

Darwins moordbekentenis

Enkele andere boeken van Uitgeverij Nieuwezijds

- DARWIN Over het ontstaan van soorten (oorspronkelijke editie)
DARWIN Het uitdrukken van emoties bij mens en dier (definitieve editie, onder redactie van Paul Ekman)
DARWIN De autobiografie van Charles Darwin (editie van Nora Barlow, incl. In memoriam voor Anne, en Trouwen/Niet trouwen)
DARWIN De afstamming van de mens (voorjaar 2002)
EKMAN De leugen ontmaskerd
VAN DE GRIND Natuurlijke intelligentie
RESING & DRENTH Intelligentie
VERMIJ De wetenschappelijke revolutie
KEESTRA (RED.) Tien westerse filosofen
KEESTRA (RED.) Doorbraken in de natuurkunde
FRANCES & FIRST Stemming en stoornis
VAN DEN HOOFDAKKER E.A. Depressie
BAER Het duiveltje van de geest
WOLTERS Het geheugen
BERGSMA Wat bezielt de psycholoog?
ZELDIN Een intieme geschiedenis van de mensheid
ZELDIN Conversatie
JACOBS Twaalf emoties
VORSTENBOSCH Twaalf huishoudelijke apparaten
VERHOEVEN Twaalf confidenties

De boeken van Uitgeverij Nieuwezijds zijn verkrijgbaar in de boekhandel. Zie ook: www.nieuwezijds.nl

Darwins moordbekentenis

*de ontwikkeling van het denken
van Charles Darwin*

Johan Braeckman



UITGEVERIJ NIEUWEZIJD

Uitgegeven door: Uitgeverij Nieuwezijds, Amsterdam
Omslagontwerp: Marjo Starink, Amsterdam
Zetwerk: CeevanWee, Amsterdam
Druk: Krips BV, Meppel
Druk omslag: Zuidam & Uithof, Utrecht
Bindwerk: Meeuwis, Amsterdam

Copyright © 2001, Johan Braeckman

Afbeelding omslag: spotprent van Linley Sambourne uit een almanak uitgebracht door *Punch Magazine* in 1882.

ISBN 90 5712 125 5
NUGI 822

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm, geluidsband, elektronisch of op welke andere wijze ook en evenmin in een retrieval system worden opgeslagen zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

Hoewel dit boek met veel zorg is samengesteld, aanvaarden schrijver(s) noch uitgever enige aansprakelijkheid voor schade ontstaan door eventuele fouten en/of onvolkomenheden in dit boek.

Woord vooraf

De mens heeft in de loop van zijn geschiedenis voortdurend beelden gemaakt van de natuur en van zichzelf. Hij stelde en stelt zich vragen over de aard van de natuur, over de oorsprong van de complexe en functionele orde ervan, en over zijn eigen plaats daarbinnen. Eeuwenlang werd het natuur- en mensbeeld, hoewel het aan verandering onderhevig was, gekoppeld aan God en aan de hem toegeschreven eigenschappen. Onder invloed van Charles Darwins evolutietheorie veranderde dat radicaal. De natuur en de mens werden niet langer ‘van bovenuit’ verklaard, maar werden beschouwd als het – voorlopige – resultaat van een strikt mechanisch en naturalistisch proces: evolutie door natuurlijke (en seksuele) selectie. In dit boek probeer ik die darwinistische ‘transitie’ historisch te duiden en te reconstrueren. Ik wil de krachtlijnen van Darwins opvattingen en de ontwikkeling ervan duidelijk maken en aantonen hoe, als gevolg van zijn theorieën, de vragen over de natuur en de mens een fundamenteel ander antwoord kregen dan in de periode voor hem. Tevens probeer ik de lezer wegwijs te maken in de enorme hoeveelheid publicaties die de voorbije decennia over Darwin zijn verschenen. Wie zich geroepen voelt om Darwins leven en werk verder te bestuderen, kan via de referenties mogelijke invalshoeken vinden.

Ik geef in deze studie hoofdzakelijk een chronologisch overzicht van de ontwikkeling van Darwins denken. Een gedetailleerd verslag van zijn leven behoort evenwel niet tot de opzet van dit boek. Ik wil vooral de klemtoon leggen op het belang van de evolutietheorie voor het wetenschappelijke en wijsgerige natuur- en mensbeeld. Wie meer over Darwins leven en persoonlijke ontwikkeling wenst te weten, verwijs ik voornamelijk naar de recente werken van Kohn, ed. (1985),

Desmond & Moore (1991), Mayr (1982 en 1993), Browne (1995) en Bowler (1996). Over diverse aspecten is geen consensus onder deze historici, waarvan een aantal een biologische achtergrond bezit. Ernst Mayr bijvoorbeeld sluit meer aan bij het werk van De Beer (1964) dan bij dat van Bowler. Toch geeft de vermelde lektuur algemeen een correcter en betrouwbaarder beeld van Darwin als mens en als wetenschapper dan vroeger, toen men vrijwel uitsluitend op zijn autobiografie en een aantal andere werken was aangewezen.

Zo was het tot enkele decennia geleden een hardnekkig misverstand dat Darwin een amateurwetenschapper was die min of meer bij toeval het principe van natuurlijke selectie ontdekte. Ondertussen is duidelijk dat hij een bijzonder professioneel wetenschapper was, ook al had hij geen officiële banden met een universiteit (wat niet ungewöhn was in die tijd). De viering van de honderdste verjaardag van de publicatie van *On the Origin of Species* (Over het ontstaan van soorten) in 1959 bracht het onderzoek in een stroomversnelling. Darwin was zonder twijfel meer belezen in verschillende disciplines dan vele wetenschappers vandaag. Hij voerde experimenten uit die tot de beste van zijn tijd behoren. Zijn vele wetenschappelijke werkzaamheden – zijn verzameld werk telt, zonder de briefwisseling, negenentwintig delen – kon hij uitvoeren dankzij onder meer zijn relatieve isolement, zijn financiële onafhankelijkheid, de steun van zijn vrouw en, vanaf 1842, zijn weigering om in te gaan op uitnodigingen voor lezingen, colloquia, vergaderingen, enzovoort. Bovendien onderhield hij een dagelijkse briefwisseling (soms drie à vier brieven per dag) met wetenschappers, naturalisten, en dieren- en plantentelers, die hem op de hoogte hield van de recentste wetenschappelijke bevindingen en die hem informatie opleverde over de meest uiteenlopende kwesties. In die zin was hij, in tegenstelling tot wat vaak wordt beweerd, absoluut geen kluizenaar. Verder ontving hij regelmatig bezoek van vrienden, onder wie de befaamde geoloog Charles Lyell, de botanist Joseph Hooker en de arts Thomas Huxley.

