

August Weismann en het pantheon van de biologie

Koen Tanghe

Als we vragen wie in de negentiende eeuw na Darwin de grootste impact had op de evolutietheorie, moet het ontegensprekelijke antwoord Weismann zijn.

Ernst Mayr, 'On Weismann's Growth as an Evolutionist' (1988: 491)

Het valt heden ten dage niet te betwisten dat August Weismann, auteur van de eerste erfelijkheidstheorie, de ware stichter is van de moderne genetica.

Marie-Christine Maurel, *August Weismann et la Génération Spontanée de la Vie* (1999: 8)

In Darwins en Mendels schaduw

Friedrich Leopold August Weismann (1834-1914) is vooral bekend als de bioloog die eind 19^e eeuw resoluut de strijd aanbond met het lamarckisme en daartoe opeenvolgende generaties witte muizen de staart afsneed.¹ Het bleek dat deze verminkingen niet overgeërfd werden: geen enkele muis had een kortere of verminkte staart. Laat staan dat er een exemplaar geboren werd zonder staart.² Weismann gaf zelf grif toe dat dit ietwat lugubere experiment allesbehalve een *experimentum crucis* was dat het lamarckisme eens en voorgoed falsifieerde. Het soort experiment waarvoor het nu wel eens versleten wordt (maar dat in werkelijkheid nauwelijks voorkomt in de wetenschap). Het was gewoon één van de manieren waarop hij het hardnekkige geloof in de overerving van verworven kenmerken probeerde te ondergraven.³ De erfelijke transmissie van verminkingen vormde namelijk de enige bron van concreet, empirisch bewijsmateriaal, stelde hij, dat het lamarckisme kon staven.⁴ Vandaar dat hij wilde aantonen dat verminkingen níet overgeërfd worden.

Helemaal zonder belang was dat beruchte muizenexperiment dus zeker niet. Toch is het veelzeggend dat we er Weismann mee blijven associëren. Het is bijna alsof we Charles Darwin (1809-1882) vooral zouden liëren aan één van de *odds & ends* waarmee hij zich naar eigen zeggen in 1855 amuseerde: het opzetten van geraamtes door allerlei dieren, inclusief honden, 'af te koken'. Nochtans was Weismann veel meer dan de bioloog-met-het-hakmes. Hij is, samen met Francis Galton, Darwins halve neef, de grondlegger van één van de belangrijkste ideeën uit de geschiedenis van de biologie: de continuïteit van het kiemplasma. Vrij vertaald betekent dit dat het erfelijk materiaal niet iedere generatie opnieuw geproduceerd wordt door het lichaam (pangeneses), maar enkel afkomstig is van voorouderlijk erfelijk materiaal. Het is, in tegenstelling tot het discontinue of sterfelijke lichaam, continu: het klieft door de generaties als een boot door de golven.

¹ Hij was overigens niet de eerste die het lamarckisme in vraag stelde. Francis Galton (1822-1911) was hem voorgaan. James Cowles Prichard (1786-1848) is een minder bekende voorloper. Er zijn trouwens altijd al enkelingen geweest die vragen stelden bij de veronderstelde overerving van verworven kenmerken (Zirkle, 1946). Voor een bespreking van het lamarckisme, zie de bijdrage van Braeckman aan dit boek.

² Hij vermeldde het voor het eerst in een korte lezing, in september 1888, over de veronderstelde transmissie van verminkingen. Het experiment ging daarna echter gewoon door. In 1892 meldde hij dat hij al achttien generaties muizen de staart afgesneden had zonder dat dit een effect had op de lengte ervan.

³ Ernst Mayr (1904-2005) (1982: 699-701) geeft een overzicht van de verschillende strategieën die Weismann daarbij gebruikte (*cf. infra*).

⁴ Weismann maakte een onderscheid tussen drie categorieën verworven kenmerken: functionele wijzigingen door het gebruik of het niet meer gebruiken van lichaamsdelen, wijzigingen onder de directe invloed van de omgeving en verminkingen.

De historicus Frederick Churchill (1987: 364) noemde dit op het eerste zicht weinig spectaculaire inzicht een “significante ommekeer in de biologie.” De geneticus Nicholas Wright Gillham (2001: 157) zei dat het “van centraal belang is voor de moderne biologie.” Dat is het inderdaad. Het is om te beginnen antecedent aan de transmissiegenetica. In die zin kunnen we Weismann, met Marie-Christine Maurel, “de ware stichter” van de moderne genetika noemen. Hij staat trouwens van oudsher al bekend als stichter van het moderne neodarwinisme, dat op die transmissiegenetica gestoeld is. Dit is dan weer de belangrijkste reden waarom hij uit kon groeien tot de op één na voornaamste evolutiebioloog van de 19^e eeuw.⁵ Toch bestaat er niet eens een moderne biografie over Weismann.⁶ Hoe kan verklaard worden dat de vader van een dergelijke idee en “één van de grote biologen uit de geschiedenis” (Mayr 1982: 698) onbekend blijft bij een breed publiek en ondergewaardeerd bij de meeste biologen en gespecialiseerde wetenschapshistorici, ondanks diverse oproepen tot herwaardering?⁷ Waarom blijft Weismann een ietwat schimmige figuur in het pantheon van de biologie?

Dit is ongetwijfeld vooral te wijten aan het feit dat het grote belang van de continuïteitstheorie voor de genetika en dus ook de moderne biologie nog altijd onderbelicht is. Sinds de zogenaamde ‘herontdekking’ van Mendels (1822-1884) werk in 1900 en de daarop volgende spectaculaire successen van de experimentele studie van de erfelijkheid gaat alle aandacht immers uit naar die ‘genetische’ experimenten.⁸ Er werd lange tijd zelfs vanuit gegaan dat ze het levenslicht zagen in een soort van theoretisch vacuüm. Theoretische vernieuwingen die zich pas voltrokken na de publicatie van Mendels artikel (1866) zouden hoogstens de ‘herontdekking’ gemakkelijker gemaakt hebben. Weismann, de grondlegger van de moderne interpretatie van de erfelijkheid, werd zodoende vaak ‘gedegradeerd’ tot nederige ‘wegbereider’ voor die tot de verbeelding sprekende ‘herontdekking’.⁹

Carl Correns (1864-1933) bijvoorbeeld, één van de zogenaamde herontdekkers van Mendel, verklaarde dat het na alle ontdekkingen sinds 1865 en wellicht in het bijzonder na die van Weismann, kinderspel was om Mendels inzichten te herontdekken. Berrill en Liu (1948: 131) stellen dat Weismann, door te benadrukken dat erfelijkheid gezien moet worden als “de afstamming van een voorbestaande kiemcel en niet van het ouderlijk lichaam als een geheel [...],” de weg vrijmaakte voor de opkomst van de genetika. Zirkle besluit een overzicht van Weismanns denken met de opmerking dat we met de prevalentie van dergelijke ideeën “gemakkelijk kunnen begrijpen waarom Mendel een dergelijke goede ontvangst te beurt viel in 1900” (1951: 55). Churchill (1968: 92) verwijst naar historiografische literatuur over de mate waarin Weismanns ingenieuze synthese “de weg hielp voorbereiden voor de 20^{ste}-

⁵ Niet alleen Mayr dacht dat overigens (*cf. supra*). John Maynard Smith (1920-2004) gaf in 1989 toe dat hij zich maar geleidelijk bewust geworden was van Weismanns historisch belang als evolutiebioloog.

⁶ We moeten het voorlopig nog altijd doen met Ernst Gaupps *August Weismann, Sein Leben und Sein Werk* (1917). Churchill is wel aan een nieuwe Weismann biografie aan het werken.

⁷ De Britse bioloog en schrijver Colin Tudge schreef in 2001 over Weismann dat hij zonder enige twijfel één van de groten was: “Hij had het meestal bij het rechte eind, en de wereld zou hem beter moeten kennen” (2001: 146). Conway Zirkle (1895-1972) meende in 1951 al dat Weismann zonder enige twijfel aan een herwaardering toe was. Hij was “één van de opmerkelijkste biologen ooit” (1951: 53).

⁸ De term *genetics* werd in 1906 voorgesteld door William Bateson (1861-1926). Hij deed dit tijdens zijn inleidende toespraak tot de Derde Internationale Conferentie van de *Royal Horticultural Society*. Al had hij de term in 1905 al voorgesteld in een brief aan Adam Sedgwick (1854-1913), een zoöloog, verbonden aan het *Trinity College* van de universiteit van Cambridge, over een nieuw op te richten professoraat voor de ‘studie van erfelijkheid en variatie’. Het adjectief *genetic*, afgeleid van het Griekse woord *genesis* (‘generatie, oorsprong’), bestond al langer. Het werd onder meer gebruikt als synoniem voor ‘evolutief’. In *The Descent of Man* (1871: 129) heeft Darwin het bijvoorbeeld over de ‘genetische connectie’ tussen mens en aap.

