriënteren en in het bijzonder op zoogdieren, waarbij de regulatie van de voortplanting een hoofdthematiek vormt, heeft menselijke achtergronden. Ook wordt veel aandacht geschonken aan het ontstaan en funktioneren van geslachtscellen van minder hoog ontwikkelde organismen, waarbij de cellulare organisatie en differentiatie in het centrum van de belangstelling staan. Een aantal watergebonden organismen dringen zich met hun eenvoudige verschijningsvorm op als onderzoeksobject. Het is dan ook niet verwonderlijk, dat veel van onze kennis over het geslachtelijk voortplantingsproces aan watergebonden organismen is ontleend.

Wanneer de voortplanting als ontwikkelingsproces ter sprake komt, zal deze presentatie ondersteund worden door een blik in het hele plantenrijk. Het zal echter blijken, dat ook het dierenrijk op een aantal punten gelijkenis vertoont.

VOORTPLANTING ALS PROCES

Alvorens voortplanting als ontwikkelingsproces in de tijd ter sprake komt, verdient een omschrijving van de voortplanting als proces en als onderdeel van de levensloop van een organisme nadere toelichting.

De vorming van een nieuwe cel is het resultaat van bevruchting. Deze cel, de zygote, is de startcel voor een nieuw individu. De bevruchting, het versmelten van geslachtscellen, vormt het belangrijkste moment in het voortplantingsproces.

Hieraan vooraf gaat de aanzet tot vorming en rijping der geslachtscellen.

Deze partnercellen ontmoeten elkaar na een veelal geleid transport, om vervolgens met elkaar te versmelten.

Geslachtscellen

Inleiding tot de vorming van geslachtscellen is de reductiedeling, een gebeuren dat gericht is op het toekomstig funktioneren van de geslachtscellen. De aanzet hiertoe wordt gezocht in een samenspel van in- en uitwendige factoren, waarvan er slechts enkele bekend zijn¹. De reductiedeling of meiose voorkomt culminatie van erfelijk materiaal in het produkt van de twee geslachtscellen: de zygote. Belangrijker is echter de uitwisseling en verdeling van het totaal van erfelijke factoren, waarbij een aantal recombinaties optreden.

Eveneens heeft een verdeling van het cytoplasma met celorganellen plaats. Doorgaans is dit een vrij gelijkwaardige verdeling over de vier cellen die na de reductiedeling ontstaan.

Tegelijk met of in aansluiting op de meiose differentieert meestal aansluitend de geslachtscel. In verschijningsvorm kan dit of een eenvoudige en beweeglijke cel zijn of er wordt een zeer specifieke en uiterst funktioneel gerichte cellulaire structuur gevormd.

De mate van differentiatie houdt in het algemeen gelijke tred met het ontwikkelingsniveau van het organisme. Aldus manifesteert zich geleidelijk een differentiatie in de geslachtscellen. Te beginnen bij enkele protozoa en de sponzen zet zich dit voort in het dierenrijk. Bij plant-aardige organismen begint de geslachtsceldifferentiatie bij enkele meercellige schimmels en gaat verder bij wieren, mossen, varens en enkele naaktzadigen.

Het funktionele verschil komt tot uiting in een beweeglijke cel die het erfelijke materiaal transporteert en een ontvangstcel die tevens reserves bezit nodig voor de eerste aanzet van het nieuw te vormen individu.

Dit funktionele onderscheid heeft zijn verwoording gekregen in de termen "mannelijke" en "vrouwelijke" geslachtscel, of gelet op het verschil in dimensie "kleine" en "grote" geslachtscel.

Belangrijker dan deze tegenstelling tot uitdrukking te brengen is te beseffen, dat beide cellen zeer nauw op elkaar afgestemd zijn.

Karakteristiek van de geslachtscellen

Als algemene karakteristiek van de vrouwelijke geslachtscel geldt het celvolume. In deze cel bevindt zich een veelheid van celorganellen, voedselopslag en informatiereserves voor snelle eiwitsynthese.

De onbeweeglijke cel kenmerkt zich veelal door een ordening van celorganellen rond een centraal gelegen celkern. Deze kern is in rustfase, hetzij als haploïde kern, hetzij in de meiotische profase. Om de vrouwelijke geslachtscel heen ligt normaliter een wand, sterk uiteenlopend in samenstelling en dikte.

De beweeglijke kleine mannelijke geslachtscel is voorzien van één of meer flagellen; dit organel dient voor de voortbeweging en voor de totstandkoming van het eerste contact tussen geslachtscellen.

Het aantal celorganellen is gering, deels staan zij in dienst van de voortbeweging, onder andere de mitochondriën, deels zijn zij betrokken bij het doordringen van de diverse barrières op de weg naar elkaar toe, zoals het enzymhoudende acrosoom.

Het chromatine is sterk gecondenseerd, omgeven door speciale kleine basische structuureiwitten en heeft een zeer karakteristieke vorm.

Mannelijke geslachtscellen bewegen zich in water, in enkele gevallen in cytoplasma, of zijn omgeven door semi-naal plasma, een medium dat zowel op de geslachtscel als op de transportweg een voedende en stimulerende invloed heeft.

Het versmeltingsproces

Geslachtscellen versmelten gewoonlijk in vooraf daartoe bestemde membraanzônes. Na passage van alle transportwegen met hun barrières komen, veelal gestimuleerd door onderlinge aantrekking, de geslachtscellen met elkaar in kontakt. Kontaktplaats is de buitenkant van het celmembraan. Deze waarschijnlijk met glycocalyx bezette grenslaag bevat herkennings- en kontakteiwitten. Deze speciale membraanstructuur komt plaatselijk op de geslachtscel voor. Na het kontakt volgt de lokale vervloeiing van de membranen. Tijdens of soms voorafgaand aan dit kontakt, wordt de rust van de vrouwelijke geslachtscel doorbroken, de ei-aktivatie start.

Dit kan ondermeer een voltooiing van de reductiedeling, een nieuwe lokalisatie van de celorganellen en een tegengaan van verdere indringing van mannelijke geslachtscellen inhouden.

Tijdens de versmelting wordt nieuw cytoplasma aan de vrouwelijke geslachtscel toegevoegd en fuseren de beide celkernen.

De kern van de mannelijke geslachtscel neemt eerst in volume toe en komt dan in kontakt met de celkern van de vrouwelijke geslachtscel. Van beide haploïde kernen versmelt het buitenmembraan, vervolgens herhaalt zich dit proces ook met het binnenmembraan.

De nieuwe kern komt pas volledig gereed tijdens de profase van de eerste celdeling, daar treedt de hereniging van de

chromosomen op. Dan pas is de diploïde cel in staat tot vorming van een nieuw individu.

Vorming van gameten, het vervoer en de versmelting zijn de belangrijkste fasen in het geslachtelijke voortplantingsproces. De geslachtscel is daarbij een gespecialiseerde cel. Deze stoot zich vervolgens af van het moederorganisme, wordt daarvan vervreemd en verliest het vermogen tot regeneratie. Geslachtscellen zijn daardoor bijzondere levensvormen en binnen de levensloop van een individu nemen zij een bijzondere plaats in.

VOORTPLANTING ALS PROCES BINNEN DE LEVENSLLOOP VAN EEN ORGANISME

In de levensloop van een organisme is de geslachtsrijpheid verbonden met de fase van de volle wasdom.

Vanaf de eerste cel, de zygote, is echter de voorbereiding op het vermogen tot voortplanten al gaande. In de ontwikkeling van het individu drukt het bereiken van geslachtsrijpheid een stempel op de verschijningsvorm, zodat veelal meerdere inleidende fasen binnen zijn levensloop te onderscheiden zijn. Het volledig rijpen en loskomen der geslachtscellen betekent doorgaans de aanvang van de fase van geslachtsrijpheid.

Eenmaal tot volle wasdom gekomen stabiliseert zich het vermogen tot voortplanten met inbegrip van de eerste, soms lange, nazorgperiode van het ouder individu ten behoeve van het nieuwe individu. Daarna treedt het verval van het organisme op.

De levensloop wordt vanaf het begin sterk beïnvloed door het geleidelijke ontwikkelen van het vermogen tot geslachtelijke voortplanting. Dit is een reden deze betrokkenheid nader te omlijnen.

Aanvang en eerste fasen van de levensloop

Reeds bij de eerste deling van de zygote presenteert zich de cel, die als begin van de geslachtscellen aangemerkt kan worden. De vorming van het kielplasma of de uitblijvende

uitstoting van delen van het erfelijk materiaal zijn bij enkele dierlijke organismen de aanwijzingen voor de snelle afzondering van deze speciale cel.

Deze eerste selectieve deling geeft aanleiding tot de veronderstelling dat tussen de organismen onderling een onafgebroken verband bestaat in het doorgeven van voor kieming bestemde cellen.

De kiembaantheorie² legt dit verband in het samengaan van geslachtscellen en het vormen van een zygote, waarbij na zijn eerste deling, onmiddellijk de begincel voor de ontwikkeling van de volgende geslachtscellen ontstaat. Het kiemplasma zou daarbij in de celkern gelegen zijn. Er zijn enkele waarnemingen die deze veronderstelde snelle afzondering van cellen speciaal bestemd om de geslachtscellen te gaan vormen ondersteunen. Meer algemeen is, dat al zeer vroeg in de ontwikkeling, zeker bij dierlijke organismen, een aanvang wordt gemaakt met de inleiding op het geslachtelijke voortplantingsproces. Zelfs kan dit voor meercellige planten gelden. Door het permanent aanwezig blijven van qua structuur sterk op de zygote gelijkende initiaalcellen, vangt de aanzet tot geslachtelijke voortplanting eveneens aan in nog embryonale weefsels.

Geslachtsrijpheid

Eenmaal in gang gezet, is de ontwikkeling van het geslachtelijk vermogen van invloed op vorm en functie van

het organisme. Zeker geldt dit wanneer slechts één bepaalde vorm van geslachtelijk funktioneren tot uiting komt. Door het partner-gebonden zijn van het proces alsook door de sterke betrokkenheid van de ontwikkeling van de zygote op een van de partners als voedend individu, krijgt het organisme een daaraan aangepaste en specifieke verschijningsvorm.

Speciale voorzieningen, zoals kontaktorganen, voedende organen, barrières en een veelvoud aantrekkelijkheden bepalen in sterke mate de gestalte van het organisme. In deze gestalte presenteert het organisme zichzelf, onder andere ten opzichte van de partner.

Generatiewisseling

Wanneer alle ééncellige stadia, ook die welke in verband staan met het geslachtelijk voortplantingsproces, tot individu kunnen uitgroeien, wordt de levensloop van een dergelijk organisme gecompliceerd: de generatiewisseling treedt op.