Ongetwijfeld zal de publicatie van Darwins briefwisseling het huidige beeld nog verder verbeteren en aanvullen. Op dit moment is de wetenschappelijke uitgave ervan (circa 14.000 brieven) volop aan de gang. Het laatste volume – in totaal zullen er wellicht negenendertig zijn – wordt verwacht tegen het jaar 2009. In acht genomen dat de post meerdere malen per dag werd opgehaald en afgeleverd, en dit in heel Groot-Brittannië, moest Darwin wat snelle beschikbaarheid van informatie betreft niet onderdoen voor de huidige wetenschapper die over een internetaansluiting en een e-mailadres beschikt. Overigens

correspondeerde hij niet uitsluitend met landgenoten; zoals J. Secord schrijft: “omstreeks 1850 strekte zijn bereik zich over de hele wereld uit” (in Kohn, ed., 1985, p. 529).

Het boek is als volgt ingedeeld.

In het eerste hoofdstuk beschrijf ik hoe Darwin, onder meer ten gevolge van de wereldreis die hij met het schip *H.M.S. The Beagle* maakte, langzaam maar zeker een evolutionaire visie op het leven ontwikkelde.

Het tweede hoofdstuk legt uit hoe hij zijn gedachtegoed wetenschappelijk onderbouwde en hoe men de invloed ervan op zijn christelijk geloof kan inschatten.

In het derde hoofdstuk bespreek ik in detail Darwins hoofdwerk, *Over het ontstaan van soorten*. Bijzondere aandacht gaat naar de voornaamste evolutionaire mechanismen die Darwin ontdekte en beschreef, namelijk natuurlijke en seksuele selectie.

Het vierde hoofdstuk snijdt, in de context van de darwinistische transitie, enkele filosofische thema's aan. Ik geef een analyse van concepten zoals vooruitgang, orde en complexiteit. Ook bespreek ik de plaats van de mens in de kosmos en in de natuur.

In het vijfde hoofdstuk, tenslotte, maak ik een sprong naar het heden. Na te hebben samengevat wat Darwins belangrijkste inzichten zijn, ga ik na in hoeverre ze vandaag de dag er toe kunnen bijdragen de studie van de mens en zijn gedrag meer wetenschappelijk te maken dan wat tot voor kort het geval was. Het is ongetwijfeld het meest betwistbare hoofdstuk. Verder onderzoek zal uitwijzen of de opvattingen die ik er in naar voren breng het krediet verdienen dat ik ze in dit boek verleen.

Rest me nog de aangename taak om eenieder te bedanken die mij heeft geholpen bij het totstandkomen van deze studie. In de eerste plaats is dat prof.dr. Marc De Mey, die mij aanmoedigde om dit werk aan te vatten. Verder hebben verschillende mensen delen van het manuscript gelezen en welwillend constructief commentaar geleverd: Charlotte De Backer, Helen De Cruz, Johan De Smedt, Ludo Hellemans, Koen Margodt, Marc Meuleman, prof.dr. Freddy Mortier, Jasmin Peeters, Tom Speelman, prof.dr. Hugo Van den Enden, emeritus prof.dr. Etienne Vermeersch en prof.dr. Walter Verraes. Mijn zeer bijzondere dank gaat uit naar Griet Vandermassen, die me geholpen heeft bij de eindredactie van de tekst en die verschillende citaten heeft vertaald. Peter Borgeloen heeft me zoals altijd onbaatzuchtig bijgestaan

bij het oplossen van talloze problemen die mijn onderzoek belemmerden. Iedereen in ons taalgebied is dank verschuldigd aan Uitgeverij Nieuwezijds voor het publiceren van Darwins boeken in vertaling. Mijn grootste dank gaat uit naar Karoline, wier leven en werk ik deel, en naar de studenten wijsbegeerte en moraalwetenschap aan de Universiteit Gent die me de voorbije jaren hebben gestimuleerd om zorgvuldig over de betekenis en de invloed van Darwins theorieën na te denken.

Inhoud

1. De bekentenis van een moord, of de transmutatie van een creationist 11

Edinburgh 11 – Geologie 17 – Cambridge 20 –
Tussen *arcadische ecologie* en *de strijd om het bestaan* 23 –
Newton achterna 25 – Een invitatie voor een reis 26 –
Ten dienste van het imperialisme 28 – Te land en ter zee 29 –
Een vreemd en boeiend spektakel 31 – Vinken en evolutie 34
– Londen 36 – Afwijkende aantekeningen 40 –
Een kloof overbrugd 43 – De ontdekking van het
populatieprincipe 44 – De cruciale stap naar evolutie 53 –
Pessimisme versus optimisme 56 – Materialisme
versus geloof 57

2. Evolutie in actie: rankpotigen, anti-idealisme en afscheid van het christendom 61

De behoedzaamheid van een wetenschapper 61 –
Rankpotigen 64 – Natuurlijke variatie en divergentie 67 –
Hemelhaken en kranen 69 – Een God met Ideeën en
een God als Architect 70 – Het probleem van seksuele
differentiatie 75 – Ontogenie en fylogenie 79 – Afscheid van
het christendom 82 – De dood van Annie 88

3. Het ontstaan van soorten en natuurlijke en seksuele selectie 95

Vruchtbare experimenten 95 – De zwarte doos van
de erfelijkheid 98 – Darwin en Mendel: een moeizaam
huwelijk 101 – De publicatie van ‘het grote boek’ 105 –
Het ontstaan van soorten 108 – De staart van de pauw 135 –
Darwin en Wallace 139 – Het nut van mentale
vermogens 149

4. De evolutionaire ordening van de natuurlijke diversiteit en de plaats van de mens in de kosmos 155

De natuur als boomstructuur 155 – Orde uit chaos 159 –
Buitenaardse intelligentie? 164 – Vooruitgang en complexiteit
169 – De morele onverschilligheid van de natuur 171

5. Naar een darwinistische wetenschap van de mens 179

Darwins verschillende theorieën 179 – Darwin en de
cultuur- en gedragswetenschappen 182 – Het ontstaan van
een nieuwe discipline 184 – Een mentale
gereedschapskist 186 – Kenmerken van modules 189 –
Verder onderzoek 192 – Misverstanden over Darwin 193

Noten 197

Literatuur 211

Register 231

I

De bekentenis van een moord, of de transmutatie van een creationist

“Het vergde moed om de natuur op deze manier te beschouwen.”

JANET BROWNE, *Charles Darwin. Voyaging*, 1995, p. 543.