⁹ Voor de klassieke genetika volop in de kijker kwam te staan, werd de bijdrage van zowel Galton als Weismann meer naar waarde geschat. In 1908 droeg J. Arthur Thomson zijn boek *Heredity* op aan beide mannen, “bij wie we allemaal in het krijt staan omwille van hun magistrale studies over hereditaireit”.

eeuwse genetica [...]” Elders (1999: 750) heeft hij het over het concept van de continuïteit van het kiemplasma en de details betreffende de samenstelling van dit kiemmateriaal die “het toneel klaarmaakten voor de aanvaarding van Mendels werk en de opkomst van de klassieke theorie van het gen.”¹⁰

Interessant is wel dat moderne wetenschapshistorici sinds een aantal decennia in toenemende mate vraagtekens plaatsen bij de moderniteit van Mendels werk.¹¹ Theunissen en Visser (1996: 227) concluderen hun korte bespreking van dit onderzoek zelfs met de opmerking: “Van een mendeliaanse genetika is bij Mendel nog niet echt iets te bespeuren.” Mendels experimenten zijn voor meerdere interpretaties vatbaar en Mendels eigen interpretatie was duidelijk nog niet ‘genetisch’. Ze was in het bijzonder nog niet geïnspireerd door Weismanns ‘continue’ kijk op de erfelijkheid.¹² Blijkbaar ontstond de genetika dan toch niet in een theoretisch vacuüm maar was ze in hoge mate debet aan theoretische innovaties die pas na 1866 doorgevoerd werden. Wat meteen ook verklaart waarom Mendels werk zo lang genegeerd werd. Men zou het 20^{ste}-eeuwse mendelisme dan ook ‘neomendelisme’ kunnen noemen, naar analogie met het neodarwinisme. Je zou, op basis van de vermelde uitspraken over Weismanns rol in de ontwikkeling van de genetika, denken dat men dat neomendelisme inmiddels evenzeer als weismanniaans bestempelt als het neodarwinisme. Nu Mendel een stap achteruit moet zetten, lijkt het moment gekomen om Weismann en zijn continuïteitstheorie meer naar voren te schuiven. Dat is echter nog altijd niet gebeurd. Ik kom later op dit enigma terug. Laat mij eerst Weismanns leven en werk schetsen. Daarna zoomen we in op zijn activiteiten en ideeën als grondlegger van het neomendelisme en het neodarwinisme.

Een embryoloog en zoöloog met interesse in evolutie en erfelijkheid

De astrofysicus John Gribbin (2002) gelooft niet dat de wetenschap haar bestaan dankt aan een gestage stroom van onvervangbare genieën (zie ook Waller 2002: 157-158). Sommige doorbraken waren dan misschien wel te danken aan genieën, maar onvervangbaar waren zelfs zij niet. Hij ziet slechts één gedeeltelijke uitzondering op die regel: zonder Isaac Newton (1642-1727) zou de wetenschappelijke vooruitgang allicht vertraging opgelopen hebben, zij het niet meer dan een paar decennia. Fundamenteel nieuwe wetenschappelijke inzichten en theorieën worden volgens Gribbin niet ontfutseld aan de natuur door unieke individuen. Ze worden veeleer geformuleerd wanneer de tijd er rijp voor is, dankzij het werk van een heel netwerk aan wetenschappers en geleerden. Welke wetenschapper de eer te beurt valt om een specifieke wetenschappelijke ‘appel’ te plukken, wordt mede bepaald door toevallige factoren. Frappant in dit verband is dat vele grootheden uit de geschiedenis van de wetenschap en de filosofie als kind of tiener wees werden: het zou er kunnen op wijzen dat dit de kans verhoogt dat iemand zich onderscheidt.¹³ Weismann zelf verloor op zeventienjarige

¹⁰ Niet iedereen heeft het, in verband met Weismanns bijdrage, echter over ‘de weg vrijmaken’ of ‘het toneel klaarmaken’. De cytoloog Edmund Wilson (1856-1939) bijvoorbeeld, stelde zonder meer dat de genetika gebaseerd was op een weismanniaans fundament. Loren Eiseley (1907-1977) wees erop dat “de voornaamste kenmerken van Weismanns systeem weerhouden werden als de eigenlijke basis van de moderne genetika. Kiemcellen zijn afgeleid van andere kiemcellen en niet van lichaamscellen” (1961: 219). Mayr (1985: 326) meende dat Weismanns postulat betreffende het particuliere karakter van het erfelijk materiaal en de reductiedeling “het fundament legden voor de mendeliaanse genetika [...]”. Rolf Löther stelt hem zelfs op gelijke voet met Mendel: “[August Weismann en Gregor Mendel] waren grondleggers en pioniers van de huidige wetenschap. Wie het over de reuzen uit de geschiedenis van de biologie of de natuurwetenschap wil hebben, kan hun namen niet onvermeld laten” (1989: 89). Hij wijst er ook op dat genetici, die Mendel als hun grondlegger vereren, “rijklijk gebruik maken van de theoretische opvattingen die Weismann hen heeft voorgekauwd” (1989: 64).

¹¹ Zie ook de bijdrage van Theunissen aan dit boek.

¹² Zie in dit verband Churchill (1987: 363-364).

¹³ Een paar voorbeelden: Nicolaus Copernicus (1473-1543) verloor zijn vader toen hij tien of elf was, Tycho Brahe (1546-1601) werd als baby ontvoerd door zijn oom, Johannes Kepler (1571-1630) werd door zijn ouders

leeftijd zijn geliefde moeder (Elise Eleanore Lübben, 1803-1850) aan tyfus. Ze had hem, in tegenstelling tot zijn strenge vader Johann Konrad August ('Jean', 1804-1880), altijd gesteund in zijn interesse in kunst en de natuur. Een paar jaar later stierven ook nog eens een broer (Julius) en een zuster (Therese).

Wegens een hardnekkige oogkwaal (1864-1874 en opnieuw vanaf 1884, maar dan enkel zijn linkeroog) werd Weismann lange tijd gedwongen de microscoop te laten voor wat hij was. Hij ging dan maar een meer theoretisch-darwinistische toer op, al was ook lezen en schrijven in deze periode bijzonder moeilijk. In een autobiografische schets uit 1896 merkt hij op dat hij de tien jaar zonder microscoop benutte "om de darwinistische ideeën, die mij natuurlijk al lang bekend waren, volledig te doorgronden en op hen voortbouwend, nieuwe vragen te stellen en op experimentele wijze of door het verzamelen van nieuwe feiten, te beantwoorden" (Weismann 1999a: 532). Het is vervolgens als toegewijd darwinist dat hij, in tegenstelling tot zijn collega's, de idee van de continuïteit van het kiemplasma naar waarde wist te schatten.¹⁴ Het is vooral daardoor dat "pas Weismann haar ware betekenis ingezien heeft, haar heuristisch in alle richtingen uitgebreid heeft en de wetenschap bewust gemaakt heeft van haar draagwijdte" (Gaupp 1917: 76). Zijn oogkwaal droeg er ook toe bij dat hij een vrij geïsoleerd leven leidde in de provinciestad Freiburg. Al hield hij er wel een uitgebreide correspondentie op na (Churchill en Risler 1999).

Ik loop echter vooruit op zijn carrière. We zullen beginnen bij het begin: het lange en nogal grillige pad dat Weismann van een gelukkige jeugd in Frankfurt naar een nieuwe leerstoel in de zoölogie en de vergelijkende anatomie aan de universiteit van Freiburg voerde.¹⁵ Zijn professoraat kan in twee fasen ingedeeld worden: aanvankelijk is hij vooral werkzaam als darwinistisch onderzoeker (1868-1883), daarna wordt hij een vooraanstaand neodarwinistisch biotheoreticus (1883-1912). De scheidingslijn wordt gevormd door het cruciale essay waarin hij voor het eerst de relevantie van de idee van de continuïteit van het kiemplasma bespreekt voor de erfelijkheid en het darwinisme: *Über die Vererbung* (1883). Van dan af komt de biotheoreticus Weismann meer op het voorplan, ten koste van de onderzoeker. Al had dit natuurlijk ook te maken met zijn oogproblemen die weer de kop opstaken. Ten slotte volgt nog de korte episode van zijn emeritaat (1912-1914).

Van Frankfurt tot Freiburg: 1834-1867

Vader Johann is leraar klassieke talen en Duitse literatuur in het lokale gymnasium. Zijn directe voorouders zijn handelaars, maar de familie telt ook een protestants martelaar en een abt onder haar rangen. De artistiek begaafde Elise, huismoeder en schilderes, is, als dochter van de burgemeester en hoofd van de administratie van de districtshoofdstad Stade (Neder-Saksen), eveneens van goeden huize. Haar kleine August is een verwoed verzamelaar van rupsen, vlinders, kevers en dergelijke meer. De passie waarmee hij een heus herbarium aanlegt, is zo groot dat een bevriend botanicus hem plantkunde als studie aanbeveelt. Zijn vader ziet dat echter anders. Mede op aanraden van de chemicus Friedrich Wöhler (1800-

in de steek gelaten toen hij twee jaar was. Drie jaar later keerden ze terug, maar zijn vader verdween voorgoed in 1588. Newtons vader stierf vlak voor zijn geboorte. Hij was niet welkom in het nieuwe gezin van zijn moeder. René Descartes' (1596-1650) moeder stierf vlak na de geboorte. Christiaan Huygens (1629-1695) en Charles Darwin verloren hun moeder toen ze acht waren, Spinoza (1632-1677) op vijfjarige leeftijd. Immanuel Kants (1724-1804) moeder stierf toen hij dertien was.

¹⁴ Hij kon deze idee ook uitwerken dankzij zijn kennis van de cytologie en de embryologie. Wilson (1896: 11) zei later dat Weismanns grote verdienste erin bestond dat hij "de sleutelsteen plaatste tussen het werk van de evolutionisten en dat van de cytologen."

¹⁵ Voor een uitgebreid, autobiografisch relaas tot 1871, zie Weismann (1999b). Een kortere, in het Engels vertaalde autobiografie (tot 1896) verscheen in 1903 in *The LAMP*. Voor de Duitstalige versie van deze korte autobiografie, zie Weismann (1999a).

1882) kiest August uiteindelijk voor de zekerheid van het doktersambt. Na zijn studies, tussen 1852 en 1856, in de oude universiteitsstad Göttingen, en het afleggen van het staatsexamen, wordt hij in 1856 academisch arts-assistent in een ziekenhuis in Rostock. Zijn afstudeerscriptie ging over de oorsprong van hippuurzuur in het menselijk lichaam. Daar bouwt hij als arts-assistent op verder met een studie over de oorsprong van hippuurzuur in de urine van planteneters. In 1857 krijgt hij er de Göttinger prijs voor.