Binnen een dergelijke levensloop ontstaan meerdere op elkaar gelijkende en toch verschillende verschijningsvormen. Dit onderscheid wordt onder andere veroorzaakt door het aantal sets erfelijk materiaal dat aan deze levensvormen ten grondslag ligt, een wisseling in haploïde en diploïde kernfase treedt op. De stadia van het geslachtelijk voortplantingsproces volgen elkaar, ofschoon verspreid, over meerdere individuen ongestoord op.

Hoe talrijk ook de verschijningsvorm moge afwisselen, het eenmalig volledig verwerken van het geslachtelijk voortplantingsproces bepaalt dat er sprake is van één levensloop.

Beëindiging van de levensloop

In de fase van volle wasdom kan het voortplantingsproces zich meerdere malen herhalen. Aansluitend treedt bij meer ontwikkelde organismen ook nazorg op, een opdracht aan beide of aan één van de partners.

Slechts bij uitzondering volgt op het voortplantingsproces zelf, het levenseinde of verval van één of beide partners. Enkele insekten en spinnen consumeren aansluitend op het voortplantingsritueel hun partner, ook bloemen van sommige orchideeën verwelken onmiddellijk na bestuiving. Dat ontluistering en verval van het organisme daarom intrinsiek verbonden zouden zijn is niet waarschijnlijk. De reden waarom voortplanting en afsterving zich soms gekoppeld aandienen, is wel een gevolg van de ontluistering welke na voortplanting optreedt. Dit is toe te schrijven aan de grote inspanning die de geslachtelijke voortplanting van een organisme vergt.

Wel is er een duidelijke relatie tussen de voortplanting en de grootte van een organisme, welke na een bepaalde periode bereikt wordt³. Over de fase van het ouder worden, een voor de biologie welhaast nog onbekend gebeuren, is overigens slechts weinig informatie voorhanden.

Voortplanten gaat vooraf aan veroudering, in feite betekent het binnen de levensloop het vermogen tot vernieuwing en continuïteit van de levensvorm. Volledige verdwijning van de levensvorm wordt hierdoor voorkomen en vernieuwing treedt op.

De dynamische ontwikkeling van het leven beïnvloedt voortdurend de levensloop van een individu; deze is aan veranderingen onderhevig waarbij het geslachtelijk voortplantingsproces een belangrijke rol speelt.

Tijdens de ontwikkeling van het leven ontplooiën zich dan ook vele levensvormen. Als een bijzondere schakel hierin funktioneert de geslachtelijke voortplanting. Zelf staat zij als proces, in dienst van vernieuwen, vermeerderen en verspreiden.

Vernieuwing uit zich in de toenemende verscheidenheid van levensvormen. Geslachtelijke voortplanting is zelf ook aan gerichte verandering onderhevig.

GESLACHTELIJKE VOORTPLANTING ALS ONTWIKKELINGSPROCES IN DE TIJD

Het idee van de geleidelijke ontwikkeling van het leven, de evolutie, vormt heden ten dage de achtergrond van de biologische denkwereld. Dit ontwikkelingsproces van het leven doortrekt iedere beschouwing over leven en levensvormen. Ook op de voortplanting drukt deze geleidelijke ontwikkeling haar stempel. Tegen genoemde achtergrond wordt de geslachtelijke voortplanting meer door het aspect van vernieuwing dan van vermeerdering en verspreiding gekenmerkt.

Het inzicht in de algemene geldigheid van het procesmatige verloop van de geslachtelijke voortplanting kwam rond de eeuwwisseling als nuchter feit uit het vergelijkend cytologisch en morfologisch onderzoek, de wetenschap zeer gelegen⁴. Het ondersteunde de jonge ideeën van de evolutie, een leer waaronder de wetenschap - toen nog voorzichtig dwepend met Darwin en lachend om Lamarck - gebukt ging vanwege haar consequenties voor het mensbeeld.

Enig zicht op de ontwikkeling van het leven wordt 'verworven' wanneer een zekere afstand wordt genomen van de veelheid van levensvormen. De verscheidenheid waarmee organismen zich in werkelijkheid aandienen mag echter niet verzwegen worden. Een dergelijke benadering heeft het effect, dat het evolutieproces een raadselachtig aspect behoudt.

Oorsprong van de celstructuur en van eenvoudige levensvormen

Geslachtelijke voortplanting als proces volgt op een geleidelijke ontwikkeling van de celstructuur en van eenvoudige levensvormen.

Het membraan dat celplasma met nucleïnezuur omgeeft is een theoretische voorloper of afgeleide van de oervorm van de cel. Eenvoudig is ook de cel van bacteriën en blauwwieren. Deze procyt is omgeven door een membraan, soms geplooid en mogelijk voorzien van stralingsgevoelige moleculen. Het celplasma is rijk aan ribosomen, centraal hierin ligt het nucleïnezuur. Soms draagt de cel één of meer flagellen, hetgeen duidt op een gerichtheid of polariteit van de cel. De cel zelf is omgeven door een wand. Een aanzet van een netwerk van membranen, vooral functionerend bij het benutten van stralingsenergie, ontwikkelt zich bij blauwwieren.

Veel meer ontwikkeld is de cel van de grootste meerderheid van organismen, de eucyt. Deze bezit een sterk ontwikkeld membraansysteem, het verdeelt de cel in compartimenten⁵ en staat in verbinding met het membraan, dat nucleïnezuur in plasma omgeeft: de celkern. Naast deze verworvenheid presenteren zich onder andere mitochondriën en plastiden in de cel, structuren welke op procytische levensvormen gelijken. Alle celorganellen zijn met een zekere ordening in het celplasma gerangschikt.

De verschijningsvorm van de eucyt is zeer wisselend. Bovendien treedt een grote verscheidenheid van celorganellen op, die ieder een eigen cyclus hebben. Juist door de variatie in

verschijningsvorm en het ontbreken van tussenvormen als overgangsstadia tussen procyt en eucyt, worden oorsprong en eerste ontwikkeling van de cel welhaast ongrijpbaar. Ook over het ontstaan van de dubbele set erfelijk materiaal, aanwezig in de diploïde celkern, bestaan alleen speculaties. Het is waarschijnlijk, dat de enkele set erfelijk materiaal dragende of haploïde kern een oorspronkelijke celkarakteristiek is. Bij het vormen van een diploïde kern ligt het voor de hand hierbij aan een vorm van celversmelting met kernversmelting te denken, of dit afgeleid te zien uit het delingsmechanisme van de celkern. Bij eenvoudige celtypen namelijk, treedt tijdens delingsprocessen voor wat betreft het transport en het verdelen van erfelijk materiaal, een grote variatie op. In de kernen lijkt de verdubbeling van nucleïnezuren en het gereed maken voor het transport daarvan in de vorm van chromosomen zich oorspronkelijk binnen een gesloten kernmembraan af te spelen. De verplaatsing van het materiaal geschiedt door splijting van de kern met behulp van de microtubuli. Pas bij meer ontwikkelde organismen verdwijnt het kernmembraan tijdens de kerndeling.

Aansluitend is ook de verdeling van het plasma, door de vorming van óf een phycoplast óf van een phragmoplast, óf door vacuolisatie met wandvorming, een markant verschil tussen eenvoudige cellen⁶. Zo op zich beschouwd vertoont de celdeling vooral binnen de eenvoudige organismen veel bijzondere kenmerken. Zulks in tegenstelling met hoger ontwikkelde organismen, waarbij het kernmembraan verdwijnt

en de fragmoplast het cytoplasma en organellen verdeelt. De oorsprong van de cel, haar samenstelling, ontwikkeling en celdeling zijn ontwikkelingsprocessen, voor de studie waarvan een belangrijke toename van cytologische kennis noodzakelijk is. Het onderzoek aan eenvoudige plantaardige en dierlijke cellen draagt met name hiertoe bij; deze leefwereld is de kraamkamer van de cel.

Het ontstaan van de geslachtelijke voortplanting

In de ontwikkeling van het leven gaat aan de geslachtelijke voortplanting de vorming van celstructuur vooraf; eerst bezit de cel een haploïde kern, vervolgens een diploïde kern. Ook de verschillende kern- en celdelingsprocessen zijn mogelijk inleidende processen. In deze wereld van eenvoudige plantaardige en dierlijke ééncellige levensvormen of van coenocytische levensvormen, zoals enkele eenvoudige vormen van schimmels en roodwieren, ontstaat geslachtelijke voortplanting. In onderlinge harmonie moeten reductiedeling, transport en versmelting van geslachtscellen zijn ontstaan om tot de geslachtelijke voortplanting te komen.

De ongeslachtelijke voortplanting schijnt in de tijd vooraf te gaan. Dit isoleren van speciale cellen als startcellen voor gelijkwaardige individuen, de sporen, kan in relatie staan met de vorming van geslachtscellen. Deze sporen gelijken zeer sterk op eenvoudige geslachtscellen⁷. Ook wordt een simpele wijze van overdracht van erfelijk materiaal bij eenvoudige organismen of een verandering van levenskonditie als inleiding tot geslachtelijke voortplanting

gezien⁸.

Een indicatie voor het ontstaan van de geslachtelijke voortplanting is het optreden van een tamelijk explosieve ontwikkeling van levensvormen, welke in de ontwikkeling van het leven plaats heeft gehad⁹. Deze veronderstelling gaat er dus van uit, dat de geslachtelijke voortplanting zich kenmerkt als belangrijk mechanisme in de ontwikkeling van de verscheidenheid der levensvormen.

De eenvoudigste vorm van geslachtelijk voortplanten

Schimmels en wieren en slechts enkele dierlijke organismen, vertonen als ééncelligen of als eenvoudige meercellige individuen de primitiefste vorm van geslachtelijke voortplanting. Het vormen en versmelten van uiterlijk gelijkvorming cellen voltooit het proces van isogamie. De cellen zelf blijken elkaar echter aan te vullen, zodat er toch van verscheidenheid van partners sprake kan zijn. Hier duiden de gebruikte tekens plus en min eerder op de tegengesteldheid dan op het partner-gebonden zijn. Of verraadt zich hier een natuurlijk of zelfs menselijk trekje?

De geslachtscellen zijn beweeglijk en bezitten een cellulaire structuur overeenkomstig de cellen waaruit ze voortkomen. Het kenmerkende verschil is het vermogen tot versmelten. Van een klein aantal organismen is dit proces van isogamie bekend, in het bijzonder van Chlamydomonas-soorten, ééncellige en beweeglijke groenwieren.

Om vele redenen een graag voor experimenten gewild en geplaagd organisme tot het onbeleefd verstoren van zijn voortplanten toe.