EDINBURGH

Charles Robert Darwin (1809-1882) groeide op in een intellectueel klimaat waarvan het geloof in de goedheid, doelgerichtheid en onveranderlijkheid van de natuur een van de pijlers was. Evolutionaire denkbeelden waren wel al sinds de achttiende eeuw in omloop, maar ze konden het statische en essentialistische natuurbeeld van die tijd niet ernstig bedreigen. Soorten, dacht men, zijn onveranderlijk: ze bezitten een door God gecreëerde essentie die niet kán evolueren, net zoals de definitie – of essentie – van wiskundige objecten niet kan veranderen. Het essentialisme lag ook ten grondslag aan het heersende creationisme, dat stelt dat soorten afzonderlijk geschapen zijn, zoals in het boek *Genesis* beschreven wordt. Charles was wellicht al sinds zijn jeugd vertrouwd met de evolutionaire opvattingen van zijn grootvader, Erasmus Darwin (1731-1802). Eind achttiende eeuw publiceerde Erasmus *Zoonomia*, waarin hij een hoofdstuk opnam dat aan transmutatie was gewijd. Zijn ideeën over evolutie zijn evenwel vaag en onwetenschappelijk. Het was vooral het dynamische beeld dat Erasmus schetste van de natuur, de maatschappij, de economie en de wetenschap waardoor Charles Darwin werd beïnvloed; de evolutionaire denkbeelden van zijn grootvader vond hij niet bijzonder relevant.

Charles' vader, Robert Waring Darwin (1766-1848), was een succesvol arts, opgeleid te Leiden. Hij huwde Suzanna Wedgwood, dochter van Josiah Wedgwood, een vriend van Erasmus Darwin. Robert Darwin slaagde erin om zijn kapitaal, vergaard door werk, huwelijk en erfenis, zodanig te vergroten dat zijn kinderen, waaronder Charles, levenslang konden rentenieren. In 1839 zou Charles zijn nicht Emma Wedgwood huwen, waardoor hij financieel nog meer onafhankelijk werd dan hij van huize uit al was.

Charles' moeder stierf toen hij acht jaar oud was, waarna voornamelijk zijn oudere zussen hem opvoedden. Zij onderwezen hem in de bijbel, die ongetwijfeld een sterke indruk op hem maakte. Dit religieuze onderricht werd gecompenseerd door de postume invloed van vrijdenker Erasmus Darwin en door de artsentraditie in de familie, waardoor waarnemingen en experimenten als belangrijker bronnen van kennis golden dan de bijbel. Het lag min of meer voor de hand dat Charles' vader hem als student geneeskunde aan de universiteit van Edinburgh zou inschrijven. Dat hij toen slechts zestien jaar was, sprak minder vanzelf, maar op de middelbare school leek hij zijn tijd te verspillen.

Het onderwijs was bijzonder klassiek. De jonge Darwin spendeerde meer tijd aan jagen, het verzamelen van mineralen, het observeren van vogels en het uitvoeren van chemische proeven dan aan de studie van klassieke teksten. Edinburgh was op dat moment het centrum van de maritieme biologie en Darwin werd een gepassioneerd verzamelaar van zeedieren. Hij dissecteerde ze en onderwierp ze aan microscopisch onderzoek. In Edinburgh maakte hij kennis met de arts en zoöloog Robert Grant, een van de weinigen die destijds het evolutionisme genegen waren. Grant wijdde hem in het evolutionisme van onder meer Lamarck (zie kadertekst) in, en begeleidde hem bij zijn onderzoek.

In *Darwin's Invertebrate Program, 1826-1836: Preconditions for Transformism* (1985) beweert Phillip Sloan dat Darwin in zijn Edinburghse tijd de grondslag legde van zijn latere evolutionaire en andere opvattingen. Oudere werken (bijvoorbeeld Irvine, 1955 en Eiseley, 1958) presenteren Darwins intellectuele ontwikkeling als een langzame overgang van een creationistisch en statisch naar een dynamisch en evolutionair natuurbeeld. Sommige auteurs verwijzen daarbij naar zijn reis met de *Beagle* op 22-jarige leeftijd en naar zijn lectuur van Thomas Malthus' werk in 1838 als de meest cruciale gebeurtenissen. Sloan stelt evenwel dat sommige van Darwins ideeën, waarvan men traditioneel veronderstelde dat hij ze pas op latere leeftijd ontwikkelde, in werkelijkheid

Jean-Baptiste de Monet Lamarck

De Franse bioloog Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) is een van de grote figuren uit de wetenschapsgeschiedenis. Samen met wetenschappers als Charles Darwin en Claude Bernard behoort hij tot de grondleggers van de moderne biologie. Zijn eerste publicaties brachten de Franse, en later ook de Europese, flora in kaart. Hij zorgde ervoor dat de beroemde *Jardin des Plantes*, het Franse museum voor natuurlijke geschiedenis, op wetenschappelijke wijze haar collectie ordende en presenteerde. Lamarck was in het museum verantwoordelijk voor de ongewervelden, waarin hij zich decennia lang specialiseerde. Tussen 1815 en 1822 publiceerde hij, in verschillende delen, hierover ook zijn belangrijkste werk, getiteld *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Daarvóór had hij ook enkele werken geschreven waarin hij een gepopulariseerde synthese probeerde te maken van de wetenschappelijke kennis van zijn tijd. Hij vreesde namelijk dat de toenemende aandacht voor het detail, zoals dit volop aan de gang was in de scheikunde van zijn tijd, ertoe zou leiden dat niemand, behalve de specialist, de wetenschappelijke kennis nog zou begrijpen. Nog groter was het gevaar dat niemand nog een coherent overzicht van het geheel zou hebben ten gevolge van de specialisatie. De plaats van de mens bepalen binnen de natuur en de wereld, aan de hand van wetenschap, zou dan helemaal onmogelijk worden.

Ondanks zijn opmerkelijke wetenschappelijke verdiensten is Lamarck vandaag de dag vrijwel uitsluitend bekend als iemand die een foutieve evolutietheorie naar voren bracht. Hij ontwikkelde zijn evolutionaire visie in een werk uit 1809, *Philosophie zoologique* (een Engelse vertaling van dit werk verscheen in 1984). De gangbare opinie stelt dat Lamarcks centrale idee de overerving van verworven eigenschappen was. Het is waar dat Lamarck dit punt naar voren bracht, maar het maakt niet de kern uit van zijn evolutietheorie. Het geloof dat verworven eigenschappen doorgegeven worden aan nakomelingen bestond reeds lang vóór Lamarck; bovendien deed ook Darwin er soms een beroep op. Het werd pas ten gronde betwist door de Duitse bioloog en darwinist August Weismann (1834-1914), die ondubbelzinnig aantoonde dat verworven eigenschappen niet erfelijk worden doorgegeven.

Lamarcks evolutietheorie berust op de gedachte dat de natuurwetten voortdurend op de materie inwerken, dusdanig dat de resultaten ervan

anders zijn naargelang de omstandigheden waarin de materie zich bevindt. Levende organismen, die zelf louter materie zijn, ondergaan veranderingen – van eenvoudig naar complex – door de werking van de natuurwetten. Bovendien streven organismen er uit zichzelf naar om steeds complexer te worden. Toch dacht Lamarck niet dat de evolutie van de levende natuur finalistisch was. Het proces dat hij beschrijft is volkomen doelloos; er is geen richting in te bespeuren. Zijn theorie liet hem toe te verklaren waarom fossielen vaak lijken op soorten die momenteel bestaan, maar er toch niet aan gelijk zijn. Hij veronderstelde, terecht, dat de huidige soorten geëvolueerd zijn uit soorten die we nu nog slechts in fossiele vorm vinden. Lamarck beweerde dat ook de mens op die manier geëvolueerd is, uit een ‘eenvoudig dier’.