Deze prijs steunt hem in zijn groeiende overtuiging dat zijn toekomst wel degelijk in fundamenteel wetenschappelijk onderzoek ligt. Daarbij denkt hij echter in eerste instantie aan de chemie, allicht opnieuw onder invloed van Wöhler.¹⁶ Een ander bevriend chemicus die een rol speelt in deze carrièrewending, is Franz Ferdinand Schulze (1815-1873). Op 1 april 1857 gaat Weismann gretig in op diens voorstel om als onbezoldigd medewerker aan de slag te gaan in het door hem geleide Chemisch Instituut van de universiteit van Rostock. Zijn studie en arbeid daar culmineert in de zomer van 1858 in een nieuwe prijs, uitgereikt door de filosofische faculteit van de universiteit (namelijk voor zijn onderzoek naar het zoutgehalte van de Baltische zee). Toch besluit Weismann dat hij niet in de wieg gelegd is om scheikundige te worden. Het ontbreekt hem vooral aan geduld en nauwgezetheid. Hij denkt over talenten te beschikken die niet tot hun recht komen in het laboratorium van de chemicus. Verder is het wellicht vooral zijn passie voor de natuur die hem doet afzien van een carrière als scheikundige.

Zijn vader stelt hem in 1858 voor om, na een zomerse studiereis langs Wenen en Parijs, arts te worden in Frankfurt en die praktijk te combineren met wetenschappelijk onderzoek. Weismann is niet al te happig om op dit voorstel in te gaan. Hij meent dat zijn vader hem in Frankfurt wil omdat hij anders enkel nog zijn dochter Agathe heeft. Bovendien is hij ervan overtuigd dat men enkel iets kan bereiken op wetenschappelijk vlak indien men er voltijds mee bezig is. Toch neemt hij zijn vaders voorstel aan. Al vult hij de reis zo op zijn eigen manier in. In Wenen spendeert hij meer tijd in kunstgalerieën dan in ziekenzalen. Van daar gaat het, in juli 1858, via een wijde boog door de Alpen en de Dolomieten, naar München. In die stad vindt hij iets wat hij in Wenen niet aantrof en wat een levenslange passie wordt: moderne kunst. Eens terug in Frankfurt, in oktober 1858, vat hij het plan op om zich via de histologie (weefselleer) een weg te banen naar zijn eigenlijke doel: de zoölogie. Het is een discipline waarin hij al les kreeg in Göttingen. Bovendien is pas het eerste handboek in de vergelijkende histologie verschenen. Hij had één van zijn vroegere professoren, de anatoom Jacob Henle (1809-1885), eerder al om een onderzoeksthema gevraagd, maar zonder resultaat. Nu heeft Henle echter meer inspiratie: hij raadt Weismann de studie van de structuur van de menselijke navelstreng aan, een onderwerp waarover hij van mening verschilt met Rudolf Virchow (1821-1902). Weismanns onderzoek bevestigt echter veeleer Virchows stelling. Dit verhindert niet dat zijn ‘Über den feineren Bau des menschlichen Nabelstranges’ (1861) later in Henles *Zeitschr. f. rat. Medizin* verschijnt.

Daarop beslist Weismann menselijke en dierlijke spiervezels te gaan onderzoeken. Hij doet een aantal nieuwe ontdekkingen, resulterend in verschillende publicaties tussen 1859 en 1865. Hij toont onder meer aan dat de hartspier uit cellen bestaat, “niet zoals de overige spieren uit complexe weefsels, de ‘Primitivbündeln’ [...]” (Weismann 1999b: 561). Wat al meteen opvalt aan dit eerste onderzoekswerk, is het ontwikkelingsperspectief waardoor het geïnspireerd werd: Weismann was niet zomaar geïnteresseerd in de structuur van de weefsels, maar in hun herkomst en ontwikkeling. Zelfs zijn eerste artikel op dit vlak, een beschrijving van een neuroom uit een litteken op zijn linkerhand, “was begaan met de oorsprong en ontwikkeling, veeleer dan simpelweg de structuur van de uitgesneden knoop” (Churchill

¹⁶ Wöhler beïnvloedde Weismann ook in de keuze van zijn afstudeerscriptie. In 1828 verwierf hij al grote bekendheid door zijn synthese van ureum (na water het voornaamste bestanddeel van urine). Vandaag staat hij bekend als grondlegger van de organische chemie.

1999: 751). Het betreft een basiskenmerk van zijn oeuvre. Weismann werd in het bijzonder geïnspireerd door de recapitulatietheorie: de idee dat een organisme in zekere zin zijn fylogenetische evolutie recapituleert tijdens zijn ontogenetische ontwikkeling (zie Löther 1989: 70-74; Churchill 1999: 755-758; Gould 1977). Daarmee is hij een kind van zijn tijd: de 19^e eeuw was, in het algemeen, erg begaan met de herkomst en historische ontwikkeling van de wereld (Merz 1904: 280).¹⁷ Geen wonder dat de biologie, met uitzondering van de fysiologie, “voor het grootste deel van de negentiende eeuw voornamelijk een wetenschap [was], begaan met ontwikkeling” (Churchill 1999: 750). Ook de evolutie werd trouwens lange tijd als een doelgericht ontwikkelingsproces gezien.¹⁸ Churchill (1999) noemt Weismann overigens een ‘ontwikkelingsevolutionist’.

In zijn autobiografie stelt Weismann dat zijn vergelijkend histologisch onderzoek tot de overtuiging leidde dat hij zoölogie moest gaan studeren. In deze histologische periode vat hij ook het plan op om zich te ‘habiliteren’ aan een universiteit (*cf. infra*). Eerst komen er echter twee belangrijke intermezzo’s. Het eerste is militair van aard. Enig nationalisme is Weismann niet vreemd (ook wat dit betreft, is hij een kind van zijn tijd).¹⁹ In de zomer van 1859 gaat hij het leger van Baden verzoegen als veldarts. Men ging er namelijk van uit dat de toenmalige Duitse Bond (1815-1866) Oostenrijk zou steunen in de net uitgebroken oorlog met het koninkrijk Piëmont-Sardinië en Frankrijk. Die loopt, met de Slag bij Solferino (1859), echter uit op een misser. Waarna Baden haar pas aangestelde legerartsen op vakantie zendt opdat ze zich alsnog nuttig zouden kunnen maken in de Oostenrijkse veldhospitelen. Iets wat Weismann prompt doet: met een paar kameraden trekt hij, in uniform en mét sabel, de Brennerpas over naar Italië. Het is zijn eerste kennismaking met een land dat hij later, als kunstliefhebber en verwoed wandelaar, nog vaak zou bezoeken. Er is echter nog een andere reden voor deze reis. Zijn moeder had hem altijd aangeraden zijn groot tante Dorotea Römhild te bezoeken in Genua. Ze was namelijk een niet onbemiddelde weduwe aangezien haar man – de broer van Weismanns grootmoeder langs moeders kant – haar 100.000 lire nagelaten had. Het bezoek, gearrangeerd via de lokale consul van Hannover, verloopt bijzonder voorspoedig. Dorotea is zeer verheugd met het lang verwachte bezoek van deze verre verwant van haar man en toont Weismann diens ‘relikwieën’, waaronder prenten uit de nalatenschap van Lord Byron (1788-1824).

Terug in Frankfurt herneemt hij zijn histologisch onderzoek. In de herfst van 1860 krijgt hij een aanbod om op het kasteel Schaumburg aan de Lahn (een zijrivier van de Rijn) lijfarts te worden van de Oostenrijkse aartshertog Stefaan (1825-1867). Hij neemt het aanbod aan omdat het om een kleine hofhouding gaat en vooral omdat hij daar de gelegenheid zal hebben “zich in te wijden in de zoölogie” (Weismann 1999b: 565). Daartoe gaat hij, eind 1860, eerst op studiereis naar Parijs, waar hij onder meer les volgt bij de zoöloog Isidore Geoffroy St. Hilaire (1805-1861, zoon van de evolutionist Etienne). Hij werkt er ook in het onderzoeksstation, verbonden aan de befaamde *Jardin des Plantes*, een onderdeel van het *Muséum national d’histoire naturelle*. Van daar trekt hij naar de universiteitsstad Gießen, in Hessen, waar hij twee maanden studeert bij de zoöloog en parasitoloog Rudolph Leuckart (1822-1898). Het is op diens aanraden dat Weismann zich vervolgens, tijdens zijn tweejarig verblijf in het kasteel van Schaumburg (1861-1863), verdiept in de nog weinig bestudeerde ontwikkeling van de diptera (tweevleugeligen). Hij kiest daarbij specimen die makkelijk te

¹⁷ Dat geldt echter voor elke vernieuwer, zelfs voor Newton, de ‘laatste magiër’ of Einstein, die niks moest weten van de kwantummechanica en aanvankelijk ook zijn neus ophaalde voor de *Big Bang*-theorie. Weismann ging daarbij overigens ook niet, zoals tal van tijdgenoten, de teleologische en vitalistische toer op: hij was een empirist, materialist en mechanist (Churchill 1999: 750; Löther 1989: 57, 74-84).

¹⁸ Zie ook de bijdrage van Theunissen aan dit boek.