Het kontakt tussen de geslachtscellen van *Chlamydomonas*¹⁰ wordt bevorderd door het bijeen gaan liggen van gameten, een proces van onderlinge massale aantrekking. In deze kleine kluwen raken de flagellen van cellen elkaar en strengelen zich ineen door agglutinaties van op de membraan gelegen complementaire proteïne structuren. De celbases van beide cellen komen bijeen. Op dat moment vormt er zich een vingervormig uitsteeksel vanuit één der cellen: de bevruchtingstubulus of gamosoom. Deze maakt kontakt met het membraan van de andere cel en doorbreekt de begrenzing door het vervloeien van beide membranen. Dan begint de celfusie welke zich kenmerkt door het geleidelijke verdwijnen van de tegen elkaar liggende membranen. De celinhoud vermengt traag maar geordend, de celsymmetrie blijft behouden en alle celonderdelen blijven intact.

Met de kernversmelting vormt zich de zygote welke pas volledig is na versmelting der chloroplasten en uitsluitend bij *Chlamydomonas* waargenomen is¹¹. Het produkt, de zygote, is niet de som van twee cellen, maar het resultaat van een intensief en volledig versmeltingsproces van twee speciale partnercellen waaruit aldus een vernieuwde cel ontstaat.

Diploidie

De zygote bevat een dubbele set erfelijk materiaal en is daardoor voorzien van een differentiatievermogen, dat in

vergelijking met de cel met een haploïde kern tot grotere verscheidenheid - wellicht ook aanpassing - in staat is. Dit komt duidelijk naar voren bij organismen die een haploïd en ook een diploïd gefundeerde structuur binnen hun levensloop hebben. De diploïd gebaseerde verschijningsvorm is daar complexer en vertoont meer differentiatie. Iets dergelijks laten ook de hogere schimmels, met name de basidiomyceten zien. Deze organismen hebben in hun cel twee haploïde complementaire kernen. De verscheidenheid welke deze schimmels aan de dag leggen in hun vermogen tot vorming van vruchtlichamen blijkt groot te zijn. Op velerlei wijzen is dan ook te genieten van paddestoelen. Ook de eerste dierlijke vormen, veelal met diploïde celkernen maken een snelle ontwikkeling door in de tijd. Wellicht vormen de beweeglijkheid en de heterotrofie in combinatie met het "diploïd" zijn, de garantie voor deze zo succesvolle start van het dierenrijk. Opvallend is de hoge graad van differentiatie, die de eerste vormen van dierlijke organismen al vroeg in de biohistorie bereikt. Het aanwezig zijn van een dubbele set erfelijk materiaal in de celkern is de basis voor de stap tot complexere organisatie van een levensvorm en vormt het fundament waarop het geslachtelijke voortplantingsproces rust.

COMPLEXE WATERGEBONDEN LEVENSVORMEN

Isogamie kenmerkt de primitievere watergebonden en met name veel plantaardige levensvormen. Naarmate de organismen zelf ingewikkelder worden, ontstaat er een cytologisch en morfologisch verschil tussen beide geslachts-cellen en verliest één van beide geleidelijk het vermogen tot eigen beweging. Ongelijkheid van geslachtscellen naar vorm en functie leidt tot het versmeltingsproces van anisogamie.

Anisogamie

Anisogamie als ontkenning van isogamie beperkt zich alleen tot de vorm. Bij isogamie wordt tussen de partnercellen gezien hun functie in veel gevallen een verschil opgemerkt. Anisogamie kan een inleidend proces zijn, gericht op de tot stand koming van een grote zygote. Een dergelijke volumineuze cel, gevuld met reservevoedsel, zou een betere uitgangssituatie opleveren voor het tot stand komen van een nieuw individu¹².

Anisogamie is de versmelting van een grote beweeglijke met een kleine beweeglijke geslachtscel. Het meest opvallende verschil is het celvolume, waarbij het aantal en het type celorganellen in de ene cel groter is dan in de andere cel. Slechts enkele ultrastructurele detailverschillen tussen de cellen onderling zijn bekend, zoals een ontbrekende oogvlek en het optreden van een reuze

mitochondrie bij de mannelijke geslachtscel¹³.

Kenmerkend voor de geslachtscellen zijn de lichtere kleur, veroorzaakt door een geringere hoeveelheid pigment aan de membraan van de chromatofoor, alsook de aanwezigheid van het choanoidlichaam, een ringvormige structuur tegen het plasmamembraan, de basis voor de toekomstige bevruchtingstubulus. Tijdens versmelting heeft vormverandering plaats en de celwand, indien aanwezig, verdwijnt. In de zygote degenereert de chromatofoor en wellicht ook het reuze mitochondrie, afkomstig van de mannelijke geslachtscel.

Met betrekking tot het ontstaan van de ongelijkheid in geslachtscellen ligt het terrein voor onderzoek nog open. In mindere mate geldt dit voor geslachtscellen die deelnemen aan oögamie.

Oögamie

Wanneer één geslachtscel onbeweeglijk en groot is en de andere beweeglijk, wordt het versmeltingsproces als oögamie aangeduid.

Meer ontwikkelde levensvormen worden gekenmerkt door de ontwikkeling van een grote onbeweeglijke cel, de vrouwelijke geslachtscel, en een kleine beweeglijke cel, de mannelijke geslachtscel.

Zeer duidelijk treedt funktieverdeling op. De vrouwelijke geslachtscel verzorgt voeding voor zygote en embryo, bepaalt zowel plaats en tijd als de eenmaligheid van de versmelting

en stuurt lokstoffen uit om voor de partnercel een gerichte transportweg te bevorderen.

De mannelijke geslachtscel vervoert het complementair erfelijk materiaal en is uitgerust met een bewegings-apparaat en penetratiemechanisme. Bovendien aktiveert deze cel de vrouwelijke geslachtscel.

Oögamie bij wieren

Bij de plantaardige organismen laten roodwieren een primitieve vorm van oögamie zien. Deze zeer oude organismen bezitten een ontwikkeld as-systeem als bouwplan of zijn lapvormig, waarbij geringe celdifferentiatie voorkomt. In deze vorm treedt een vrij eenvoudige cel als vrouwelijke geslachtscel op, terwijl de mannelijke geslachtscel klein en onbeweeglijk is.

De mannelijke geslachtscel, het spermatium¹⁴, is rond en wordt omgeven door een wand bestaande uit zure polysacchariden, nodig voor de vasthechting aan de wand van de partnercel. De cel heeft zelf een kern met gecontraheerd chromatine vergelijkbaar met de contractie die bij celdeling plaats vindt. Voorts bevat zij mitochondriën en soms plastiden, alsook een spermatium-vesikel dat enzymen bevat om de gelatineuze coating van de roodwierenplant te kunnen doordringen. Bij deze primitieve vorm zijn aldus in de cel alle voorzieningen om transport van de kern mogelijk te maken aanwezig. Maar middelen om zelfstandig te bewegen ontbreken, het spermatium wordt al zwevend door het water vervoerd en aan zijn geluk overgelaten.

De vrouwelijke geslachtscel van roodwieren is in rijp stadium een flesvormige cel, het dunne langgerekte gedeelte steekt buiten het weefsel uit en dient voor de opvang van het spermatium. Het cytoplasma van deze cel karakteriseert zich door de aanwezigheid van enig reservemateriaal en door het gemis aan chromatophoren. Na versmelting van de kernen gaat het cytoplasma rond de kernen tekenen van degeneratie vertonen en het lange uitstekende gedeelte van de cel, de trychogyne, verdwijnt. Hulpcellen zorgen voor de voeding van de zygote¹⁵.

Roodwieren hebben een eenvoudige en speciale vorm van oögamie, een proces gelijkend op dat bij de ascomyceten. Een verband tussen schimmels en roodwieren op meer dan alleen deze grond wordt dan ook verondersteld¹⁶.

Roodwieren worden gekenmerkt door een aantal primitieve cytologische eigenschappen, wellicht een reden waarom de differentiatie bij deze organismen nogal beperkt is, ook met betrekking tot het geslachtelijk voortplantingsproces.

De geslachtscellen van draadvormige groenwieren, de kranswieren en bruinwieren zijn meer gedifferentieerd.

De mannelijke geslachtscel van het draadvormig wier Oedogonium is peervormig met aan de basis veel flagellen en aan de top een puntvormige flexibele uitloper. De celkern vertoont enigermate contractie van het chromatine-materiaal en wordt door dicht cytoplasma met organellen en reservevoedsel omgeven. Opmerkelijk is het gedeelte onder de flagellen, waar zich vesikels bevinden die in dit geval

wellicht dienen voor de totstandkoming van plasmogamie¹⁷. De vrouwelijke geslachtscel is rond, met een centrale vacuole met er omheen veel reservevoedsel. Dicht bij de plaats waar de mannelijke geslachtscel kan binnendringen ligt cytoplasma met maar enkele celorganellen en de kern. Het binnendringen geschiedt door een speciale opening, de mannelijke geslachtscel komt zo op een bepaalde plaats in kontakt met de vrouwelijke geslachtscel¹⁸.

Bij de complex gevormde kranswieren is de mannelijke geslachtscel lang en gebogen van vorm. Tijdens de vorming condenseert het chromatinemateriaal zeer sterk en treedt gerichte organelverdeling op. Aan de zijde van de twee flagellen liggen de mitochondriën, aan de andere zijde amyloplasten en kleine vetdruppels. Mede bepalend voor de vorm zijn de microtubuli, welke verbonden zijn met de structuren die aan de basis van de flagellen liggen. De vrouwelijke geslachtscel is langgerekt met aan de basis de celkern. In het cytoplasma wordt een grote hoeveelheid vet en zetmeel opgeslagen. Opvallend is dat zich rond deze cel langgerekte cellen aanleggen en een opening vormen aan de top van de vrouwelijke geslachtscel om versmelting mogelijk te maken¹⁹. De aanwezigheid van weefsels om de geslachtscellen heen is kenmerkend voor complex gevormde wieren.

De geslachtscellen van bruinwieren zijn in hun opbouw te vergelijken met die van meercellige complex gevormde wieren. Tijdens het bevruchtingsproces laat de vrouwelijke

geslachtscel de aantrekking van de mannelijke geslachts-cellen zeer fraai zien. Dit feit is aanleiding geweest om de verschillende lokstoffen te analyseren, die door de vrouwelijke geslachtscel van bruinwieren worden gevormd. Daarin blijken, zoals verwacht, zeer soorteigen stoffen werkzaam te zijn²⁰.

Opvallend is het proces van binnendringen en versmelten bij het geslacht *Fucus*. Het uiteinde van de flagel van de mannelijke geslachtscel hecht zich aan de wand van de vrouwelijke geslachtscel. Door aanhechting van de vele mannelijke geslachtscellen gaat de vrouwelijke cel roteren. Slechts één mannelijke geslachtscel dringt naar binnen. Hierbij maakt de mannelijke geslachtscel waarschijnlijk gebruik van enzymen om binnen de dringen²¹.