Zijn evolutionaire visie kende in zijn tijd weinig navolging. Niet alleen viel zijn materialistische filosofie niet in goede aarde, men vond ook dat hij te weinig bewijzen leverde voor de evolutie van het leven. Het grootste probleem met Lamarcks evolutietheorie is dat deze geen mechanisme naar voren brengt dat verantwoordelijk is voor het ontstaan van adaptaties. Vijf decennia later bracht Darwin een dergelijk mechanisme wel naar voren, namelijk natuurlijke selectie. Uit onvrede met Darwins mechanisme grepen sommige evolutionisten in de tweede helft van de negentiende eeuw terug naar Lamarck. Ze legden de klemtoon op het erfelijk doorgeven van verworven eigenschappen, een idee dat ze toeschreven aan Lamarck. In plaats van de eliminatie, door selectie, van alle levensvormen die niet aangepast zijn, werd aangenomen dat organismen zelf voor ‘gerichte variatie’ zorgden. Behalve door het werk van Weismann in de negentiende eeuw werd dit zogenaamde neo-lamarckisme ten grave gedragen door de ontwikkeling van de moderne genetica in de twintigste eeuw.

(Het standaardwerk over het leven en werk van Lamarck is Burkhardt, 1995. Zeer verhelderend is ook Ernst Mayrs artikel *Lamarck Revisited*, opgenomen in Mayr, 1976, pp. 222-250.)

dateren uit zijn periode in Edinburgh, maar dat ze door omstandigheden tijdelijk op de achtergrond raakten. Toch kan er geen discussie bestaan over het feit dat Darwins reis met de *Beagle* van essentieel belang was, iets waarover alle biografen het eens zijn. Ernst Mayr merkt echter

terecht op dat “...men niet mag vergeten dat er iemand met Darwins kwaliteiten en karakter voor nodig was om zoveel voordeel te halen uit de situatie” (1982, p. 398).

Verschillende recente studies en biografieën hebben, gebruikmakend van onder meer Darwins briefwisseling en notitieboekjes, die vroeger niet voorhanden waren, het klassieke beeld van Darwin als mens en als intellectueel sterk gecorrigeerd.¹ Zo zorgden zijn familieleden na zijn dood voor een selectief beeld, onder meer door bepaalde delen uit zijn autobiografie weg te laten en door bewust sommige brieven niet te publiceren. De censuur gold vooral voor zijn opvattingen over religie. De familie vreesde dat hij hierdoor bij de publieke opinie in een negatief daglicht zou komen te staan. Darwin, op 67-jarige leeftijd, schreef zijn autobiografie niet met het oog op publicatie. Na zijn dood werd ze toch uitgegeven, zij het onvolledig. Pas in 1958 publiceerde Nora Barlow, zijn kleindochter, de volledige tekst. Ernst Mayr schrijft hierover: “Jammer genoeg is dit document helemaal niet betrouwbaar, niet alleen omdat zijn geheugen hem soms in de steek liet, maar ook omdat het geschreven is met die overdreven Victoriaanse bescheidenheid die Darwin ertoe bracht zijn eigen verwezenlijkingen en de waarde van zijn kennis te kleineren. Biografen hebben hem te zeer op zijn woord genomen, in het bijzonder daar waar Darwin geringschattende uitspraken over zijn eigen kwaliteiten deed, en vroegen zich dan af hoe een dergelijke onontwikkelde sufferd de ontwerper van misschien wel de grootste intellectuele revolutie ooit kon worden” (1982, p. 394).

In Edinburgh kwam Darwins passie voor de natuur tot volle ontplooiing. Geïnspireerd door zijn mentor Robert Grant concentreerde hij zich een tijdlang op de zogenaamde zoöfieten. Grant, geheel in de lijn van het *great chain of being*-denken (zie kadertekst), nam aan dat zoöfieten een brug vormen tussen planten en dieren en dat de studie ervan, in het bijzonder van hun voortplantingsproces, van bijzonder wetenschappelijk nut kon zijn. Darwin was het niet eens met Grants evolutionisme, dat was beïnvloed door Lamarck, en hield na verloop van tijd het onderzoek naar zoöfieten voor bekeken. Tijdens de reis met de *Beagle* kwam de interesse ervoor evenwel weer bovendrijven. Volgens Sloan (1985) leidde dit mede tot de ontwikkeling van zijn evolutionisme en biedt het een verklaring voor zijn levenslange interesse in de problematiek van reproductieprocessen. Later zou Darwin in Cambridge sterk onder de invloed komen van de botanist John Henslow. Volgens Henslow tonen de scheikundige eigenschappen van dieren en planten voldoende aan dat ze twee afzonderlijke categorieën

De grote ketting van het bestaan

De visie op de natuur als ‘een grote ketting’ (*great chain*) vindt haar oorsprong in de Griekse wijsbegeerte, in eerste instantie in het werk van Plato. Zoals bekend veronderstelde Plato dat de wereld zoals wij hem kennen slechts een afspiegeling is van wat hij de vormenwereld noemde, een wereld die, in tegenstelling tot de wereld waarin wij leven, stabiel, eeuwig en volmaakt is. Elke soort die in de levende natuur wordt aangetroffen, is een minder volmaakte versie van de perfecte vorm van die soort, die volgens Plato reëel en eeuwig in de vormenwereld bestaat. De eindige, onvolmaakte natuur waarin wij leven, dankt haar bestaan aan de oneindige en volmaakte goedheid van God, die, precies omdat hij oneindig goed is, de natuur geschapen heeft. Men kan zich dan de vraag stellen uit hoeveel wezens de natuur bestaat. Het antwoord hierop luidt: uit alle mogelijke wezens. Aangezien God oneindig goed is, moet alles wat mogelijk kan bestaan ook effectief bestaan. God kan immers niets dat kan bestaan, het bestaan misgunnen. Het aantal wezens op aarde is dan ook recht evenredig met het aantal wezens in de vormenwereld. Alles wat aanwezig is in de vormenwereld moet ook, voortvloeiend uit de aard van God, in onvolmaakte vorm bestaan op aarde; de aarde is een volledige, maar onvolmaakte afspiegeling van de vormenwereld. In minder abstracte taal uiteengezet, betekent dit dat de natuur zo vol is als maar mogelijk is. Elke soort die *kan* bestaan, bestaat ook echt. Arthur Lovejoy, die de klassieke studie heeft geschreven over de natuur als *great chain of being* (1936, 1974), noemt deze opvatting ‘het principe van volledigheid’.