¹⁹ De politieke wedergeboorte van zijn vaderland (1871) hielp hem naar eigen zeggen zelfs om de tien moeilijke jaren die hij verloor door zijn oogproblemen, door te komen.

onderzoeken zijn wegens de omvang of doorzichtigheid van de larven. In het bijzonder bromvliegen (*Musca vomitoria*), vleesvliegen (*Sarcophaga carnaria*) en larven van steekmuggen, behorende tot de genera *Corethra* en *Chironomus*. Dit resulteert in een aantal nieuwe publicaties.²⁰

De relatie met de aartshertog vertroebelt echter en Weismann verlaat sneller dan voorzien het kasteel van Schaumburg om opnieuw aan de slag te gaan als arts in Frankfurt. Toch blijken de jaren die Weismann in het kasteel doorbracht een scharnierperiode in zijn leven. Hij legt er de fundamenten van zijn verdere leven en carrière. Om te beginnen reist hij in die periode een paar keer naar Genua in verband met de erfenis van de inmiddels overleden Dorotea. Het was in de Duitse gemeenschap in Genua algemeen bekend dat ze haar vermogen wilde nalaten aan Weismann. Men ging ervan uit dat hij in het bezit was van een testament, maar dat was niet het geval. Uiteindelijk gaat de vernoemde consul met het leeuwendeel van de erfenis lopen. Zonder het te weten, laat Dorotea Weismann echter wel degelijk een schat na: in Genua komt hij in contact met de “zeer hoog aangeslagen familie Gruber van het huis F. Gruber & Co, dat toen als het eerste huis van Genua gold” (Weismann 1999b: 572). In 1863 geeft hij, tijdens een bezoek aan het zomerverblijf van de familie, het landgoed Lindenhof aan het Bodenmeer, zijn wens te kennen om met de oudste dochter van Adolfo Gruber, Marie of Mary (1848-1886), te trouwen van zodra zijn loopbaan hem toe zou staan een familie te stichten. Hij was net daarvoor, in mei 1863, op basis van een *Habilitationsschrift* (1862) over het ontstaan van insecten in larven en poppen, al privaattoecent in de zoölogie en de vergelijkende anatomie geworden aan de medische faculteit van de universiteit van Freiburg.²¹

Van cruciaal belang voor zijn latere carrière is het boek dat de bibliothecaris van de aartshertog hem in 1861 aanraadde: Darwins *On the Origin of Species* (1859). Hij leest het in één ruk en met stijgend enthousiasme uit en wordt terstond darwinist, waarna hij “zijn hele leven op die basis [uitbouwde]” (Weismann 1999b: 570). Telkens opnieuw leest hij dat “wonderbaarlijke boek,” verdiept hij zich in de denkbelden die het uit de doeken doet en stelt hij zich nieuwe vragen. Hij vond dat zijn opleiding aan de universiteit al te zeer de nadruk legde op gespecialiseerd onderzoek, zonder veel aandacht voor samenhang tussen de verschillende vakken of voor bredere problemen. *On the Origin of Species* was in die zin een ware openbaring: het verbindt een veelheid aan biologische feiten tot een homogeen beeld van het leven. Darwins theorie wordt de leidraad in Weismanns verdere loopbaan. Naast zijn geschriften over specifieke darwinistische vraagstukken, moet in dit verband in de eerste plaats zijn erfelijkheidstheorie vermeld worden. Het erfelijkheidsvraagstuk kwam door de doorbraak van het evolutionisme immers plots een stuk hoger op de wetenschappelijke agenda te staan (om redenen waarop ik straks terugkom). Darwin had met zijn pangenesis-theorie (die, zoals al aangegeven, voorhield dat het erfelijk materiaal door elk onderdeel van het lichaam geproduceerd werd) een eigen antwoord proberen formuleren. Helaas met het tegenovergestelde effect: pangenesis droeg ertoe bij dat de geloofwaardigheid van zijn evolutietheorie nog meer in vraag gesteld werd.

In 1863 werkt privaattoecent Weismann zijn eerste belangrijke publicatie af: ‘Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an *Chironomus spec.*, *Musca vomitoria*

²⁰ Tussen 1862 en 1866 publiceert hij, (mede) op basis van zijn observaties in Schaumburg, drie monografieën, een kort artikel en zijn *Habilitationsschrift* als privaattoecent aan de universiteit van Freiburg. Hij introduceert nieuwe microscooptechnieken en een aantal nieuwe begrippen, zoals ‘poolcel’, voorlopers van kiemcellen, ‘kiemhuidblasten’ en ‘imaginaire schijven’, voor volwassen structuren die als niet-functionele delen aanwezig zijn in de larve.

²¹ Het privaattoecentschap, dat ook nu nog bestaat in Duitsland, was een onbezoldigd ambt. Het *Habilitationsschrift* is een tweede proefschrift dat iemand het recht geeft privaattoecent te worden in bepaalde vakken. Eén van de redenen waarom Weismann voor Freiburg koos, is dat het een bijzonder mooie stad is.

und Pulex Canis' (het artikel verschijnt een jaar later als eerste deel van *Die Entwicklung der Dipteren. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insecten*). De bedoeling is om vervolgens de verworven inzichten uit zijn onderzoek van diptera toe te passen op de embryologische studie van andere insecten- en diergroepen. Hij is echter nog maar pas, met veel energie, aan die taak begonnen, of zijn ogen laten hem in de steek. Niet alleen zijn vrouw maar ook zijn vader helpen hem die moeilijke tijd door te komen, met literatuur, muziek, wandelen in het Zwarte Woud en de Alpen en reizen (één winter brengt hij door in Rome en Napels, 's zomers trekt hij vaak naar het Lindenhof). Al publiceert Weismann in die periode begrijpelijkerwijze bijzonder weinig, het staat zijn academische carrière niet in de weg. In 1865 wordt hij benoemd tot buitengewoon hoogleraar en tijdelijk onderdirecteur van het zoölogisch kabinet, vooraleer in 1867 de eerste bekleeder van de leerstoel zoölogie en directeur van het zoölogisch instituut te worden (in 1873 wordt hij benoemd tot gewoon hoogleraar). In 1867 trouwt hij ook met Mary. Samen krijgen ze vijf dochters en één zoon, de violist en componist Julius Weismann (1879-1950).

Darwinistisch onderzoeker en biotheoreticus (1868-1883)

Op zeven juli 1868 laat Weismann zich, in een inaugurale rede, voor het eerst in het openbaar uit over het darwinisme: *Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie*. Hij is de derde Duitse bioloog die het opneemt voor Darwin, na Fritz Müller (1821-1897) en zijn vriend Ernst Haeckel (1834-1919). Die laatste laat hij, naar aanleiding van die rede, weten dat zelfs de liberale leden van de theologische faculteit schitterden door hun afwezigheid. "Een zodanige angst heeft de Kerk voor de resultaten van de wetenschap!" (geciteerd in Löther 1989: 46). De volgende twee academiejaren neemt hij verlof. Van dan af begint zijn zicht te verbeteren. In 1872 verschijnt zijn *Über den Einfluß der Isolierung auf die Artbildung*, een reactie op Moritz Wagners (1813-1887) kijk op speciatie (horizontale evolutie). Samen met Darwin meent Weismann dat geografische isolatie van populaties (allopatrie) geen conditio sine qua non is voor het speciatieproces.²² In 1874 verdragen zijn ogen de microscoop opnieuw, toch voor een paar uur per dag, en herneemt hij zijn oorspronkelijk, embryologisch-zoölogisch onderzoeksprogramma. 1874 is ook het jaar dat Weismann voor het eerst een reeks evolutiebiologische lezingen geeft. Van 1880 tot 1912 doceert hij elk jaar één semester een dergelijke cursus voor studenten in de natuurwetenschappen en medicijnen. Al komen er ook tal van andere geïnteresseerden op af. Van heinde en verre trekt men naar Freiburg om Weismann te aanhoren, zoals men naar Jena gaat om les te volgen bij Haeckel. Gaandeweg geeft hij het onderwerp daarbij zelf meer inhoud.

Het zal wel geen verwondering wekken dat, na 1868, ook Weismanns experimentele studies en zijn veldonderzoek geïnfecteerd raken door het darwinistische virus: voor Weismann is biologie evolutiebiologie geworden. Gaupp (1917: 33) stelt dat al zijn 'algemeen-biologische' studies die hij na 1868 onderneemt in mindere of meerdere mate gelieerd zijn aan de 'afstammingstheorie'. Ze gaan, direct of indirect, over een aantal met elkaar verbonden, darwinistische vraagstukken, namelijk variabiliteit (vooral de rol die de directe invloed van de omgeving daarbij speelt), heredititeit (waaronder het ontstaan en de maturatie van kiemcellen), selectie (het aangepast zijn van soorten aan een specifieke niche) en correlatie (het verband tussen verschillende lichaamsdelen). "Zo openen ze een nieuwe periode in Weismanns loopbaan ("Schaffen"), de belangrijkste in zijn leven, en vormen ze de grondlaag en voorts de omkadering ("Begleitung") van de theoretisch-samenhangende geschriften die vanaf 1881 op het voorplan komen" (Gaupp 1917: 33).

²² Laat staan dat verticale evolutie (de transformatie van een bestaande soort, zonder afsplitsing) onmogelijk zou zijn, zoals Wagner soms lijkt te beweren.

Drie groepen ongewervelden staan centraal in dit darwinistisch onderzoek: vlinders, daphnia (watervlooien) en hydrozoa (hydroïdpoliepen). Tussen 1866 en 1873 en 1883 en 1895 onderzoekt Weismann seizoensgebonden dimorfisme bij verschillende soorten vlinders, iets wat eerst vastgesteld werd bij het landkaartje (*Araschnia levana-prorsa*). Hij meent dat de zomervorm (*prorsa*) na de laatste ijstijd evolueerde uit de voorjaarsvorm (*levana*) onder de (overerfbare) invloed van het opwarmende klimaat. Deze studie maakt deel uit van zijn uit twee volumes bestaande *Studien zur Deszendenztheorie* (1875-76).²³ Een paar jaar later begint hij zich te interesseren in zoöplankton. Eerst dat van het Bodenmeer. Later breidt hij zijn onderzoek uit tot andere meren, waaronder het Lago Maggiore en de Titisee in het Zwarte Woud. Het was hem opgevallen dat in het Bodenmeer weliswaar tal van vissen te zien zijn, maar dat er geen “kleine zwemmende dieren” (Weismann 1999a: 532) in te bespeuren vallen. Enige nachtelijke vistochten leren hem dat die diertjes (kreeftachtigen, daphnia, enz.) enkel ‘s nachts naar de oppervlakte komen. Zodoende ontdekt hij de dagelijkse, verticale trek van zoöplankton, waarmee hij één van de grondleggers van de zoetwaterbiologie wordt. Deze en andere bevindingen worden in 1876 gepubliceerd in het artikel ‘Das Thierleben im Boden-see’.