De reactie van de vrouwelijke geslachtscel is tweevoudig, eerst de produktie van een inaktiverende stof en vervolgens vorming van een extra gelatineuze celwand. Beide reacties gaan een veelvuldig indringen van mannelijke geslachtscellen tegen. Het merkwaardige van dit proces is de gelijkenis die het vertoont met hetgeen bij dierlijke organismen wordt waargenomen. Zowel voornoemd bevruchttingsproces, alsook de structuur van de geslachts-cellen van plant en dier zijn hier onderling goed vergelijkbaar.

De genoemde voorbeelden illustreren de variëteit van opbouw en functioneren van geslachtscellen bij wieren. Deze verscheidenheid is zo groot, dat het proces van

oögamie bij deze lagere planten slechts in grote lijnen te beschrijven is. Ook voor een vergelijking met andere organismen geldt ditzelfde.

Oögamie bij plant en dier

Mannelijke geslachtscellen van dierlijke organismen bezitten veelal maar één flagel; bij plantaardige organismen is dit een uitzondering²².

De mannelijke geslachtscel van dieren heeft een soort-eigen vorm, zowel bepaald door de vorm van de sterk gecondenseerde kern als door het binnendringingsmechanisme, het acrosoom, een vesikel vol met lytische enzymen.

De vorm van de kern wordt deels bepaald door de sterke condensatie, welke het nucleïnezuur heeft ondergaan.

Daarbij worden de normale, basische structuureiwitten vervangen door kleinere soortspecifieke eiwitten, de protaminen²³.

Pas na de bevruchting, vóór de eerste kerndeling gaan de protaminen weer over in histonen²⁴.

Belangrijk voor de aantrekking tot en de vasthechting aan de vrouwelijke geslachtscel is het membraan van de mannelijke geslachtscel, waarin specifieke herkennings- en contactstoffen op bepaalde plaatsen aanwezig zijn.

De verscheidenheid van mannelijke, dierlijke geslachtscellen is zo groot, dat deze soortspecificiteit een bruikbare mogelijkheid biedt om het verloop van het ontstaan van de betrokken levensvormen vast te stellen²⁵.

De vrouwelijke geslachtsceel van dierlijke organismen is volumineus en onderscheidt zich onderling sterk door een verschillende cellulaire organisatie, onder andere in hoeveelheid en hoedanigheid van reservemateriaal en door het verloop van het ontwikkelingsproces. Opmerkelijk is hierbij, dat speciale omringende cellen de vrouwelijke geslachtsceel voeden en hun stempel drukken op de differentiatieprocessen welke na bevruchting volgen.

Enige overeenkomst in globale beschrijving is er wel tussen de geslachtsceellen van plant en dier. Binnen de enorme verscheidenheid echter uiten zich toch maar incidenteel enkele overeenkomsten die veelal veroorzaakt worden door een gelijkwaardige uitwendige conditie.

Van grote betekenis voor de ontwikkeling en produktie van geslachtsceellen is de relatie met het omliggend weefsel en de invloed van het regulatiesysteem van het organisme. De inwerking van uitwendige biotische of abiotische factoren beïnvloedt de vorming van geslachtsceellen. Zo wordt het tijdsverloop bij de ontwikkeling van de mannelijke geslachtsceel van de Zebra vis bepaald tijdens het paringsritueel zelf en staat dus in direkt verband met voortplantingskondities²⁶.

Een dergelijke betrokkenheid speelt zich bij planten ook af. Bij het bruinwier *Dictyota* blijkt het afstoten van geslachtsceellen sterk afhankelijk te zijn van het maanlichtritme in de natuur, een bepaalde vorm van geregleerde romantiek²⁷.

Het geslachtelijk voortplanten vertoont bij plant en dier een sterke gevoeligheid voor factoren uit de omgeving, een verschuiving daarvan vertaalt zich in een of andere vorm van aanpassing. Zo ontpopt zich rond het voortplantingsproces een fijn gestemd samenspel van in- en uitwendige factoren.

De verscheidenheid van geslachtelijk funktioneren en manifesteren is bijzonder groot. De toenemende differentiatie van het organisme dat hierop gericht is, voltrekt zich met name in organismen die een structuur hebben met als fundament een dubbele set erfelijk materiaal. De ontplooiing van deze diploïde levensfase binnen de levensloop is van bijzondere betekenis voor de verdere ontwikkeling van de levensvorm.

Bij slechts enkele primitieve dieren - maar bij een veelheid van vooral meercellige schimmels en wieren - blijkt dat ieder ééncellig stadium binnen de levensloop een zelfstandig bestaan kan leiden als één cel, of, vanuit één cel groeiend, als organisme. Dit vermogen om zich binnen de levensloop in meerdere levensvormen te presenteren houdt tevens een afwisseling van kernfase in. Binnen een dergelijke levensloop wisselen zich individuen met een enkele of een dubbele set erfelijk materiaal af.

Het optreden van generatiewisseling

Het vermogen zich binnen één levensloop van verschillende verschijningsvormen af te wisselen en dat gepaard gaat met

kernfasewisseling, speelt zich vooral bij planten af en is onafhankelijk van het type voortplantingsproces. Uit ieder ééncellig stadium ontwikkelt zich een individu. Alvorens zich uit een meiotisch gevormde cel, de meiospore, een geslachtsceel differentieert, ontstaat eerst een nieuw individu. Dat de generatiewisseling eigen is aan primitieve meercellige organismen, schimmels en enkele groenwieren en met name roodwieren, zal dan ook geen verwondering wekken. Het vermogen tot verdere groei vanuit één cel is geen bijzonderheid.

Een algemeen model voor het type levensloop kan echter niet worden gegeven. In feite kan ieder gevormd, ééncellig stadium tijdens de levensloop tot individu uitgroeien zoals dit bij de roodwieren meermaals gebeurt. Door het verschil in sets erfelijk materiaal per individu binnen een dergelijke levensloop kan een onderling vormverschil optreden.

De afwisseling van fase stelt plantaardige organismen beter in staat zich naar de omstandigheden te richten en te regelen²⁸. Het belangrijkste is echter, dat dit type levensloop de mogelijkheid biedt tot hogere differentiatie te komen door de diploïde levensfase te ontwikkelen tot de hoofdfase van de levensloop. Zo ontplooit zich geleidelijk de diploïde fase als meest gedifferentieerde levensfase van een organisme. Een opvallende differentiatie, die de diploïde fase zich toeëigent, is de zorg voor de verspreiding, waarvan de bloei- en zaadverspreiding de opvallendste uitingen zijn.

De levensloop blijft daarbij, hoe gespreid ook, binnen het stramien van de geslachtelijke voortplanting. Deze gespreide levensloop draagt eveneens bij tot grotere verscheidenheid van levensvormen. Een oögaam organisme met gespreide levensloop is de voorloper van de plant-aardige landgebonden organismen. Dit overgaan tot het leven op land, zou een bevorderende rol kunnen spelen voor het tussenschuiven van de diploïde levensfase binnen de levensloop van wieren, die als voorlopers van de eerste op land verschenen levensvormen beschouwd worden²⁹.

EENVOUDIGE LANDGEBONDEN LEVENSVORMEN

In aansluiting op de watergebonden levensvormen karakteriseren mossen en varens, als eenvoudige landgebonden levensvormen, zich door hun oögame voortplanting.

In de levensloop, waarbinnen generatiewisseling plaats vindt, ontwikkelt de zygote zich afhankelijk van de gametenvormende plant tot een nieuwe diploïde plant.

De functie van de zygote als rustfase en als verspreidingsvorm binnen de levensloop van het organisme vervalt. Dit wordt toevertrouwd aan de diploïde plant, die sporen produceert welke na reductiedeling ontstaan en die in rust kunnen gaan en zich verspreiden.

Uit deze spore groeit een plantje dat binnen omliggend weefsel de geslachtscellen produceert.

De mannelijke geslachtscel

De mannelijke geslachtscellen van eenvoudige watergebonden levensvormen vertonen reductie van celorganellen, een specifieke vorm en een gering aantal flagellen. Bij complexe landvormen neemt het aantal flagellen sterk toe. Dit optreden van verschillende voortbewegingsmechanismen is een leidraad om de ontwikkeling van levensvormen te vervolgen³⁰. De complexiteit van deze structuur neemt bij hogere organisatie van levensvormen toe.

De mannelijke geslachtscel bij mossen is gebogen van vorm en bezit onderaan twee flagellen aan het basaal lichaam, de

mitochondriën en een gedeelte van de bundel microtubuli. Deze microtubuli lopen langs de sterk gerekte kern door tot in het voorste deel waarin zich een plastide met soms nog één mitochondrie kan bevinden³¹.

Bij varens ontwikkelt een dergelijke structuur van de mannelijke geslachtscel zich tot een gedrongen spiraalstructuur met meerdere flagellen.

Het ontstaan van de gedraaide vorm van de mannelijke geslachtscel bij plant en dier staat al geruime tijd in de belangstelling. Langs de gedraaide kern komen, in relatie met het basaal lichaam, bundels van microtubuli voor, die aan de basis van de cel met bandvormige structuren verbonden zijn. Het verhinderen van de aanmaak van microtubuli blijkt te resulteren in een vervorming van de structuur³². Dat mede de wijze van contractie van het chromatine in de kern vormbepalend is, moge duidelijk zijn³⁵. Evenwel zet de vorm zich over de gehele cel voort, ook daar waar geen kern aanwezig is³⁴. Het samengaan van kerncontractie en -vorming van microtubuli lijkt dan ook in een gereguleerd proces de uiteindelijke vorm te bepalen³⁵. De microtubuli houden deze structuur in stand.

Microtubuli functioneren in cellen als structuurvormende en structuurbewarende organellen. In het bijzonder wanneer behoud van vorm vereist is, bijvoorbeeld bij celdeling, bepaalde vormen van celkontakt, buisvormige topcelgroei en bij de bepaling van de celvorm, zoals hier bij mannelijke geslachtscellen, blijkt dit celskelet aanwezig te zijn. Dit celskelet van microtubuli ontstaat vanuit een

gelokaliseerd centrum in de cel, het microtubulus-organisierend-centrum³⁶. Na verloop van tijd kunnen de microtubuli verdwijnen.

Een dergelijk centrum, sterk geassocieerd met inactieve centriolen, verschijnt in het cytoplasma als opeengepakt en amorf materiaal. Bij blauwwieren, waar ook microtubuli in de cel voorkomen, wordt eveneens de aanwezigheid van een dergelijk centrum verondersteld, hetgeen dit procytisch celtype op dit punt een minder eenvoudig karakter geeft dan wordt aangenomen³⁷.

De vrouwelijke geslachtscel

De vrouwelijke geslachtscel bij mossen ontwikkelt zich tot een volumineuze cel met vacuolen, vetdruppeltjes aan de periferie, dictyosomen, plastiden en mitochondriën. Het aantal organellen neemt tijdens de ontwikkeling geleidelijk toe. Rond de vrouwelijke geslachtscel ligt als bescherming een amorfe visceuze substantie³⁸.