Aristoteles, Plato’s belangrijkste leerling, koppelde dit principe aan een inzicht van zichzelf, door Lovejoy ‘het principe van continuïteit’ genoemd. Aristoteles redeneerde als volgt: als de natuur volledig is, dan moet de ‘afstand’ tussen de soorten onderling minimaal zijn. Dat wil zeggen dat we in de natuur een graduele, continue overgang kunnen waarnemen, van het anorganische naar het organische; van het kleine naar het grote; van het eenvoudige naar het complexe, enzovoort. De twee principes samen – volledigheid en continuïteit – leveren het beeld van de natuur als ‘grote ketting van het bestaan’; alle soorten hangen als schakels aan elkaar vast en tussen de schakels die met elkaar verbonden zijn bestaat slechts een minimaal verschil. Lovejoy toont uitvoerig

aan hoe dit beeld van de natuur tot in de achttiende eeuw grote invloed uitoefende op de manier waarop men nadacht over de plaats van de mens en de andere soorten in de natuur, over classificatie en taxonomie, over zogenaamde *missing links* en fossielen, over merkwaardige, ambigue organismen zoals de zoetwaterpoliep, over buitenaards leven, enzovoort. De natuur als *great chain of being* schiep *metafysische* orde in de natuurlijke chaos; het duurde tot Darwin eer een wetenschappelijk aanvaardbaar alternatief naar voren werd gebracht.

vormen. Bijgevolg kunnen de zoöfieten geen brugfunctie vervullen, want er bestaat geen ‘brug’.²

Wegens Darwins grote interesse in biologische vraagstukken kwam van studeren, tenminste van wat verondersteld werd gestudeerd te worden, opnieuw niet bijster veel terecht. Met uitzondering van scheikunde had hij een hekel aan alle cursussen. Vooral de lessen geologie vond hij oeverloos saai. Later schreef hij over die lessen in zijn autobiografie: “Het enige resultaat was dat ik besloot mijn hele leven nooit meer een boek over geologie te lezen, of op welke manier ook deze wetenschap te bestuderen” (pp. 45-46).³ Zoals bekend slagen docenten er vaak in bij studenten aanwezige interesses vakkundig de kop in te drukken.

GEOLOGIE

Dat Darwin later een bijzondere interesse voor geologie ontwikkelde, lijkt de spreekwoordelijke uitzondering die de regel bevestigt. Die interesse blijkt niet alleen uit het enthousiasme waarmee hij onder meer Charles Lyells *Principles of Geology* las (zie kadertekst). Hij publiceerde ook uitvoerig over geologische onderwerpen, wat in het Darwinonderzoek onderbelicht is gebleven. Gavin de Beer wijst er terecht op dat Darwin tijdens de reis met de *Beagle* allereerst het plan opvatte een geologisch werk te schrijven over de plaatsen die hij bezocht. Met andere woorden, “...het was in de hoedanigheid van geoloog dat Darwin voor het eerst een indruk van zichzelf als auteur kreeg” (1976, p. 58). De drie delen van Darwins *Geology of the Beagle* verschenen respectie-

Charles Lyell en het uniformitarisme

Charles Lyell (1797-1875) kreeg een juridische opleiding, maar zijn passie ging uit naar natuurwetenschappen, in het bijzonder de geologie. Zijn belangrijkste werk, *Principles of Geology*, verscheen in drie delen tussen 1830 en 1833 (een facsimile werd gepubliceerd in 1990-1991). Dit boek betekende de start van de moderne geologie, die in het spoor van onder meer Newtons fysica het *uniformitarisme* bepleitte, dat wil zeggen de opvatting dat de natuurwetten die vandaag werkzaam zijn, dezelfde zijn als in het verleden. In de geologie betekent dit dat de krachten die de aarde nu vormgeven, dat ook in het verleden deden, op precies dezelfde manier. Lyells pleidooi voor het uniformitarisme ging in tegen het catastrofisme, dat stelde dat de biologische en geologische geschiedenis van de aarde werd gekenmerkt door catastrofes die voor radicale veranderingen zorgden (bijvoorbeeld de zondvloed). De ideeën die Lyell in zijn *Principles* ontwikkelde hielden ook in dat de aarde veel ouder was dan wat toentertijd vrij algemeen werd aangenomen (vóór Lyell wezen onder meer de Schotse, eveneens uniformitaristische geoloog James Hutton en de Franse graaf en naturalist Georges-Louis Leclerc de Buffon er reeds op dat de aarde wellicht véél ouder was dan de vijf- tot tienduizend jaar die men aan de hand van de bijbelse chronologie had geopperd – zie ook Gould, 1987).

Lyells geologie betekende ook dat er niet langer ruimte was voor miraculeuze interventies om het bestaan van bijvoorbeeld bergketens te verklaren. Darwins theorieën, hoewel zelf uniformitaristisch, zijn niet het rechtstreekse gevolg van Lyells opvatting over de werking van natuurwetten. Dat kan onder meer hieruit blijken dat Lyell – hoewel hij een uniformitarist was en Darwin steeds heeft gesteund, waar en wanneer hij maar kon – ook een essentialist was en nooit Darwins evolutietheorie heeft kunnen aanvaarden. Vandaag de dag zijn alle natuurwetenschappen werkzaam binnen wat men een ‘uniformitaristische metafysica’ zou kunnen noemen. Daarmee bedoel ik dat wordt aangenomen dat de natuurwetten constant zijn en in de loop der tijden dezelfde werking en effecten hebben. Zogenaamde pseudo-wetenschappen, zoals bijvoorbeeld het creationisme, zijn niet uniformitaristisch, aangezien ze aannemen dat het ontstaan van het leven, en de verdere geschiedenis ervan, enkel verklaarbaar is door het invoeren van mirakels, per definitie gebeurtenissen die in strijd zijn met de algemeen gekende natuurwetten.

velijk in 1842, 1844 en 1846. Ondertussen had hij ook verschillende andere studies gepubliceerd op basis van de enorme hoeveelheid kennis en informatie die de reis met de *Beagle* had opgeleverd: *Journal of Researches* werd in 1839 gepubliceerd in twee delen; *Zoology of the Beagle* verscheen in drie delen tussen 1839 en 1843. Darwins geologisch onderzoek was van fundamenteel belang voor zijn latere biologische opvattingen. De Beer schrijft: “Alles wat Darwin deed, volgde vanzelf uit wat hij daarvoor had gedaan, en zijn geologische observaties van vulkanische eilanden, van de structuur van Zuid-Amerika en van koraalriffen, vormen een volmaakte reeks, waarvan de resultaten fundamenteel waren voor vele aspecten van zijn redenering omtrent evolutie, zoals het bewijs van geografische en klimatologische veranderingen in het verleden, de verheffing en verzakking van land en oceanische eilanden, de bestendigheid van de oceanische bekkens, de vereiste voorwaarden voor de bewaring van organismen als fossielen, en de imperfectie van onze geologische kennis” (1976, pp. 56–57).