Vervolgens onderzoekt hij, zowel in de natuur als via experimenten, de productie van gameten bij watervlooien en de variatie in hun generatiecycli. Vooral de afwisseling, bij de meeste watervlooien, tussen geslachtelijke en ongeslachtelijke (parthenogenetische) voortplanting interesseert hem. Hij interpreteert een en ander als evolutionaire aanpassingen aan specifieke ecologische niches. Ook hier is hij een pionier. Zijn inzichten worden in 1879 gepubliceerd in de monografie *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden*. Vervolgens komen de hydrozoa aan de beurt. In de monografie *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe* (1883) stelt hij dat de kiemcellen waaruit de volgende generatie ontstaat bij al de door hem onderzochte soorten (38 in totaal) afkomstig zijn van een specifieke kiemcellijn, de *Keimbahn*. Die kiembaan begint bij de eicel en is volledig afgescheiden van de ontwikkeling van het lichaam. Hier meent hij empirisch bewijs gevonden te hebben voor een idee dat hij al te berde bracht tijdens een toespraak die hij op 21 september 1881 in Salzburg hield, voor de vereniging van Duitse natuuronderzoekers: de continuïteit van kiemcellen.²⁴

Neodarwinistisch biotheoreticus en onderzoeker (1883-1912)

In die toespraak, ‘Über die Dauer des Lebens’ (1881), had Weismann twee nauw samenhangende onderwerpen besproken die tot dan toe nog niet geïnterpreteerd waren vanuit een evolutiebiologische invalshoek: de opvallende variatie in levensduur tussen verschillende soorten en het verouderingsproces.²⁵ In beide zag hij aanpassingen, ontstaan voor het welzijn van de soort. De natuurlijke dood zou pas op het toneel verschenen zijn bij de evolutie van meer-celligen, namelijk bij het optreden van een specialisatie tussen lichaamscellen en reproductieve cellen. Van dan af zorgde natuurlijke selectie ervoor dat lichaamscellen zich, in tegenstelling tot reproductieve cellen, maar een beperkt aantal keren konden delen. Daarmee werd

²³ Ze vormt het eerste volume. Het tweede volume omvat, onder de titel *Über de laatste oorzaken van transmutaties*, onder meer embryologisch-evolutieve studies van pijlstaartrupsen en de Mexicaanse axolotl. Deze invloedrijke studies werden in 1882 in het Engels vertaald, met een voorwoord van Charles Darwin.

²⁴ In dit verband kan ook opgemerkt worden dat hij vele jaren daarvoor al een “ware, ononderbroken continuïteit” (Weismann 1885: 201) van pool- en kiemcellen vastgesteld had bij de diptera. Wat de hydrozoa betreft stellen Berrill en Liu (1948) dat Weismann verblind werd door eerder geconcipieerde ideeën. Ze deden hem “denkbeeldige migraties van zichtbare en onzichtbare kiemcellen zien, en wat ook de intrinsieke waarde van zijn ideeën moge zijn, ze zijn niet gebaseerd op de studie waaraan ze toegeschreven worden” (1948: 131).

²⁵ Afgezien van een ongepubliceerde nota (1891) van Alfred Russel Wallace (1823-1913).

Weismann de vader van wat later de Hayflick limiet zou genoemd worden.²⁶ Dit inzicht vormde, volgens Weismann, ook de inspiratiebron voor de idee van de continuïteit van kiemcellen en, later, het kiemplasma (dat zich in de kern van cellen bevindt, zie noot 31). Hij meende dat die gespecialiseerde kiemcellen, in tegenstelling tot lichaamscellen, onsterfelijk ofte continu waren: “alle hogere vormen zijn voorzien van een onsterfelijke opeenvolging van reproductieve cellen, al is dat maar een schrale troost voor het bewuste individu dat sterft” (1881b: 33-34).

Dit eenvoudige maar revolutionaire inzicht leidt tot een hele reeks publicaties, beginnende met zijn *Über die Vererbung* (1883): “Aldus lagen in die eerste verhandeling [‘Über die Dauer des Lebens’] de kiemen van talrijke verdere vragen die ik in de loop van de daarop volgende jaren probeerde te beantwoorden” (geciteerd in Löther 1989: 52).²⁷ Zo zag hij op een bepaald moment in dat de idee van de continuïteit van kiemcellen bestaande ideeën over de erfelijkheid op de helling zette: het lichaam produceert helemaal geen erfelijk materiaal maar fungeert enkel als doorgeefluik voor continu kiemplasma. Daarmee zijn we aanbeland bij de kern van Weismanns carrière en het kloppende hart van zijn wetenschappelijke nalatenschap en, tot op zekere hoogte, de moderne biologie (*cf. supra*). Zijn onverdroten denkwerk op dit vlak culmineert in 1892 in de publicatie van één van zijn belangrijkste publicaties: *Das Keimplasma: Eine Theorie der Vererbung*. Het jaar daarop verschijnt de Engelse editie: *The Germ-Plasm: A Theory of Heredity*. Het is één van de twee boeken waarop zijn reputatie als één van de belangrijkste biologen ooit gebaseerd is (het tweede is het uit twee volumes bestaande en eveneens in het Engels vertaalde *Vorträge über Deszendenztheorie gehalten an der Universität zu Freiburg im Breisgau*, 1902, 1904a, 1904b, 1913: een collectie van zijn befaamde darwinistische universiteitscolleges).

Op persoonlijk vlak is het overlijden van zijn vrouw Mary, in 1886, een zware slag. In 1895 trouwt hij weliswaar met de Nederlandse domineesdochter Wilhelmina Jessen, maar dit huwelijk loopt al na zes jaar stuk, ten gevolge van haar destructieve morfineverslaving. Daarop trekt zijn vroeg weduwe geworden dochter Therese Schepp bij hem in, samen met haar vijf kinderen. In 1906 komt zijn zoon Julius eveneens terug naar Freiburg (in 1902 was hij met zijn vrouw naar München verhuisd). Hij krijgt in deze periode ook veel blijken van erkenning in binnen- en buitenland. In 1879 reikte zijn *alma mater* hem een eredoctoraat uit. De universiteit van Oxford kroont hem tot *doctor of common law* en de universiteit van Utrecht tot doctor in de plantkunde. In 1884 wordt zelfs besloten een nieuw gebouw voor het zoologisch instituut op te trekken om Weismann in Freiburg te kunnen houden (hij krijgt uitnodigingen bij de vleet van andere universiteiten, in het bijzonder die van de kunststad München trok hem aan). In 1904 wordt hij, naar aanleiding van zijn 70^{ste} verjaardag, uitgebreid in de bloemetjes gezet door de universiteit, de autoriteiten, vakgenoten, wetenschappelijke verenigingen, vrienden en studenten. Met speeches, een *Festschrift* en de onthulling van een marmeren buste. In 1908 krijgt hij zowel de Darwin-Wallace medaille als de Darwin medaille.²⁸ Hij is ook lid van de Beierse academie van wetenschappen, corresponderend lid van de Academie van Wenen en buitenlands lid van de *Linnean Society*, de *Royal Society* en de *American Philosophical Society*. De Duitse overheid benoemt hem tot

²⁶ De Hayflick limiet is het aantal keren dat lichaamscellen kunnen delen. Bij mensen is dat ongeveer 60 keer. Zie, voor een overzicht van de verdere ontwikkeling van Weismanns ideeën over het verouderingsproces, Kirkwood en Cremer (1982).

²⁷ De concrete aanleiding voor het schrijven van deze biologische verhandelingen zijn de oogproblemen die weer de kop opsteken. Toch doet Weismann ook in deze periode nog oorspronkelijk onderzoek en publiceert hij onder meer artikelen over seizoensdimorfisme bij vlinders en regeneratie bij watersalamanders (tritonen). Dit was mogelijk dankzij de ruime schare studenten en assistenten die hem inmiddels bijstaan.

²⁸ De Darwin medaille wordt sinds 1890 om de twee jaar uitgereikt door de *Royal Society*. De *Linnean Society* vereert sinds 1908 om de vijftig jaar (1908, 1958 en 2008) een evolutiebioloog met de Darwin-Wallace medaille. Sinds 2010 wordt ze elk jaar uitgereikt.

Wirklicher Geheimer Rat (een speciale vertrouwensman van de keizer). De groothertog van Baden maakt hem commandeur eerste klasse in de Orde van Berthold de eerste en commandeur tweede klasse in de Orde van de Leeuw van Zähringen. De koning van Beieren, tot slot, vereert hem met de Maximiliaansorde voor Wetenschap en Kunst, de hoogste wetenschappelijke onderscheiding van Beieren (ze wordt ook wel de Beierse Nobelprijs genoemd).

Het emeritaat (1912-1914)

In 1911 vraagt de 77 jaar oude Weismann eindelijk zijn emeritaat aan. De groothertog van Baden verzoekt hem nog om zijn werkzaamheden verder te zetten maar tevergeefs. Op 1 april 1912 gaat Weismann effectief op emeritaat. Toch blijft hij ook nu nog actief, met een onderzoek over *mimicry* (nabootsing) bij het Aziatische vlinder genus *Elymnias* en de voorbereiding van de derde editie van zijn *Vorträge über Deszendenztheorie* (1913). Verder staan deze jaren vooral in het teken van zijn familie en van muziek (Bach, Beethoven en de composities van zijn zoon). In de herfst van 1914 wordt hij ziek (een leveraandoening). Het uitbreken van de Eerste Wereldoorlog, enige maanden daarvoor, viel hem zwaar, aangezien ze ook zijn familie verdeelde: ze staan opgesteld aan beide kanten van het front. Op 5 november van dat jaar sterft hij.