De vrouwelijke geslachtscel bij varens bezit om het celplasma een wand, die geen barrière vormt voor het binnendringen van de mannelijke geslachtscel, daar zich vooraan een opening bevindt. De cel wordt op deze wijze afgesloten van omliggend weefsel. De structuur bestaat hoofdzakelijk uit eiwitten en vetachtige componenten en is afkomstig van gedegenereerde organellen van de vrouwelijke geslachtscel³⁹. Bij enkele mossen en varens werd tijdens de ontwikkeling van de vrouwelijke geslachtscel waargenomen, dat tijdens de rijping het membraan van de vrij grote kern uitstulpingen vormt,

die worden afgestoten, waarna zij mogelijk tot organellen, zoals mitochondriën en plastiden, differentieren⁴¹.

Deze kern-cytoplasma interactie omlijnt het bijzondere karakter van de geslachtscel, waarvan de celorganellen door aanmaak en uitstoting een vernieuwing ondergaan.

De bevruchting

Het bevruchtingsproces heeft bij mossen en varens een zeer uiteenlopend karakter.

Meerdere mannelijke geslachtscellen kunnen, zoals bij de varen *Pteridium* is aangetoond, door een opening van de wand in een holte boven de vrouwelijke geslachtscel terecht komen. Daar begint de kern van de mannelijke geslachtscel te ontrollen en wordt nog iets cytoplasma afgestoten. Meestal dringt één geslachtscel in zijn geheel binnen, de kern vertoont nog steeds een spiraalvormige structuur. Vóór de bevruchting mist de kern van de mannelijke geslachtscel zijn membraan; zodra een kontakt met de vrouwelijke geslachtscel tot stand komt wordt als eerste zijn kernmembraan gevormd⁴².

Bij de fusie van de kernen maakt de top van de nog lange en door microtubuli ondersteunde kern kontakt met de ronde kern van de vrouwelijke geslachtscel en beide kernmembranen fuseren zeer plaatselijk. Uiteindelijk blijkt weinig of niets van het kernmembraan van de mannelijke geslachtscelkern te worden opgenomen⁴³.

Geslachtscel omringend weefsel

Het bevruchttingsproces, dat afhankelijk is van water als transportmiddel, wordt bevorderd door het weefsel rond de geslachtscellen.

De mannelijke geslachtscellen worden na rijping met regelmaat vrijgelaten als gevolg van de omhullende weefselstructuur waarbinnen deze cellen gevormd zijn.

Rond de vrouwelijke geslachtscel vormt zich een weefsel, dat duidelijk de weg markeert waarlangs enkele mannelijke geslachtscellen kunnen binnendringen. Bij dit contact spelen stoffen, die door de vrouwelijke geslachtscel worden geproduceerd en hun aanlokkende invloed uitoefenen op de mannelijke geslachtscel, een belangrijke rol. De samenstelling van deze lokstoffen is soortspecifiek.

Binnen het weefsel van de gametenvormende plant ontwikkelt zich de zygote, waarbij de oriëntering van de eerste delingswand bij verschillende groepen varens sterk verschilt.

De gametenvormende plant

Uit een meiospore, de rustfase in de levensloop, ontstaat de gametenvormende plant bij mossen en varens, die qua vorm sterk uiteenloopt. Bij mossen is zij lapvormig of heeft zij de vorm van een as met bladachtige structuren, het mosplantje. Bij varens is zij lap-, peer- of bolvormig. Met name bij varens leidt het gametenvormende plantje een kortstondig bestaan en is het uitermate klein.

Dit in steeds beperktere mate uitgroeien van de geslachts-cel-vormende plant bij een aantal varens, resulteert uiteindelijk in weefsel dat niet veel groter is dan de spore, waaruit het is ontstaan.

Betekent in eerste instantie deze spore de start voor een plantje dat beide geslachtscellen produceert, allengs komen sporen voor, die geslachtsgescheiden zijn en dus alleen in staat zijn tot produktie van één type geslachtscel.

De vorm van de spore verschilt bij varens aanvankelijk niet, maar allengs ontstaat een ongelijkheid van sporen-vorm, als een uitwendig herkenbaar kenmerk voor één bepaald geslacht.

Heterosporie

Dit differentiëren naar uitwendige verschillen in vorm komt het sterkst naar voren in de grootte der sporen. De oorzaak van dit onderscheid in optreden van sporen, de heterosporie, is een resultaat van erfelijke aanleg en uitwendige omstandigheid. Ook de reeds gereduceerde dimensie van de geslachtscel-vormende plant ligt hieraan ten grondslag.

De heterosporie heeft relatie met de ontwikkeling van landgebonden plantaardige en dierlijke levensvormen, het transport- en verspreidingsmechanisme ondergaan binnen de levensloop van zaadvarens en zaadplanten een sterke verandering. Tevens heeft er een verdere uitwer-

king van de hulporganen plaats die nodig zijn om de geslachtelijke voortplanting te laten verlopen.

Met betrekking tot de verspreidingsfunctie binnen de levensloop komt nu niet meer de ééncellige meiospore, maar de eerste aanleg tot de geslachtscel-vormende plant in aanmerking. Teneinde deze verspreiding mogelijk te maken zijn speciale structuren vereist. Hierbij wordt ingespeeld op factoren als water, wind, zwaartekracht en wellicht ook, zoals bij de zaadvarens het geval is geweest, het dier⁴⁴.

Vorming van de speciale sporopollenine-houdende wand rond de spore is hiervan een voorbeeld. Deze dient niet slechts als gekleurde, beschermende laag, maar is door zijn vaak fraaie sculptuur gericht op verspreiding. Bij de totstandkoming van deze wand werkt de invloed van het weefsel rond de zich ontwikkelende geslachtscel-vormende plant zeer sterk mee. Dit weefsel, dat zich pas bij de varens echt goed ontwikkelt, kenmerkt zich door zijn nauwe betrokkenheid bij de vorming van de meiospore. Het werkt als diploïd weefsel mee aan de voeding en wandvorming van de spore en voegt de stoffen toe die nodig zijn voor het eerste contact op de transportweg naar de versmelting.

Het weefsel gaat uiteindelijk ten gronde, één van de vele voorbeelden van gerichte celondergang in dienst van de totstandkoming van een bepaalde structuur of een bepaalde vorm.

Binnen de levensloop, waarbij twee geslachtsgescheiden en qua vorm verschillende geslachtscel-vormende planten voorkomen, produceert de mannelijke geslachtscel-vormende plant veel geslachtscellen. Het elkaar bereiken of in de buurt komen van de mannelijke en vrouwelijke geslachtscellen is deels afhankelijk van de aantallen geslachtscellen en deels ook van de vorming van speciale mechanismen en structuren die de ontmoetingskans van de geslachtscellen verzekeren. Beide typen geslachtscel-vormende weefsels maken zich van de plant los en verspreiden zich. Bij zaadvarens blijft echter de spore, die al een vrouwelijke geslachtscel-vormende plant bevat, op de plant zitten. Aan de zaadvarens heeft bevruchting, embryo- en zaadvorming plaats. Bij deze planten verspreidt de plant zich door middel van zaad. Binnen deze groep van de varens verschuift dus de verspreidings- en rustfase binnen de levensloop. Aanvankelijk verloopt de verspreiding bij primitieve varens door de meiospore, vervolgens door de haploïde geslachtscellen-vormende plant en bij zaadvarens door het diploïde embryo van de varenplant binnen het zaad. Bij genoemde verschuiving is het de diploïde plant, die het grootste aandeel heeft in het tot stand brengen van zowel de structuren voor transport van de geslachtscel-vormende plant als van die voor een efficiënte verspreiding. Hiertoe neemt de differentiatiegraad van de varens toe.

Heterosporie bewerkstelligt dat het voortplantingsproces zelf gerichter verloopt. Ook in de verschijningsvorm van de plant en de hulporganen, welke in verband staan met voortplanting, komt dit duidelijker tot uiting. Dit uiterlijk vertoon, mede gericht op uitwendige abiotische en biotische factoren, manifesteert zich veel duidelijker bij de zaadplanten. Bij varens neemt dit manifesteren echter al duidelijke vormen aan.

ZAADPLANTEN

Het oögame voortplantingsproces bij zaadplanten ontwikkelt zich vanuit de varens en zaadvarens. De differentiatie van de geslachtscellen neemt toe. De rol van het omliggend weefsel wordt echter bij de ontwikkeling van geslachtscelvormend weefsel, bij bevruchting, embryovorming en bij de verspreiding allengs belangrijker. Deze differentiatie van de diploïde plant gaat ten koste van de geslachtscelvormende plant, die heterotroof en onbeduidend wordt en tenslotte niet meer in staat is tot vorming van volledige geslachtscellen. De levensloop van de zaadplant wordt hierdoor sterk vereenvoudigd.

De mannelijke geslachtscel

De mannelijke geslachtscelvormende plant van naaktzadigen bestaat slechts uit enkele cellen. Het aantal gevormde geslachtscellen is zeer gering en bij enkele vertegenwoordigers, waarbij deze geslachtscel vrijkomt, gewonden van vorm en voorzien van vele korte flagellen⁴⁵.

Een overeenkomst met de mannelijke geslachtscel van de varens blijft aanwezig, al maakt de kern een niet zo ver doorgevoerd contractieproces door.

De meeste naaktzadigen vormen een geheel afwijkende geslachtscel. Oorzaak hiervan is de verandering die in het transportmedium optreedt. De mannelijke geslachtscelvormende plant, de pollenkorrel, kiemt met een lange buis, waardoor de mannelijke geslachtscel tot in de vrouwelijke

geslachtscel, of, zoals bij de bedektzadigen, tot in een begeleidende cel vervoerd wordt. Aan het uiteinde van de buis komen doorgaans twee geslachtscellen vrij. Deze cellen zijn bij naaktzadigen rijk aan cytoplasma, missen flagellen en hebben een vrij grote kern^{46, 47}. Bij bedektzadigen bevatten dergelijke cellen veel minder cytoplasma. De cel waaruit de geslachtscellen van bedektzadigen na deling ontstaan en die vrij in het plasma van de pollenbuis wordt getransporteerd, heeft een door mikrotubuli voorgevormde, langgerekte vorm en een enigermate langwerpige en gecontraheerde kern⁴⁸. Ook bevat deze kern als structurele eiwitten rond het nucleïnezuur, de protaminen, in plaats van histonen⁴⁹. Deze geslachtscellen-vormende cel bezit dus ten behoeve van het transport enkele typische kenmerken van een geslachtscel.

Wanneer bij zaadplanten de gametenvormende plant, als pollenkorrel afhankelijk van water, wind of dier, het grootste gedeelte van de transportweg aflegt, blijkt ook de wijze waarop de geslachtscel zelf nog een geringe afstand via de pollenbuis tussen de partnercellen moet overwinnen, sterk van invloed op haar verschijningsvorm. Het overbodig zijn van een actief bewegingsmechanisme doet de mannelijke geslachtscel niet tot volledige differentiatie komen.