Darwins opvatting over het ontstaan van koraalriffen, ontwikkeld in het eerste deel van zijn *Geology of The Beagle* (getiteld *The Structure and Distribution of Coral Reefs*), was nieuw in zijn tijd, en blijft tot op de dag van vandaag algemeen aanvaard.⁴ De sterke invloed van Lyell bellette hem niet met zijn theorie over koraalriffen in te gaan tegen diens dominante opvatting. Lyell dacht dat een atol, een specifieke koraalrifvorm, totstandkomt doordat fossiel koraal zich ophoopt op de randen van onderzeese vulkaankraters. Darwin toonde zowel met theoretische argumenten als met empirische waarnemingen aan dat dit niet klopt. Het platform waarop koraal groeit, heeft niets te maken met vulkanen, wel met het zinken van een eiland waartegen zich koraalkolonies ontwikkelen. Naarmate een eiland wegzinkt, groeit het koraal hoger, hierbij een ring vormend rond het eiland. Wanneer uiteindelijk ook de top van het eiland onder water verdwijnt, ontstaat een atol, waarvan de randen uitsluitend uit koraal bestaan.

Darwins theorie weerlegde Lyells opvatting, maar was wel binnen diens uniformitaristische geologie geformuleerd; in feite was ze een rechtstreeks gevolg van zijn overstap naar het uniformitarisme door de lectuur van Lyells werk. Lyell was al op de hoogte van Darwins opvattingen toen die zich nog aan boord van de *Beagle* bevond en was er opgetogen over. Hij schreef aan wetenschapsfilosoof John Herschel dat hij zich verplicht zag zijn opvatting over vulkaankraters op te geven. Tijdens hun allereerste ontmoeting, kort na de terugkeer van de *Beagle* in 1836 maar vóór de publicatie van *The Structure and Distribution of Coral Reefs* (1842), legde Darwin zijn theorie gedetailleerd aan Lyell

voor. De Beer merkt hierover op: “In het begin van hun vriendschap onderwees de leerling zijn meester, en het pleit zeer voor het karakter van beide mannen dat deze ommekeer van de normale relatie tussen leraar en leerling hun onderlinge band versterkte” (1976, p. 71).

CAMBRIDGE

Darwin had niet alleen moeite met de theoretische lessen in Edinburgh, maar ook met het bijwonen van operaties, wat voor een student geneeskunde een lastig probleem is. Hij besloot dan ook zijn studie geneeskunde op te geven, een beslissing die misschien mee ingegeven was door het besef dat hij, dankzij zijn vaders kapitaal, in principe nooit zou hoeven te werken om in zijn levensonderhoud te voorzien. Zijn vader suggereerde hem om binnen de Anglicaanse kerk geestelijke te worden. Hij twijfelde, maar stemde uiteindelijk met het voorstel in. Geestelijken leidden over het algemeen een rustig leven en de meesten beschikten over veel vrije tijd. Sommigen van hen waren verdienstelijke amateur-naturalisten, zoals Gilbert White (zie *infra*), en wellicht hielp dat besef hem bij zijn beslissing. Bovendien twijfelde hij in die tijd niet aan “de strikte en letterlijke waarheid van elk woord dat in de Bijbel stond”, zoals hij later in zijn autobiografie zou schrijven (p. 50). Hoewel hij enige reserves koesterde ten aanzien van de negenendertig kerkartikelen, overtuigde hij zich er na enig nadenken van “dat onze geloofsbelijdenis volledig aanvaardbaar was” (*ibid.*). Hij vervolgt met: “Gezien de hevigheid waarmee ik door orthodoxen ben aangevallen, lijkt het lachwekkend dat ik ooit van plan ben geweest geestelijke te worden.” Niettemin blijkt uit zijn twijfel aan de kerkelijke dogma’s dat zijn uitspraak over het letterlijk nemen van de bijbel wellicht niet helemaal klopt.

Om geestelijke te kunnen worden was een universitaire graad noodzakelijk. Hij schreef zich in aan de universiteit van Cambridge, waar hij klassieke literatuur, wiskunde en godgeleerdheid studeerde van 1828 tot 1831. Geologie en natuurlijke geschiedenis maakten geen deel uit van zijn programma, maar hij woonde uit eigen beweging de lessen bij van botanie-professor John Henslow. Geologie werd gedoceerd door Adam Sedgwick. Pas tegen het einde van zijn tijd te Cambridge begon Darwin enige interesse in Sedgwick’s geologielessen te vertonen. Ook in Cambridge was hij maar weinig in studeren geïnteresseerd. Hij legde zich opnieuw voornamelijk toe op jagen en op het aanleggen van collecties, ditmaal van insecten. De enige verplichte

leerstof die hem intellectuele bevrediging schonk was het werk van William Paley, met name *Moral Philosophy* (1785), *Evidences of Christianity* (1795) en *Natural Theology* (1802). Paley, de voornaamste Britse natuurtheoloog van de eerste helft van de negentiende eeuw, meende zoals alle natuurtheologen voor hem dat de studie van de natuur het bewijs van het bestaan van God opleverde. De natuur, in het bijzonder de levende natuur, bevat immers een ontelbaar aantal adaptaties, net zoals we die waarnemen in door de mens gemaakte artefacten. Zoals het bestaan van een horloge het bestaan van een horlogemaker aantoonst, tonen de adaptaties in de natuur volgens Paley het bestaan van een natuurmaker aan, namelijk God.

Darwin werd in Cambridge ondergedompeld in het christelijke, creationistische, essentialistische, natuurtheologische en statische natuurbeeld. Ook om andere redenen was deze periode belangrijk voor Darwins intellectuele ontwikkeling. De botanicus John Henslow leerde hij persoonlijk kennen. Henslow zag dat zijn student uitzonderlijk geïnteresseerd was in de studie van de natuur, en moedigde hem aan die studie wetenschappelijk aan te vatten. 'Wetenschappelijk' kan hier evenwel niet tegenover 'religieus' of 'natuurtheologisch' worden geplaatst. Henslow zag geen tegenstelling tussen wetenschap en religie, aangezien hij de natuur beschouwde als Gods schepping. Dat geldt overigens voor het overgrote deel van de Britse wetenschappers en filosofen van die tijd. Janet Browne schrijft: "Wetenschap, beweerden mannen als Herschel, Sedgwick en Henslow, met haar geprivilegieerde toegang tot de wetten van de natuur, sprak tot de rest van de wereld over Gods ultieme waarheden. De natuur bestuderen betekende het werk van de Heer bestuderen (...) Wetenschap was in zekere zin religie" (1995, p. 129).