Vader van het ‘neomendelisme’

Weismann kreeg zijn Darwin medaille omwille van zijn eminente diensten ter verdediging van de doctrine van evolutie door middel van natuurlijke selectie. Hij had namelijk meer dan wie dan ook de aandacht gevestigd op het erfelijkheidsmechanisme. Zijn zilveren Darwin-Wallace medaille dankte hij vooral aan het feit dat hij de protagonist was van het darwinisme in zijn puurste vorm. Ook zijn grondige kennis van de cytologie, die hem in staat had gesteld om zijn erfelijkheidstheorie op een steviger fundament te baseren, speelde een rol. “Hij zag duidelijker dan al zijn tijdgenoten in,” schrijft Mayr (1982: 699), “dat de grote controverse over de validiteit van het darwinisme nooit opgelost kon worden zonder een veelomvattende erfelijkheidstheorie.” In het voorwoord tot zijn *Vorträge* schreef Weismann in dit verband dat de erfelijkheidsfenomenen de wortels van de evolutie vormden, “de voedselrijke basis waarvan al haar ontelbare takken en twijgen uiteindelijk afgeleid zijn” (1904b, 1: v). Hij zou het in dit boek niet enkel over zijn erfelijkheidstheorie hebben: ze was immers geen doel op zich, maar slechts een middel, een fundament voor “een interpretatie van de transformaties van het leven doorheen de tijd” (*ibid.*).

Het valt niet zo moeilijk te begrijpen waarom erfelijkheid zo belangrijk was voor de evolutietheorie in het algemeen en voor het darwinisme in het bijzonder (en waarom dit onderwerp een stuk minder interessant was vóór 1859): een transformatie van populaties vergt dat nieuwe variatie optreedt en dat deze ook overgeërfd wordt.²⁹ Voor de *hardcore* darwinist Weismann had de idee van de continuïteit van het kiemplasma als basis van een erfelijkheidsleer bovendien nog een bijkomende aantrekkingskracht. Ze maakte niet alleen duidelijk hoe kenmerken overgeërfd konden worden en waar de (proximale) bronnen van de voor de evolutie broodnodige variatie gezocht moesten worden (exclusief bij het continue

²⁹ Darwins evolutietheorie ging, geïnspireerd als ze was door de praktijk van het kweken, uit van de selectie van individuele, overerfbare kenmerken. Voor een dergelijke evolutietheorie was een geloofwaardige variatie- en erfelijkheidstheorie een absolute noodzaak. Zie in dit verband Gayon (1998).

kiemplasma). Ze zuiverde het darwinisme ook eens en voorgoed van het (verticale) lamarckisme.³⁰

Met zijn eerste erfelijkheidssessay, *Über die Vererbung* (1883), wilde Weismann vooreerst aantonen dat zijn continuïteitstheze de enige manier was om te begrijpen hoe evolutieve wijzigingen via reproductieve cellen van generatie op generatie doorgegeven worden. Enkel indien een deel van het kiemplasma apart gehouden werd tijdens de ontogenetische ontwikkeling en gereserveerd werd voor de reproductieve cellen, kon verklaard worden dat kenmerken die tijdens de evolutie ontstonden, elke generatie opnieuw verschenen. Dit hield echter wel in dat door het lichaam verworven kenmerken niét overgeërfd werden. In het tweede deel van dit essay probeerde hij dan ook duidelijk te maken dat lamarckisme geen bewijsgrond had, en dat evenmin aangetoond was dat de evolutie van het leven onverklaarbaar was zonder die aanname. In het later geschreven voorwoord tot dit essay schreef hij dat hij het enkel over de tot dan toe veronderstelde overerving van verworven kenmerken zou hebben en dat de in dit essay gesuggereerde ideeën, indien correct, een modificatie vereisten van het hele evolutieve gedachtegoed, “omdat het hele principe van evolutie via oefening (gebruik en onbruik), zoals voorgesteld door Lamarck, en in sommige gevallen aanvaard door Darwin, in duigen valt” (1891, 1: 69).

Tussen 1883 en 1913 werkte Weismann zijn kiemplasmatheorie geduldig uit en timmerde hij ze voortdurend bij aan de hand van de recentste inzichten en ontdekkingen van de toen florerende studie van de cel (cytologie), de experimentele embryologie en theoretische bijdragen zoals die van Hugo de Vries (1889) (1848-1935).³¹ Toch was niet iedereen even opgetogen over het hoogtepunt van zijn ‘kiemplasmatisch’ werk, het eerder vermelde *Das Keimplasma* (1892). In het laatste hoofdstuk, ‘Weismannism up to date (1893)’, van zijn *An Examination of Weismannism* (1893), klaagt George Romanes (1848-1894) dat Weismann in *Das Keimplasma* (1892) hypothese op hypothese stapelt, op een dergelijke manier dat “het lezen van zijn analyse doet denken aan Dantes relaas van de topografie van de Hel” (1893: 118). Het speculatieve karakter van zijn biotheoretisch werk werd wel vaker op de korrel genomen. Weismanns antwoord op die kritiek was dat onsamenhangende feiten even weinig waard waren als theorieën zonder vaste bodem en dat de tijd dat men geloofde dat de wetenschap kon vooruit gaan via het louter verzamelen van feiten lang voorbij was. Met de danteske details van Weismanns mature kiemplasmatheorie hoeven we ons hier echter niet in te laten. Een opsomming van haar voornaamste kenmerken volstaat om haar betekenis voor de genetica te duiden.

Wat meteen opvalt, is dat Weismann veel meer begaan was “met het verklaren van de genetische controle van de ontwikkeling dan met het intergenerationeel transmissiemechanisme” (Mayr 1982: 701). Vandaar dat men beter spreekt over zijn kiemplasmatheorie, niet over zijn erfelijkheidstheorie: de horizontale dimensie (ontwikkeling) ervan was even belangrijk als de verticale dimensie (heredititeit). We kennen natuurlijk al de redenen hiervoor: Weismann was nog een typische, 19^e-eeuwse ontwikkelingsbioloog. In die zin doet zijn kiemplasmatheorie dus behoorlijk archaisch aan. De overgang van de 19^e naar de 20^{ste} eeuw werd immers niet alleen gekenmerkt door een ontvoogding van de erfelijkheid van

³⁰ Lichamelijke kenmerken kunnen, puur theoretisch, op twee manieren omgezet worden in erfelijk materiaal. In de eerste plaats doordat het lichaam eenvoudigweg het erfelijk materiaal aanmaakt (pangeneses). Dit kan ‘verticaal lamarckisme’ genoemd worden. Lichamelijke kenmerken kunnen in theorie echter ook tijdens het leven van een organisme vertaald worden in zijn erfelijk materiaal (horizontaal lamarckisme). Dus zonder dat dit materiaal geproduceerd wordt door het volwassen lichaam. Weismann focuste vooral op dit soort lamarckisme aangezien zijn continuïteitstheze verticaal lamarckisme uitsloot.

³¹ Voor een gedetailleerde analyse van de ontwikkeling van zijn kiemplasmatheorie, zie Robinson (1979, hoofdstukken 7 en 8). Een van de wijzigingen was dat hij overschakelde van een continuïteit van kiemcellen naar een continuïteit van in de kern gelegen kiemplasma. Het was hem namelijk duidelijk geworden dat bij veel soorten de specifieke geslachtscellen pas laat in de embryologische ontwikkeling gevormd worden.

de ontogenetische ontwikkeling (dankzij de continuïteitsthese), maar ook door een grotere interesse in erfelijkheid (mede dankzij die ontvoogding maar vooral, zoals we net zagen, dankzij het evolutionisme): de studie van de genetica beperkte zich geruime tijd tot de transmissie.³²

Tot overmaat van ramp werd het al snel duidelijk dat Weismann, wat die horizontale dimensie betreft, de bal had misgeslagen. Hij nam namelijk aan dat het kiemplasma een ongelijke deling onderging tijdens de ontogenetische ontwikkeling (de Weismann-Roux mozaïek theorie): de complexe moleculaire structuur van het idioplasma van lichaamscellen zou geleidelijk verminderen naargelang het lichaam zich verder ontwikkelde. Een reden te meer, in Weismanns ogen, waarom erfelijkheid gebaseerd moest zijn op een continuïteit van specifiek kiemplasma, d.w.z. kiemplasma dat zich in cellen bevond die zich na een aantal celdelingen (het 'kiemspoor') ontwikkelden tot de kiemcellen van de volgende generatie. Het kiemmateriaal van de lichaamscellen (somatisch idioplasma) werd immers verspreid tijdens de embryologische ontwikkeling.³³ Tot slot is het ook zo dat Weismann er nog van uitging dat het kiemplasma zelf actief betrokken was bij het zich ontwikkelende organisme (zonder daarom uit 'gepreformeerde' delen te bestaan) in plaats van enkel de informatie te leveren die de ontogenetische ontwikkeling stuurt.³⁴

Kortom: horizontaal gezien was Weismanns kiemplasmatheorie nog geen genetische maar veeleer een 19^e-eeuwse theorie. Toch hebben Bowler (1989) en anderen (Griesemer 2000; Winther 2001) volgens mij slechts ten dele gelijk wanneer ze stellen dat Weismann nog binnen de oude ontwikkelingstraditie werkte en dat hij "er niet in slaagde de scherpe breuk met het verleden te maken die de fundamenteën van de mendeliaanse genetica zou leggen" (Bowler 1989: 84). Of dat hij veeleer gezien moet worden als "de laatste vertegenwoordiger van de oude traditie dan als een pionier van de nieuwe traditie" (*ibid.*: 90). Bij Weismann was erfelijkheid namelijk wel degelijk al helemaal geëmancipeerd van de ontwikkeling in plaats van er een afgeleide van te zijn. Anders uitgedrukt: zijn kiemplasmatheorie moge horizontaal gezien nog archaïsch te noemen zijn (met, zoals we straks zullen zien, negatieve gevolgen voor zijn evolutief denken), verticaal gezien (transmissie) is ze, met haar 'continue' invalshoek, wel al duidelijk genetisch.³⁵ Hij introduceerde, meer dan wie dan ook, het nieuwe, genetische perspectief op de erfelijkheid. "Toen Weismann [...] de splitsing tussen lichaam en kiemplasma benadrukte", schrijft Mayr (1997: 308), "creëerde hij een nieuw intellectueel klimaat voor genetisch denken die het lang over het hoofd geziene werk van Mendel nieuwe betekenis gaf." Bovendien wees hij ook al op het belang van de chromosomen als genetische structuren.