De vrouwelijke geslachtscel

Ook de vrouwelijke geslachtscel van zaadplanten verliest geleidelijk de differentiatie tot een volledige geslachtscel.

Bij vrijwel alle naaktzadigen is de vrouwelijke geslachts-cel zeer volumineus, gekenmerkt door speciaal cytoplasma en omringd door voedende cellen. In de vrouwelijke geslachtscel treden gehypertrofiëerde plastiden op, ontstaan kleine granula en wordt de mitochondriënpopulatie vernieuwd^{46, 50, 51}.

Deze ontwikkeling van de vrouwelijke geslachtscel is gericht op vernieuwing en vermeerdering van de celorganelpopulatie, terwijl een groot deel daarvan, zoals de plastiden, uiteindelijk na bevruchting niet aan de vorming van het embryo deelneemt.

Bij enkele naaktzadigen, zoals Welwitschia, Gnetum en enkele Taxodiaceae, komt een typische vrouwelijke geslachtscel niet meer tot ontwikkeling. De versmelting vindt plaats tussen twee vrijwel identiek uitziende cellen.

Bij bedektzadigen doet zich een gelijke situatie voor; een weinig gedifferentieerde vrouwelijke geslachtscel funktioneert als partnercel. Deze cel mist vernieuwing van cytoplasma en kan als een beginstadium van een geslachtscel beschouwd worden⁵².

Het voeden van zygote en embryo wordt door de vorming van diploïd of polyploïd weefsel binnen de geslachtscelvormende plant verzorgd, dat ontstaat na versmelting van de tweede mannelijke geslachtscel. Via dit weefsel alsook rechtstreeks, heeft de diploïde plant zo het grootste aandeel in de ontwikkeling van het embryo.

Bij bedektzadigen blijft geslachtsceldifferentiatie achterwege. De vervanging van water door cytoplasma als transportmedium kan een oorzaak zijn voor dit niet meer verder ontwikkelen tot een typische mannelijke geslachtscel. Dok zijn vervroegd of snel transport kan deze verdere ontwikkeling afbreken. Voor een volledige ontwikkeling tot een typische vrouwelijke geslachtscel kan eveneens, door de versnelling van het benaderingsproces, tijdgebrek optreden. Het zeer nauw op elkaar afgestemd zijn van het ontwikkelingsproces van de geslachtscellen kan hier een oorzaak zijn en een vergaande differentiatie tot partnercellen vervangen.

De beide geslachtscellen dragen enkel nog als kenmerk het vermogen tot versmelten. De verschijningsvorm ondergaat nog maar een zeer geringe differentiatie. Hun onderlinge betrokkenheid wordt echter veel nauwkeuriger gereguleerd. Veel van de functie van de geslachtscel en van de geslachtscel-vormende plant wordt overgenomen en sterk uitgebreid door de diploïde plant. Deze levensfase komt tot grote differentiatie en vertoont een hoge mate van verscheidenheid.

De bevruchting

Speciaal opvangweefsel voor de pollenkorrel, het integument, de nucellus of de stempel, kenmerkt zaadplanten. De pollenkuis als transportweg voor de mannelijke geslachtscellen vormt zich nadat een herkenningsreactie heeft plaatsgevonden.

Herkenningstoffen zijn aanwezig in de holtes van de pollenwand en op de plaats waar kontakt zal plaatsvinden⁵³. Ook de doordringing van de pollenbuis in weefsels, door afscheiding van celwandverwekkende enzymen aan de top van de pollenbuis⁵⁴, blijft afhankelijk van een onderlinge samenwerking van de deelnemende structuren. Tot ver in de transportweg kunnen barrières optreden.

De bloem bevordert enerzijds door haar bouw en verschijningsvorm de ontvangst van de pollenkorrel, anderzijds begrenst zij nauwkeurig de herkenning en erkenning van deze geslachtscel-vormende plant.

De inleiding tot en de versmelting van geslachtscellen is bij naaktzadigen grotendeels bekend.

Bij enkele soorten, waar de mannelijke geslachtscellen nog actief bewegen, ontstaat als reactie op hun aanwezigheid boven de vrouwelijke geslachtscel, door deling van de halskanaalcellen, een opening. Hier wringt zich de mannelijke geslachtscel door, mogelijk door actieve beweging van het celskelet⁴⁷.

Bij naaktzadigen, waar de pollenbuis tot aan de vrouwelijke geslachtscel doordringt, worden de pollenbuiswand en de wand rond de vrouwelijke geslachtscel langs enzymatische weg opgelost. Een aktiviteit, die waarschijnlijk uitgaat van de vrouwelijke geslachtscel of haar direkte omgeving⁵⁴.

Beide mannelijke geslachtscellen komen in hun geheel binnen de vrouwelijke geslachtscel. Rond één van beide

kernen blijven mitochondriën en plastiden liggen^{46, 50}. Na de versmelting en de eerste deling van de zygote ontstaat rond de kernen een zône cytoplasma die rijk is aan ribosomen, welke afkomstig zijn van het oorspronkelijke kernplasma. Daaromheen liggen de plastiden, meegebracht door de mannelijke geslachtscel, en de mitochondriën, van beider oorsprong. Dit vernieuwd cytoplasma rond de kernen neemt deel aan de vorming van het embryo. De overige celorganellen van de vrouwelijke geslachtscel degenereren, uitgezonderd enkele membranen en vetdruppels die in en rond de zône van vernieuwd cytoplasma liggen^{50, 51}.

Bij bedektzadigen groeit de pollenbuis snel naar de hulpcellen naast de vrouwelijke geslachtscel toe, naar verondersteld aangetrokken door stoffen die door de vrouwelijke geslachtscel-vormende plant geproduceerd worden, wellicht door de hulpcellen¹.

De pollenbuis dringt de hulpcellen in en opent zich. Eén van de mannelijke geslachtscellen dringt het cytoplasma van de vrouwelijke geslachtscel binnen, de andere komt in de centrale cel terecht. Het versmeltingsproces verloopt snel; de reden waarom details nog onbekend zijn. Ook omtrent de herkomst van het cytoplasma van de zygote is nog maar weinig bekend. Vermeeerdering van organellen treedt na zygotevorming op, vernieuwing of verkwisting van organellen vooraf blijft achterwege.

Bedektzadigen vervallen in een vroeg stadium tot vorming van onvolledige geslachtscellen. Veel functies, aanvankelijk eigen aan de geslachtscellen worden overgenomen door de diploïde levensfase. De haploïde levensfase in de levensloop is zeer kort en wordt overheerst door de diploïde levensfase.

Vooral deze diploïde fase in de levensloop van de zaadplant ontwikkelt zich tot de complexe hoofdvorm en manifesteert een grote verscheidenheid. Dit komt naar voren bij de ontwikkeling van de bloem, welke in dienst staat van de geslachtscel-vormende plant, de bestuiving, bevruchting en verspreiding. De bloem is nauwkeurig afgestemd op haar functies, ook ten opzichte van de omgeving, waarin het dier een belangrijke rol gaat spelen. Met zijn bloem presenteert zich de plant en treedt in relatie met haar omgeving tot in de humane leefwereld; neem vaker een bloemetje mee. Deze vorm van communicatie is een belangrijk aspect in de ontwikkeling van het voortplantingsproces in de tijd.

VERNIEUWING EN VERSCHIEDENHEID

In het plantenrijk vertoont het geslachtelijk voortplantingsproces een gerichte ontwikkeling. Aanvankelijk zijn het gelijkvormige, beweeglijke cellen die versmelten, later worden de partnercellen ongelijk van vorm en verliest de grootste cel zijn beweeglijkheid. Geslachtscellen vertonen een geordende opbouw en zijn nauwkeurig op elkaar afgestemde partnercellen. De mannelijke geslachtscel stoot organellen af, vertoont specifieke kerncontractie en krijgt een groter aantal flagellen. De vrouwelijke geslachtscel is volumineus en voedselrijk.

De vorming van geslachtscellen wordt geleidelijk ook afhankelijk van omliggend weefsel, vooral bij landplanten. Ook binnen de levensloop van een organisme treedt verschuiving van functies op, die in verband te brengen zijn met de ontwikkeling die zich rond het geslachtelijk voortplantingsproces afspelen.

De gepresenteerde voorbeelden en beschrijvingen geven een algemeen beeld van het voortplantingsproces. De verscheidenheid van levensvormen, op het eerste gezicht verspillend en onordelijk, is niet ter sprake gekomen. Al vanaf de eerste levensvormen manifesteert zich deze verscheidenheid op cellulair niveau binnen het rijk van de eenvoudige levensvormen.

Het lijkt erop, dat het tijdens de ontwikkeling van het levende juist om het opvoeren van de verscheidenheid in levensvormen gaat.

De verscheidenheid is een uitdrukking van het geheel van erfelijke factoren, de genen. Het fusieproces van de geslachtscellen, waarbij erfelijk materiaal zich opnieuw combineert, is de start tot het realiseren van de verscheidenheid. Het is dan ook de diploïde levensfase van plantaardige organismen die in de levensloop overheerst en zeer nadrukkelijk de verscheidenheid en complexiteit van de levensvormen presenteert. Het gaat zo ver, dat het geslachtelijk voortplantingsproces bij bedektzadigen niet meer tot volledige ontwikkeling komt. Door de sterke afhankelijkheid van de geslachtscel-vormende plant kan deze maar kort en snel groeien, waardoor volledige differentiatie van geslachtscellen achterwege blijft.

Bij het totstandkomen van de geslachtscellen vindt in de cel vernieuwing plaats. Tijdens het begin van de vorming van de geslachtscellen in de meiose, zijn er in het erfelijk materiaal veranderingen en recombinaties. Bij de differentiatie van geslachtscellen, ook van eenvoudige organismen, ontstaan speciale cytoplasmatische eigenschappen en structuren; bij hoger ontwikkelde organismen treedt eveneens een vernieuwing van het cytoplasma op, een geordend proces gekenmerkt door uitstoting, vorming en het opnieuw plaatsen van celorganellen. Zeer markant is dit bij varens en naaktzadigen, bij laatstgenoemde is het een aanzienlijk deel van de celorganellen dat in de vrouwelijke geslachtscel afgestoten en vernieuwd wordt. Van naaktzadigen is bekend, dat zij in

de cel een hoger gehalte DNZ bevatten dan bedektzadigen⁵⁵, mogelijk is dit de aanleiding van deze ontwikkeling tot een zeer grote vrouwelijke geslachtscel.

De vernieuwing en verscheidenheid van levensvormen is gewaarborgd in het geslachtelijk voortplantingsproces en realiseert zich in een niet volledig herhaalbaar individu met een eigen signatuur. Geslachtelijke voortplanting is nauw verbonden met de ontwikkeling van de levensvormen in de tijd, alsook met de totstandkoming van de eigenheid van ieder organisme. Het is het levensvernieuwend proces bij uitstek.