De wetenschappers waarmee Darwin in Edinburgh in contact was gekomen vormden hierop een uitzondering. Wellicht verklaart dit, naast de grote karakterverschillen tussen zoöloog Grant en botanist Henslow, waarom hij in Cambridge veel sterker onder Henslows invloed kwam dan in Edinburgh onder die van Grant. Deze laatste was een 'radicaal' wiens evolutionaire en politieke ideeën botsten met Darwins toenmalige natuur- en maatschappijbeeld. Henslow kende wel het werk van de Franse materialisten, maar meende dat men dit kon inpassen in een natuurtheologische context, een opvatting die Darwin toentertijd kon volgen. Dankzij de gesprekken met en de aanmoediging van Henslow maakte hij zich vertrouwd met de voornaamste natuurhistorische literatuur van zijn tijd, onder meer met de reisverslagen van Alexander von Humboldt. Von Humboldt (1769-1859), een

vriend van Goethe, gold in zijn tijd als een *homo universalis*, en genoot groot aanzien als wetenschapper en humanist. Zijn werk werd geïnterpreteerd als een typisch voorbeeld van de wijze waarop wetenschap de mens kan verheffen en licht kan brengen waar duisternis heerst. Tussen 1799 en 1804 maakte Von Humboldt samen met de Franse botanist Aimé Bonpland een reis door Zuid-, Midden- en Noord-Amerika (via de Canarische eilanden naar Venezuela, Cuba, Ecuador, Peru, Mexico en de Verenigde Staten). Van 1805 tot 1834 verzorgde Von Humboldt de uitgave van de dertigdelige *Voyage de Humboldt et Bonpland 1799-1804*. Het grootste deel hiervan schreef hij evenwel niet zelf, en pas in de twintigste eeuw werd Von Humboldts Amerikareis zo goed als volledig gereconstrueerd.⁵ Zijn werk inspireerde velen “tot nadenken over enkele van de belangrijkste filosofische, artistieke en wetenschappelijke vragen van die tijd” (Browne, 1995, p. 133).⁶

De historicus Donald Worster beschrijft Von Humboldt in zijn boek *Nature's Economy* (tweede editie, 1994) als een van de grondleggers van de ‘holistische ecologie’, die een romantisch-religieuze natuurvisie combineerde met een wetenschappelijke aanpak. Hij citeert uit een brief van Von Humboldt aan Karl Freiesleben, geschreven onmiddellijk voor zijn vertrek naar Amerika: “Ik zal planten en fossielen verzamelen en met de allerbeste instrumenten astronomische observaties maken. Toch is dit niet het hoofddoel van mijn reis. Ik zal proberen te ontdekken hoe de krachten van de natuur op elkaar inwerken en hoe de geografische omgeving haar invloed uitoefent op dieren en planten. Kortom, ik moet de harmonie van de natuur ontrafelen” (p. 133). Von Humboldt wilde op wetenschappelijke wijze ‘de harmonie van de natuur’ beschrijven. Uit zijn onderzoeksprogramma en zijn reisverslag blijkt dat hij de directe rol van God, in tegenstelling tot de klassieke natuurtheologen, sterk beperkte. Vele auteurs beschouwden wat wij ‘ecosystemen’ noemen, gezien de complexiteit en enorme adaptieve functionaliteit ervan, als bewijs van Gods wijsheid, goedheid en almacht. Von Humboldt daarentegen beschreef en verklaarde ze aan de hand van de werking van ‘secundaire oorzaken’ zoals zonlicht, klimaat en water. Niettemin was zijn natuurvisie holistisch, in die zin dat hij de klemtoon op de harmonie van de natuur legde, en niet, zoals Darwin later uitgesproken zou doen, op de conflicten en het ‘geweld’ erin. Worster betwist de interpretatie van Von Humboldts werk die stelt dat het de overgang inluidde van “de romantische religie van natuuraanbidding naar de modernere religie van de wetenschap” (o.c., p. 136). Volgens hem is het veeleer zo dat Von Humboldts “...persoonlijke carrière en verwezenlijkingen een vermenging van beide soorten

geloof representeren – [hij] versmolt ze tot een eenheid, zodat wetenschap de voornaamste weg naar natuurlijke vroomheid werd” (ibid., pp. 136–137). In deze visie past Von Humboldt in de romantisch-natuurtheologische traditie van natuurinterpretatie waartoe bijvoorbeeld ook de Amerikaanse schrijvers Ralph Waldo Emerson en Henry David Thoreau behoren.

De lectuur van Von Humboldts werk maakte op de jonge Darwin een diepe indruk. Hij schrijft in zijn autobiografie dat het, samen met het werk van de wetenschapsfilosoof John Herschel (zie *infra*), “een intense geestdrift” bij hem opwekte “om een bijdrage te leveren, hoe bescheiden ook, aan het edele bouwwerk van de Natuurwetenschappen” (p. 60). Bovendien kreeg hij hierdoor het idee om zelf een exotische reis te ondernemen, om zoals Von Humboldt op wetenschappelijke wijze de kennis over Gods schepping te vergroten. John Henslow, die vroeger zelf dergelijke reizen had willen ondernemen, maar die wegens familiale, academische en parochiale – hij was hulppredikant – verplichtingen zijn avontuurlijke ambities met tegenzin moest opgeven, moedigde hem aan. Plannen werden gemaakt, maar niet onmiddellijk uitgevoerd.

TUSSEN ARCADISCHE ECOLOGIE EN DE STRIJD OM HET BESTAAN

Darwin, hoewel opgevoed met de klassieke natuurtheologie van onder anderen William Paley en de ‘geseculariseerde’ versie daarvan van een auteur als Von Humboldt, zou in 1859 met de publicatie van *Over het ontstaan van soorten* het romantisch-harmonieuze natuurbeeld of de ‘arcadische ecologie’ krachtig verstoren. Arcadia, een landschap op de Peloponnesos, werd voorgesteld als lieflijk, onschuldig en vredig. De belangrijkste ‘arcadische’ auteur is Gilbert White (1720–1793). Whites natuurvisie, beschreven in zijn beroemde *The Natural History of Selborne* (1788, 1987), in feite een collectie van Whites brieven, had een immense invloed en ligt volgens Donald Worster (1994) aan de basis van het ‘*natural history essay*’ in Engeland. Tot op heden zijn dergelijke ‘essays’, waarin de natuur wordt beschreven op een niet-wetenschappelijke manier, op basis van directe observatie van de auteur, erg populair. White was parochiegeestelijke van het dorpje Selborne en amateur-natuurtheoloog. Door de grote verspreiding van zijn werk maakte hij meer dan de professionele natuurtheologen, waaronder John Ray en William Derham, wier geschriften hij kende, aan het gro-

te publiek duidelijk dat uit de harmonieuze werking van de natuur de goedheid en wijsheid van God blijkt. Darwin was al op jonge leeftijd vertrouwd met *The Natural History of Selborne*. Wie dit boek leest, begrijpt dat het hem bijzonder veel moeite kostte om zijn eigen evolutionaire inzichten psychologisch te verwerken en te aanvaarden; sommige auteurs schrijven hieraan zijn slechte gezondheidstoestand toe. In 1844 schreef hij aan zijn vriend Joseph Hooker: “Eindelijk breken lichtstralen door & ik ben er vrijwel van overtuigd (nogal tegenovergesteld aan de mening waarvan ik vertrok) dat soorten niet (het is als het bekennen van een moord) onveranderlijk zijn” (brief van 11 januari 1844).