³² Winther (2000: 450) drukt het zo uit: "Na de eeuwwisseling werd ontwikkeling begrepen als een product van transmissie. Maar voor Darwin was transmissie een product van ontwikkeling." Hij zag de transmissie, zoals zijn tijdgenoten, als een soort van 'overgroei' van het organisme.

³³ Het waren meer bepaald de *ids* of 'voorouderlijke plasma's' die opgedeeld werden tijdens de ontogenie. Elk *id* bevatte alle kenmerken die noodzakelijk zijn om een individu tot ontwikkeling te laten komen. Ze verschilden licht van elkaar en lagen samen op één chromosoom of *idant*. *Ids* waren op hun beurt opgebouwd uit duizenden of honderdduizenden 'determinanten'. Tijdens de embryologische ontwikkeling werden de determinanten verdeeld, zodanig dat een cel uiteindelijk nog maar één soort determinanten telde. Die determinanten bestonden dan weer uit 'bioforen', moleculen die migreerden van de kern van de cel naar het cytoplasma en daar de aard van de cel bepaalden.

³⁴ Hij had het in 1899 over actief levende eenheden die op een zodanige manier interveniëren in het ontwikkelingsproces dat het kenmerk geproduceerd wordt dat ze moeten determineren.

³⁵ Al zou men evengoed kunnen stellen dat Weismann zijn tijd ver vooruit was. De ontwikkelingsgenetica kwam immers pas in de tweede helft van de twintigste eeuw van de grond en het is ook pas sinds een aantal decennia dat de relevantie van de ontogenetische ontwikkeling voor de evolutie ingezien wordt (de 'evo-devo' revolutie).

Eén van de vruchten van het nieuwe, continue perspectief, was dat het een halvering of reductiedeling (*meiosis*) van het kiemplasma veronderstelde.³⁶ Zonder deze deling zou het kiemplasma immers, bij zich seksueel voortplantende soorten, elke generatie verdubbeld worden. Het is wellicht vooral in die zin dat men Correns' opmerking moet zien dat het na Weismann kinderspel was om Mendels inzichten te herontdekken. Centraal in Mendels werk stond namelijk het inzicht dat gepaarde kenmerken (korte en lange stam bijvoorbeeld) gesplitst worden bij de vorming van geslachtscellen: het ene (korte stam) gaat naar de ene cel, het andere (lange stam) naar de andere. Beide komen nooit terecht in één geslachtscel.

Toch bestaat er verder geen direct verband tussen Weismanns reductiedeling en de zogenaamde herontdekking van Mendels werk. De idee van reductiedeling was rond 1900 zelfs allesbehalve populair, ook niet bij botanici (Farley 1982). Weismann zelf was niet echt bezig met die herontdekking: ze vormde veeleer het experimentele stokpaardje van saltationisten, evolutionisten die meenden dat nieuwe soorten sprongsgewijs ontstonden, zonder veel inbreng van natuurlijke selectie. Als neodarwinistisch biotheoreticus was Weismann niet bijster geïnteresseerd in die experimentele en saltationistische studie van de heredititeit (hij had overigens ook een hekel aan wiskunde en statistiek). Bovendien veronderstelde hij dat geslachtscellen meerdere kopieën bevatten van genetische determinanten, terwijl ze volgens Mendel in principe maar één *Anlage* per kenmerk telden (al gaf hij zelf al aan dat kenmerken door verschillende *Anlagen* gedetermineerd zouden kunnen worden).

Vader van het neodarwinisme

Weismanns werk als neodarwinist kan, zoals zijn kiemplasmatheoretische bijdrage (horizontaal/verticaal), onder twee hoofdingen besproken worden: negatief en positief. Hij ondergroef enerzijds alternatieve evolutietheorieën (orthogenese, saltationisme, lamarckisme) en leverde anderzijds positieve bijdragen tot de uitbouw van een neodarwinistische evolutiebiologie. Dit wil zeggen: een darwinisme dat de overerving van door het lichaam verworven kenmerken uitsloot en in natuurlijke selectie het enige evolutiemechanisme zag.

Weismanns inzichten betreffende horizontale evolutie kunnen tot die eerste categorie gerekend worden. 30 jaar na zijn reactie (1872) tegen Wagner, wijdde Weismann maar liefst vier *Vorträge* (1902) aan dit onderwerp. Hij kwam Wagner wat tegemoet, maar bleef geloven in de mogelijkheid van sympatrische speciatie (speciatie zonder geografische isolatie). Wat het lamarckisme betreft, hanteerde hij verschillende aanvalsstrategieën. Naast zijn experimentele 'aanval' wees hij er ook op dat men sommige biologische fenomenen maar moeilijk lamarckistisch kan verklaren. Ook kan men bepaalde fenomenen, die bij voorkeur lamarckistisch geduid worden, evengoed als een product van de natuurlijke selectie zien. Zijn voornaamste argument bestond erin te onderstrepen dat er eenvoudigweg geen geloofwaardig, laat staan bewezen, mechanisme voorhanden is voor de (horizontale, zie noot 30) 'vertaling' van lichaamskenmerken in kiemplasma. Aangezien de determinanten erg verschillen van de lichaamsdelen die ze determineren, zou een nieuw somatisch kenmerk een wonderbaarlijke 'vertaling' moeten ondergaan om een correcte, corresponderende variatie in de determinanten te veroorzaken. Iets wat hij vergeleek met de (absurde) veronderstelling dat "een Engels telegram naar China daar ontvangen zou worden in de Chinese taal" (1904b, 2: 63). Veel haalde het overigens allemaal niet uit: het lamarckisme bleef tot een stuk in de 20^{ste} eeuw populair. Het zou uiteindelijk de ontdekking van de structuur van het DNA (1953) zijn, die

³⁶ Weismanns eigen interpretatie van de reductiedeling valt niet helemaal modern te noemen. Zie in dit verband Churchill (1970) en Farley (1982, hoofdstuk 6).

deze oude, taaie doctrine definitief de das omdeed.³⁷ Of, zoals Mayr (1982: 824) het uitdrukt: die ontdekking liet toe de laatste nagel te slaan “in de doodskist van de theorie van de overerving van verworven kenmerken.” Ze maakte met name duidelijk dat horizontaal lamarckisme evenzeer onmogelijk is als verticaal lamarckisme (het Centraal Dogma: er kan geen informatie stromen van proteïnen naar DNA).

Wat Weismanns positieve bijdrage tot de evolutiebiologie betreft, moet in de eerste plaats verwezen worden naar drie met zijn continuïteitstheze verbonden elementen: (1) natuurlijke selectie als enig evolutiemechanisme, (2) het kiemplasma als enige (proximale) bron van variatie en, daar nauw mee verbonden, (3) seksuele voortplanting als bron van variatie. Wat natuurlijke selectie betreft, verwees hij vooral naar de ongeloofwaardigheid van de alternatieven. Natuurlijke selectie “is de enige denkbare natuurlijke verklaring voor de adaptatie van organismen aan hun omgevingsomstandigheden” (1893: 42). Dit was, in die tijd, een zeer uitzonderlijke positie. Ook veel van zijn eigen onderzoek toonde dit aan, meende hij. Zijn geloof in de almacht van natuurlijke selectie ging zo ver (Romanes bedacht in dit verband de term ‘ultra-darwinisme’), dat hij haar ook verantwoordelijk achtte voor het *behoud* van adaptaties. Zonder selectie trad er automatisch een degeneratie op via *panmixia* (kruising zonder onderscheid, dus ook met minder aangepaste leden van een soort). Bovendien breidde hij de natuurlijke selectie ook uit tot andere niveaus, boven en binnen het individu, “het eerste dergelijke voorstel in de geschiedenis van het evolutief denken” (Gould 2002: 220; zie ook Löther 1989: 68-70). Deze uitbreiding van het selectieprincipe naar alle niveaus van vitale eenheden (*multilevel selection*) werd zelfs het “karakteristieke kenmerk” van zijn evolutief werk (Weismann 1904b, 1: ix). Hij meende dat deze idee de tand des tijds zou weerstaan, “zelfs indien de rest van het boek van voorbijgaande aard zou blijken te zijn” (*ibid.*). Geen wonder dat ook seksuele selectie, afgezien van enige twijfel in 1882, op zijn goedkeuring kon rekenen (één hoofdstuk in de *Vorträge* is eraan gewijd). Tot slot moet ook nog opgemerkt worden dat Weismann het ‘gen’ al als de ultieme eenheid van selectie aanwees (1883b: 85). Richard Dawkins (2006: 11) beschouwt hem dan ook als de vader van zijn zelfzuchtig gen theorie. Hij heeft zelfs verklaard dat hij zijn eerste boek misschien beter *The Immortal Gene* had genoemd (2006: ix). Weismann was trouwens ook de vader van de ‘naakte gen’ theorie: de idee dat het leven begon met een genetische replicator (Maurel 1999).