Het ontstaan en de ontwikkeling van de levensvorm voltrekt zich op basis van het geslachtelijk voortplantingsproces. Het gerichte verloop van opeenvolgende processen resulteert echter in iets nieuws en manifesteert het bezit van een unieke eigenheid.

NAWOORD

Waarde toehoorders,

Voorgaande beschrijving, vooral betrokken op de vorming en versmelting van geslachtscellen, vermeldt slechts enkele levensvormen. Het geslachtelijk voortplantingsproces en de levensloop, als ontwikkelingsproces, zijn van veel organismen slechts in grote lijnen bekend. Zeker wanneer het om bijzonderheden gaat, ontbreken kennis en inzicht. Duidelijk is dat de verscheidenheid zeer groot is, dit maakt een beschouwing over de ontwikkeling van het geslachtelijk voortplantingsproces in de tijd onvolledig en komt deze over als een erg ongelijkmatig verlopend gebeuren.

Ook blijkt het begrip ontwikkeling in de biologie in te houden, dat er met het voorspelbare toch een vernieuwing of iets nieuws op kan treden.

Voor ieder die het zien wil, is de manifestatie van de verscheidenheid van levensvormen duidelijk; het optreden van vernieuwing of iets nieuws stelt zich daar doorgaans veel verdekter in op. Het is vanzelfsprekend aan de verscheidenheid en vernieuwing van levensvormen en levensverrichtingen veel aandacht te schenken. Met een globale benadering wordt de werkelijkheid geen recht gedaan.

Ondanks deze vaak overweldigende variatie in levensverschijnselen is het vanouds de gewoonte meer op een afstand

te gaan staan en al wat zich aan ons voordoet vanuit een algemene benadering te duiden. Ook tegenwoordig, gestimuleerd door de overwaardering van ons technisch denkmodel, gelden geïntegreerde benaderingen, numerieke gegevens en op kansspel rustende uitspraken als juiste beschrijving voor de levensverschijnselen. Wanneer dit bovendien steeds meer overgelaten wordt aan specialisten vanuit een selectieve vraagstelling, is het onvermijdelijk dat er gebrekkige uitspraken komen en het een en ander over het hoofd wordt gezien.

In onze race naar het oplossen van maatschappelijk relevante problematiek, op zich ook een selectieve vraagstelling, stapelen zich de onvolledige experimenten op. Termen als fluor, bioindustrie, kalkar, vervuiling, nivellering, enquêtering en dergelijke zijn op zijn minste dubbelzinnig en uitdrukking van onzorgvuldig of onvolledig wetenschappelijk werk.

Door deze drang naar simplificatie en overzichtelijkheid raken ook veel wetenschappelijke resultaten zoek, mede door een te eenzijdige communicatiestroom. Erger nog, onderzoek en onderwijs worden waardeloos of waardevol genoemd vanuit eenzelfde onvolledige of eenzijdige redenering. Dergelijke oordelen berusten veelal op een enkel hard gemaakt en dus polariserend, eenzijdig argument. Kenmerkend is dat de hardmaker meestal iemand is die in het heden leeft en alleen van eenheidskoek houdt, verscheidenheid is hem te vaag.

Gelukkig biedt de wetenschap meer dan alleen een onvolledig antwoord op deze modieuze, eenzijdige vraagstelling. Wetenschap verwoordt wat de mens beleeft, wanneer hij op weg is naar inzicht in de wereld van het onbekende. De werkelijkheid vertoont zich dan als verscheiden en uniek en vol mogelijkheden. Een bescheiden maar betrouwbare plaats in de verwoording van al dit wonderlijke, uitgedrukt in gewogen en gerichte taal, is de wetenschap waardig. Voor de wetenschapper is de drijfveer niet alleen de nieuwsgierigheid, veel meer is het zich willen verwonderen en zich laten verrassen door het nieuwe, om uiteindelijk al dit wonderlijke te herkennen en kenbaar te maken. Een vereiste hiervoor is de nodige rust.

Overdracht van kennis om inzicht te verwerven is uitgangspunt voor de wetenschap. Opleiding tot wetenschapper vereist het vergaren van kennis en inzicht, alsmede het kenbaar maken daarvan, niet als nieuwtje op zich, maar binnen het kader van het menselijk kennen. Ieder die de wetenschap beoefent of daarvoor wordt opgeleid, draagt bij met zijn eigen onherhaalbare inbreng tot menselijke kennis.

Dames en heren studenten,

het is daarom van belang dat u uw eigen kans benut. In uw opleiding tot het zelfstandig verwerven van inzicht en het herkenbaar maken daarvan, is de waarde gelegen in uw eigenheid. Het verschuilen achter de massa of de gelijke kans maakt uw inzicht troebel en maakt u een naprater. Als begeleider dient de docent een levendig wetenschapper

te zijn met een eigen gezicht, zelf steeds op zoek naar inzicht en opgeleid in het stellen van de goede vraag. De noodzakelijke weetjes kan een ieder zelf vergaren, overdracht van levendig en betrouwbaar inzicht vereist een intensieve menselijke communicatie, in een sfeer van rust.

Dat huidige onderwijsplannen hiermee nauwelijks rekening houden moet eenieder goed beseffen, men dient zich dan ook eerder te richten op herwaardering dan op herprogrammering van het onderwijs.

De Vakgroep Plantkunde hoopt bij te dragen aan verantwoord plantencytologisch, -anatomisch en -morfologisch onderzoek en onderwijs. Middels ultrastructurele en moderne cytologische technieken zijn, in het bijzonder de vorming en versmelting van geslachtscellen van hogere en lagere planten alsmede de ontwikkeling van transportweefsels, haar onderzoeksthema's, welke ook doorklinken in haar onderwijs. Hierdoor is het gezicht van Plantkunde omlijnd, wellicht ook veranderd. De Vakgroep is in staat overeenkomstig huidige inzichten op haar terrein in onderzoek en onderwijs de Landbouwhogeschool verantwoord van dienst te zijn.

Om dit nu mogelijk te maken heeft u, hooggeleerde heer Stoffers, voorheen veel bijgedragen, hiervoor onze erkentelijkheid. De onmisbare steun in dit streven van het hooggeacht

College van Bestuur dient uitdrukkelijk te worden vermeld, uw stimulans is mede grondslag voor het elan van de Vakgroep Plantkunde. Ook de bestaande samenwerking met collega's van andere Vakgroepen en Universiteiten betekenen voor ons een bijzondere steun.

De Landbouwhogeschool neemt een bijzondere plaats in de wetenschap in. Haar verscheidenheid van disciplines en eigenheid zijn een kostbaar goed en maken het voor velen zeer aantrekkelijk aan dit vermaard instituut zijn krachten te mogen wijden, voor mij betekent het een grote eer aan de Landbouwhogeschool te mogen werken.

Voor het vertrouwen in mij gesteld ben ik allen dankbaar, in het bijzonder u, hooggeacht College van Bestuur; van mijn inzet kunt u verzekerd zijn.

Voor de bevestiging van mijn leeropdracht in de Plantkunde door de Kroon ben ik zeer erkentelijk.

Aan de Katholieke Universiteit van Nijmegen heb ik kennis kunnen maken met de levensvormen en levensverschijnselen. Allengs is het mij duidelijk geworden, dat een brede, diepgaande informatie noodzakelijk blijkt om tot maar enig inzicht te komen in deze complexe wereld van het levende. Deze informatie is gedurende een tiental jaren door velen aangedragen.

Op het Zoölogisch Laboratorium mocht ik intensief kennis maken met de ontwikkelingsbiologie. Uw deskundige leiding hierin,

hooggeleerde heer Denucé,

heeft mij geïntroduceerd in een bijzonder intrigerend gebied van voortplanting en de eerste fase van dierlijk leven. Een denkwereld die zich ook laat vertalen in de voortplantings- en ontwikkelingsprocessen van planten. Bij u heb ik tevens mogen ervaren, dat een goede relatie niet door een vrij plotseling vertrek wordt verstoord.

Van het Zoölogisch laboratorium heb ik niet zonder moeite afscheid genomen. De enkele jaren die ik er heb mogen werken zijn dierbare jaren voor mij.

Met name uw prettige samenwerking,

zeergeleerde heer van Herp,

en uw hulpvaardigheid tot op heden toe,

mevrouw Derksen,

wil ik in het bijzonder vermelden.

Zeergeleerde heer Oomen,

u, als all round bioloog, heeft mij altijd zeer geboeid door uw levendige en veelzijdige kijk op de natuur. U heeft mij dicht in aanraking gebracht met de wonderlijke verscheidenheid van de natuur, daarvoor ben ik u zeer erkentelijk.

Dit leren kennen en het zich aangetrokken voelen tot het levende in al zijn facetten maakt de kans op vergrijp het geringst. Wel staat het in schrille tegenstelling tot hekken, groenjassen en defensieve geluiden die de mens steeds meer isoleren van zijn natuur.

Het behoud van verscheidenheid betekent allereerst deze te herkennen, het zien van vernieuwing vereist intensief

meeleven.

Betrouwbare oecologie stoelt dan ook op een uitmuntende kennis op alle gebieden van de biologie.

Het is zeker niet alleen de kennis omtrent het ontstaan van stuifmeel bij een tweetal planten, verworven onder leiding van de hooggeleerde heer Linskens van het Botanisch Laboratorium van de Nijmeegse Universiteit, dat een leeropdracht Plantkunde aan mij is toevertrouwd. Reeds als student mocht ik kennismaken met de ultrastructuur en cytologie, toegepast op de voortplanting van enkele bedektzadigen. Nu nog is de relatie met uw afdeling, electronenmicroscopie, zeergeleerde heer Sassen, zeer levendig. Voor dit nog steeds vruchtbare kontakt ben ik u zeer dankbaar en hoop op een blijvende samenwerking.

Zeergeleerde heer van de Ende, de basiskennis van de Lagere planten, volgens de klassieke opvatting, zich uitstrekkend tot ver in de naaktzadigen, heb ik aan u te danken. U heeft mijn interesse gewekt op dit boeiendeterrein van levensvormen en u heeft daar de gevolgen van kunnen aanhoren. De inzet en trouw, als achtergrond van uw werkhouding, zijn nodig om zich op dit uitgebreid gebied te kunnen begeven. Dit heb ik bij u afgekeken. Daarbij mengt er zich bij u een ontvankelijkheid en waardering, waarvan ik altijd en nog steeds mag genieten.

Zo mocht ik op het Botanisch Laboratorium begeleid worden tot een brede en goede plantkundige kennis.

Op één van de excursies klom een lange stoet studenten, waarin bijna voorop als gids de hooggeleerde heer Stoffers, een Oostenrijkse berg op, overtuigd dat ook in het noodweer onder de isolerende sneeuw zich vele levensvormen bevinden. De lange traag vorderende rij sloot met de hooggeleerde heer Linskens, een vaste basis, die ons omhoog wees.

In mijn dankwoord eindig ik met u, hooggeleerde heer Linskens, omdat u de basis heeft gelegd voor mijn wetenschapsvorming. U heeft mij geïnteresseerd en gestimuleerd tot wetenschap maar tevens geattendeerd op de waarde ervan, zoals een creatief mens al in de steen ziet hoe deze na geduldig en nauwkeurig bewerken zich ontplooit tot een kostbaar gem.

Voor uw bijzondere begeleiding, ontvankelijkheid en creatieve collegialiteit ben ik u zeer veel dank verschuldigd.

In leven en wetenschap mag ik steunen op vele schouders, van collega's, verwanten, gezin en echtgenote, dit te mogen ondervinden behoedt voor onwaarachtigheid en houdt je aan de eigen opdracht.

Vernieuwing en verscheidenheid presenteert zich in het levende. Dit is een bron voor dagelijkse verwondering over al wat zich in het rijk van het levende afspeelt. Het is menswaardig de natuur een goed hart toe te dragen. Deze verwondering en liefde voor de natuur uiten zich in eerbied.

Mijn attenderen op vernieuwing en verscheidenheid mag bijdragen tot eerbied voor het levende en met name tot het tot stand komen van het levende.

Dank voor uw aandacht.

De gedachten, in deze rede ontwikkeld, laten zich door een uitgebreidere tekst met literatuurverwijzingen beter verwerken.

Tijdens de inaugurale plechtigheid werd het gedeelte, na de inleiding vanaf pagina 19, met enkele inkortingen als rede voorgelezen.

Mijn dank aan Mevr. T. Peterkamp-Kuijt voor het verzorgen van het manuscript.

REFERENTIES

1. LINSKENS, H.F. (1975): De overgang van de vegetatieve naar de generatieve fase. In J. FABER & W.L.M. GEILENKIRCHEN (eds.), Pudoc, Wageningen.
2. LAVIDLETTE, P. & P.P. GRASSÉ (1971): Fortpflanzung und Sexualität. Allgemeine Biologie Band 2, p. 30-54. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart.
3. BONNER, J.T. (1974): On Development, p. 22. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
4. VRIES, H. DE (1904): Oorsprong en bevruchting der bloemen, p. 4 G.P. Tierie, Amsterdam.
5. DEAMS, W.Th. (1974): Opname processen en grensvlakken. In P. VAN DUIJN (Red.), p. 148-177. Pudoc, Wageningen.
- SITTE, P. (1976): Elektronenmikroskopie und Biologie-Schicksal einer Symbiose. Mikroskopie 32:146-171.
6. SCOTT, J.L. & K.W. BULLOCK (1976): Ultrastructure of cell division in Cladophora, pregametangial cell division in the haploid generation of Cladophora flexuosa. Can. J. Bot. 54:1546-1560.
7. MANTON, I. (1970): Plant spermatozoids. In B. BACETTI (ed.), Comparative Spermatology, p. 143-158. Acad. Press, London.
8. WILLIAMS, G.C. (1975): Sex and Evolution, p. 112. Princeton, New Yersey.
9. SCHOPF, J.W. (1975): The age of microscopic life. Endeavour 34:50-58.

10. BERGMANN, K. & U.W. GOODENOUGH (1975): Gametic differentiation in *Chlamydomonas* II, III. *J. Cell Biol.* 67:606-637.
CAVALIER-SMITH, T. (1975): Electron and light microscopy of gametogenesis and gamete fusion in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Protoplasma* 86:1-18.
11. PICKET-HEAPS, J.D. (1975): *Green Algae*, p. 59. Sinauer Ass. Inc. Publ. Sunderland, Massachusetts.
12. Zie 8, p. 113.
13. BURR, F.A. & J.A. WEST (1970): Light and electron microscope observations on the vegetative and reproductive structures of *Bryopsis hypnoides*. *Phycologia* 9:17-37.
14. PEEL, M.C. & J.G. DUCKETT (1975): Studies of spermatogenesis in the Rhodophyta. In J.G. DUCKETT & P.A. RACEY (eds.), p. 1-13. Academic Press, London.
15. FRITISCH, F.E. (1945): The structure and reproduction of the Algae, volume II, p. 59. Cambridge University Press.
16. DEMOULIN, V. (1974): The origin of Ascomycetes and Basidiomycetes the case for a red algal ancestry. *Bot. Rev.* 40:315-345.
17. COSS, R.A. & J.D. PICKETT-HEAPS (1974): Gametogenesis in the green algae *Oedogonium cardiacum*. II. Spermiogenesis. *Protoplasma* 81:297-311.
18. HOFFMAN, L.R. (1973): Fertilization in *Oedogonium*. I. Plasmogamy. *J. Phycol.* 9:62-84.
19. Zie 11, p. 506.

20. MÜLLER, D.G. (1972): Befruchtungsstoffe bei Braunalgen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 85:363-369.
21. POLLOCK, E.G. (1970): Fertilization in Fucus. Planta 92:85-99.
22. Zie 7, p. 145.
23. CHEVAILLIER, P. (1970): Le noyau de spermatozoïde et son evolution au cours de la spermiogenese. In B. BACETTI (ed.) Comparative Spermatology, p. 499-514. Academic Press, London.
24. NIRMAL, K. & D. and C. BARKER (1976): Mitotic chromosome condensation in the sperm nucleus during post-fertilization maturation divisions in Urechis Eggs. J. Cell Biol. 68:155-159.
25. FRANZÉN, Å. (1970): Phylogenetic aspects of the morphology of spermatozoa and spermiogenesis. In B. BACETTI (ed.) Comparative Spermatology, p. 29-46. Academic Press, London.
26. DAEMS, J.S.M. (1973): Spermatogenese bij Brachydanio rerio, morfologische en hormonale veranderingen tijdens het paringsproces. Verslag Zoölogisch Laboratorium, Universiteit Nijmegen.
27. KUMKE, J. (1973): Beiträge zur Periodizität der Oogonentlerung bei Dictyota dichotoma (Phaeophyta). Z. Pflanzenphysiol. 70:191-210.
28. ZIMMERMANN, W. (1969): Geschichte der Pflanzen, eine Übersicht, p. 140, 2e Aufl. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

29. STEWARD, K.D. & K.R. MATTOX (1975): Comparative cytology, evolution and classification of the Green Algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls A and B. Bot. Rev. 41:105-135.
30. Zie 7, pag. 143.
31. CAROTHERS, Z.B. (1975): Comparative studies on spermatogenesis in Bryophytes. In J.G. DUCKETT & P.A. RACEY (eds.) The biology of the male gamete, p. 1-13. Academic Press, London.
32. Zie 15, p. 502.
33. FAWCETT, D.W., A. WINSTON & D.M. PHILIPS (1971): Morphogenetic factors influencing the shape of the sperm head. Dev. Biol. 26:220-251.
34. MYLES, D.G. & P.R. BELL (1975): An ultrastructural study of the spermatozoid of the fern *Marsilea vestita*. J. Cell Sci. 17:633.
35. DUCKETT, J.G. (1975): Spermatogenesis in Pteridophytes. In J.G. DUCKETT & P.A. RACEY (eds.) The biology of the male gamete, p. 97-129. Academic Press, London.
36. Zie 15, p. 88.
37. BISALPUTRA, T., B.R. OAKLEY, D.C. WALTER & L.M. SHIELDS (1975): Microtubular complexes in Blue Green Algae. Protoplasma 86:19-28.
38. ZINSMEISTER, D.D. & Z.B. CAROTHERS (1974): The fine structure of oogenesis in *Marchantia polymorpha*. Amer. J. Bot. 61:499-512.

39. DUCKETT, J.G. & P.R. BELL (1972): Studies on fertilization in archegoniate plants. II. Egg penetration in *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Cytobiologie* 6:35-50.
40. CAVE, C.F. & P.R. BELL (1974): The nature of the membrane around the egg of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Ann. Bot.*:17-21.
41. BELL, P.R. (1975): Physical interactions of nucleus and cytoplasm in plant cells. *Endeavour* 34:19-22.
42. MYLES, D.G. (1975): Structural changes in the sperm of *Massilea vestita* before and after fertilization. In J.G. DUCKETT & P.A. RACEY (eds.) *The biology of the male gamete*, p. 129-132. Academic Press, London.
43. BELL, P.R. (1975): Observations on the male nucleus during fertilization in the fern *Pteridium aquilinum*. *J. Cell Sci.*17:141-153.
44. PIJL, L. VAN DER (1969): Principles of dispersal in higher plants, p. 105. Springer Verlag, Berlin.
45. CHAMBERLAIN, C.J. (1966): *Gymnosperms, Structure and Evolution*, p. 204, 306. Dover Publ., New York.
46. CHESNOY, L. & M.J. THOMAS (1971): Electron microscopy study on gametogenesis and fertilization in *Gymnosperms*. *Phytomorphology*:51-63.
47. NORSTOG, K. (1975): The motility of cycad spermatozooids in relation to structure and function. In J.G. DUCKETT & P.A. RACEY (eds.) *The biology of the male gamete*, p. 135-140. Academic Press, London.

48. SANGER, J.M. & W.T. JACKSON (1971): Fine structure study of pollen development in *Haemanthus katherinae* Baker, II. Microtubules and elongation of the generative cells. *J. Cell Sci.*8:303-315.
49. MASCARENHAS, J.P. (1975): The biochemistry of angiosperm pollen development. *Bot. Rev.*41:259-302.
50. CAMEFORT, H. (1967): Origine et evolution structurale d'un cytoplasme propre à l'embryon ou neocytoplasme, chez les pins. *Ann. A.R.E.R.S.*5:75-88.
51. WILLEMSE, M.T.M. (1974): Megagametogenesis and formation of neocytoplasm in *Pinus sylvestris* L. In H.F. LINSKENS (ed.) *Fertilization in Higher Plants*, p. 97-102. North-Holland Publ.Cy., Amsterdam.
52. FAVRE-DUCHARTRE, M. (1975): About the marginal situation of the angiospermous egg cell. *Phytomorphology* 25:66-69.
53. HESLOP-HARRISON, J. (1975): Male gametophyte selection and the pollen-stigma interaction. In D.L. MULCAHY (ed.) *Gamete competition in plants and animals*, p. 177-190. North-Holland Publ.Cy., Amsterdam.
54. WILLEMSE, M.T.M. & H.F. LINSKENS (1969): Developpement du microgamétophyte chez le *Pinus sylvestris* entre le méiose et la fécondation. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 32:121-128.
55. SPARROW, A.H. & A.F. NAUMAN (1967): Evolution of genome size by DNA doublings. *Science* 192:524-529.