Doordat Weismann het lamarckisme afzwoor, moest hij de (proximale) bronnen van variatie exclusief bij het kiemplasma zoeken (in plaats van ook in het lichaam, zoals Darwin nog deed). Het is op dit vlak dat hij zowel één van zijn grootste bijdragen leverde als één van zijn grootste fouten maakte. Er bestaat, zoals Mayr (1982: 706) stelt, geen twijfel over dat Weismann “de grote kampioen was van het belang van seks als een bron van variatie [...], hoewel Galton [...] het ook erkend had.” Hij begreep inderdaad dat de reductiedeling aan de basis lag van nieuwe variatie. Indien een groep van voorouderlijk kiemplasma verwijderd wordt uit een eicel, schreef hij in 1887, en een andere groep uit een andere eicel, dan volgt daaruit dat alle kiemcellen van elkaar verschillen, “geen twee van hen bevatten exact dezelfde combinaties van hereditaire tendensen” (1887: 395-396; zie ook Weismann 1886).

De vraag was natuurlijk wat de ultieme bron was van variatie, want de seksuele reproductie kon enkel bestaande variatie herschikken. Het concept van mutatie, spontane wijzigingen, was niet aan hem besteed. Dat rook hem teveel naar ‘metafysica’. Er moesten concreet aantoonbare, materiële oorzaken zijn. In 1886 verwees hij weliswaar naar de externe invloeden van de omgeving, maar enkel in de laagste unicellulaire organismen. Maar daarmee had hij nog geen bron van nieuwe variatie bij meercellige organismen. Uiteindelijk stelde hij dat externe invloeden, inclusief somatische, ook het kiemplasma van meercelligen konden beïnvloeden (Winther 2001). De ultieme bron van variatie, schreef hij in 1892, “is altijd het

³⁷ Al blijven er ook nu nog hardnekkige haarden van verzet bestaan of op zijn minst mensen die zich, al dan niet terecht, lamarckist noemen. Zie in dit verband bijvoorbeeld Haig (2007).

effect van externe invloeden” (1893: 463). Dit leidde in 1894 dan weer tot zijn vermaledijde notie van kiemselectie of, zoals hij het in 1894 nog noemde, ‘intraselectie van determinanten’. Oorspronkelijk geformuleerd als reactie op de kritiek van lamarckisten als Herbert Spencer (1820-1903) en Romanes dat *panmixia* het verdwijnen van structuren niet kon verklaren, werd kiemselectie na 1896 “de *deux ex machina* [...] voor alle problematische evolutionaire fenomenen” (Mayr 1988: 516). Hij werkte deze notie verder uit in zijn *Vorträge* (twee hoofdstukken). Het betrof een competitie tussen determinanten. Sommige determinanten slaagden beter dan andere in de strijd om organisch materiaal aan te trekken en zich te repliceren. Dit kon er onder meer toe leiden dat variatie zich in een bepaalde richting voordeed, zelfs indien ze negatief was en tegengewerkt werd door selectie op het niveau van het individu.³⁸

Weismanns plaats in het pantheon van de biologie

Tijd om terug te komen op het aan het begin van deze bijdrage vermelde enigma. We zagen dat Weismann van oudsher een zekere rol toegeschreven wordt in het ontstaan van de genetica, maar dat alle aandacht lange tijd uitging naar Mendel en de mendelisten. Dit wordt mede verklaard door het feit dat er geen direct en concreet verband bestaat tussen Weismanns kiemplasmatheorie en het experimentele neomendelisme.³⁹ Nu moderne wetenschapshistorici tot de conclusie gekomen zijn dat Mendel nog geen mendelist was, zou je echter denken dat de tijd gekomen is om Weismann alsnog naar voren te schuiven als de ‘ware stichter’ van de genetica. De moderne, ‘genetische’ interpretatie van de heredititeit en van Mendels experimenten is namelijk duidelijk weismanniaans: ze is debet aan Weismanns continuïteitstheorie. Mayr drukte het goed uit: Weismanns theorie wierp inderdaad nieuw licht op Mendels experimenten. Zoals Darwins theorie nieuw licht wierp op het fossielenbestand (en op een hele reeks andere biologische verschijnselen, gaande van de embryologie tot rudimentaire structuren zoals het menselijk staartbeentje).

Toch – en daarmee kom ik tot de kern van de zaak en de oplossing voor het enigma – identificeren we de ‘genetische’ revolutie nog altijd niet met dat nieuwe ‘licht’, perspectief of paradigma. Het blijft in wezen een louter experimentele revolutie, een verhaal dat bestaat uit een lange reeks ontdekkingen op het vlak van de heredititeit (transmissiegenetica) en de ontogenetische ontwikkeling (ontwikkelingsgenetica). Dat de moderne interpretatie van de ‘mendeliaanse’ experimenten weismanniaans is, doet er daarom eigenlijk niet toe: de klemtoon blijft liggen op die experimentele ontdekkingen. Sprekend in dit verband is dat de wetenschapshistoricus Robert Olby, nochtans één van de grondleggers van het moderne beeld, Mendel in 1997 bleef voorstellen als de vader van de genetica. Hij verdiende zijn statuut als stichter van de genetica, vond hij, door het introduceren van de statistische benadering en de combinatieleer in de studie van hybridisatie, samen met het concept van het kenmerken paar: “Hij had geen nood aan het concept van het gen.” Dat is natuurlijk ook de voornaamste reden waarom Mendel bij het brede publiek de enige ware vader van de genetica blijft.⁴⁰

Een wetenschappelijke revolutie in de eigenlijke zin van het woord (‘omwenteling’) gaat nochtans altijd gepaard met een drastische paradigmaverschuiving (Kuhn 1962): een fundamentele en vaak contra-intuïtieve wijziging in de manier waarop we over iets denken. De genetische revolutie is geen uitzondering op die regel. Toch niet volgens de eerder vermel-

³⁸ Zie Gould (2002: 214-224) en Churchill (1999: 762-764).

³⁹ Al geldt iets dergelijks eigenlijk ook voor het moderne, genetische neodarwinisme: het gaat niet direct terug op Weismanns werk maar veeleer op dat van de zogenaamde populatiegenetici.

⁴⁰ Getuige daarvan bijvoorbeeld Robin Marantz Henigs (2000) recente Mendel-biografie. Ze blijft Mendel voorstellen als de vader van de genetica, ook al verwijst ze naar het moderne onderzoek van zijn werk. De ondertitel van het boek is, wat dit betreft, veelzeggend: *The Lost and Found Genius of Gregor Mendel, the Father of Genetics*.

de Britse wetenschapshistoricus Peter Bowler (1989).⁴¹ Hij heeft de genetische revolutie expliciet omschreven als “een conceptuele revolutie van enorme proporties” (1989: 7):

Haar effecten mogen dan misschien niet zo direct zichtbaar zijn als die van het darwinistische debat, het zou wel eens kunnen dat de mendeliaanse revolutie uiteindelijk gezien zal moeten worden als op zijn minst een even belangrijke transformatie van onze ideeën over het leven (inclusief, natuurlijk, het menselijk leven). De bewering dat een dergelijke revolutie verwezenlijkt zou kunnen worden, simpelweg door het doen van een experimentele ontdekking, is, op het eerste zicht, absurd (*ibid.*).

Als deze stelling correct is, moeten we afstappen van Batesons begrip ‘genetisch’.⁴² Of het op zijn minst anders gaan definiëren. Want zoals George Orwell (1903-1950) al zei: woorden zijn als harpoenen, eens afgeschoten, blijven ze steken en kunnen ze nog maar moeilijk verwijderd worden, ook al zijn het miskleunen. Denken we maar aan het woord ‘indiaan’ voor de oorspronkelijke inwoners van het continent waarvan Columbus (1451-1506) dacht dat het India (*las Indias*) was. Indien de genetische revolutie inderdaad in de eerste plaats een conceptuele revolutie is, een revolutie die gepaard gegaan is met een belangrijke omwenteling in ons denken over het leven, dan zijn de batesoniaanse termen ‘genetisch’, ‘pregenetisch’ en ‘mendeliaans’ dergelijke, nog moeilijk te verwijderen miskleunen. Ze zeggen namelijk helemaal niks over die omwenteling en over het onderscheid tussen Mendels ‘licht’ en het moderne ‘licht’, maar verwijzen normaliter louter naar experimenten (of het ontbreken van experimenten). Ons denken over de revolutie die we genetisch noemen zit, zo bekeken, hopeloos gevangen in achterhaalde concepten of, zo je wil, vast aan misplaatste harpoenen. Hoe kan Mendels archaïsche ‘licht’ het best geconceptualiseerd worden en waarin verschilde het precies van het moderne, ‘genetische’ licht? Zolang die vraag niet op een overtuigende manier beantwoord wordt, zal de hardnekkige Mendel-mythe hoogtij blijven vieren en zal Weismann zijn rechtmatige plaats in het pantheon van de biologie niet kunnen innemen.

⁴¹ Het spreekt voor zich dat deze boude stelling wel een aantal belangrijke vragen oproept, waarop ik hier niet kan ingaan. De meest voor de hand liggende is: als dit inderdaad zo is, hoe komt het dan dat de ‘genetische’ revolutie niet van oudsher bekend staat als een conceptuele revolutie?

⁴² Mayr in het bijzonder wees in tal van zijn publicaties op het grote belang van goede concepten voor de ontwikkeling van de biologie. Ze zijn in zijn opinie zelfs belangrijker dan ontdekkingen: “[...] de grote bijdrage van de leiders van het biologische gedachtegoed is de ontwikkeling en verfijning van concepten geweest en occasioneel de eliminatie van verkeerde concepten” (1982: 43). Zie ook Mayr (1982: 44; 1973: 128; 2004: 30).