Darwin had het hier niet alleen over evolutie op zich, maar vooral over twee centrale aspecten ervan: *de strijd om het bestaan* (*struggle for life*) en *de overleving van de best aangepasten* (*survival of the fittest*). Dát vermoordde de arcadische visie, niet zozeer het evolutionisme op zich. Frank C. Brown schrijft in zijn artikel *The Evolution of Darwin's Theism* over de ‘moordpassus’: “De toon is moeilijk te beoordelen, maar de angst is overduidelijk, net als de mogelijkheid dat het geïmpliceerde slachtoffer van de ‘moord’ de God van het orthodoxe theïsme was” (1986, p. 17). Mijn interpretatie komt hiermee overeen: het orthodoxe theïsme was een noodzakelijke voorwaarde voor de arcadische natuurvisie; de ‘moord’ op het ene betekende meteen ook de ‘moord’ op het andere.

Ter ondersteuning van die stelling verwijs ik naar de verzoeningspogingen tussen evolutie en natuurtheologie door een auteur als Asa Gray (zie *infra*). Een dergelijke combinatie was min of meer mogelijk, maar dan zonder de overname van Darwins opvatting dat de natuur voortdurend ‘in oorlog’ is. Gilbert Whites natuurvisie was volkomen ‘pacifistisch’. De natuur reflecteert volgens hem de goedheid en wijsheid van God. Hij beschrijft de natuur als “een groot econoom”, waarin niets verloren gaat en alles een functie heeft voor het goed en het behoud van het geheel. Whites visie van de economie van de natuur – en dus van God – herinnert aan de Duitse filosoof Leibniz, die zijn hele leven worstelde met de vraag naar de oorzaak van het kwade in een universum en een natuur die zijn geschapen door een algoede, alwijze en almachtige God. Leibniz’ oplossing bestond erin om het standpunt te verdedigen dat we, ondanks het kwade, toch in de beste der werelden leven; met andere woorden dat God, uit alle mogelijke werelden die hij had kunnen scheppen, gekozen had voor de best mogelijke. Die opvatting werd later genadeloos bekritiseerd door Voltaire in *Candide* (waarin Dr. Pangloss een karikatuur is van Leibniz).

Evenals Leibniz was White niet in staat om datgene wat mensen verwerpelijk vinden zonder meer als verwerpelijk te erkennen. Niettemin aanvaardde hij dat de mens de natuur kan verbeteren. Over schadelijke insecten bijvoorbeeld schreef hij dat het erg nuttig zou zijn als iemand een overzicht van de mogelijkheden om ze te vernietigen op schrift zou stellen (1987, p. 85). Hij vroeg zich niet af hoe het komt dat de schepper dergelijke wezens geschapen heeft. Stilzwijgend stapt hij over dit probleem heen. Worster merkt op dat hij er blijkbaar van uitging dat “de voorzienigheid een helpende hand van de mens nodig heeft om haar intenties te realiseren” (1994, p. 8). De klemtoon in *The Natural History of Selborne* ligt op de harmonieuze samenwerking in de natuur, op het nut van het ene organisme voor het andere. Met duidelijk genoegen vertelt White over het sociale karakter van dieren en over de wijze waarop ze elkaar soms over de soortgrenzen heen helpen; zie bijvoorbeeld het verhaal van een kat die een hazenjong zoogt (pp. 194-195). “De natuur”, schrijft Worster, “is in Selborne vrijwel volmaakt goedaardig: een stabiel, productief, rationeel landschap waarop het menselijk gevoel gemakkelijk kan reageren” (1994, p. 10). Ik kan het niet nalaten hierbij Darwin te citeren: “Wat een boek zou het hulpje van de Duivel kunnen schrijven over de onelegante, spijzieke, knoeierige, lage & verschrikkelijk wrede werken van de natuur!” (brief aan Joseph Hooker, 13 juli 1856). Het contrast maakt de radicale ommezwaai in het natuurdenken als gevolg van Darwins evolutionisme duidelijk.

NEWTON ACHTERNA

Behalve natuurhistorische werken, zoals Von Humboldts *Personal Narrative*, las Darwin in Cambridge ook wetenschapsfilosofie om inzicht te verwerven in de juiste methode van wetenschappelijk onderzoek. Ik vermeldde al de wetenschapsfilosoof John Herschel, wiens *Preliminary Discourse on the Study of Natural Philosophy* (1831) hij met enthousiasme en bijzondere aandacht las. Ook de wetenschapsfilosoof William Whewell is van belang. Zijn belangrijkste werk, *The Philosophy of the Inductive Sciences*, verscheen pas in 1840, maar Darwin kende beide wetenschappers persoonlijk en was door gesprekken met en de lectuur van teksten van Whewell ongetwijfeld vertrouwd met diens wetenschapsfilosofische opvattingen. Herschel en Whewell namen verschillende metafysische standpunten in, maar hun opinies over de juiste wetenschappelijke methode waren zo goed als gelijklopend.⁷

Hoe ziet een wetenschappelijke theorie eruit en wat voor bewijzen moet de ontwerper ervan kunnen voorleggen? Herschel en Whewell omschreven goede wetenschappelijke theorieën als hypothetisch-deductief. Dergelijke theorieën bevatten wetten waarmee de werkelijkheid kwantitatief kan worden uitgedrukt. Voor Herschel en voor Whewell was Newtons mechanica, in het bijzonder zijn astronomie, hét model van een goede theorie. Newtons bewegingswetten en zijn wet van de zwaartekracht verklaren en voorspellen een veelheid van fenomenen. Bovendien kunnen ze kwantitatief worden uitgedrukt. Darwin raakte sterk onder de indruk van dit wetenschapsfilosofisch model, ondanks het anti-evolutionisme van Herschel en Whewell. Hij wilde ‘de Newton van de biologie’ worden en nam Herschels en Whewells visie op wetenschap over. Later probeerde hij zijn evolutietheorie te formuleren binnen hun ideale kader.

Zowel Herschel, Whewell als John Stuart Mill, de derde belangrijke negentiende-eeuwse Britse wetenschapsfilosoof, reageerden negatief op zijn evolutietheorie. Op de redenen hiervoor kom ik later nog terug. Hier wilde ik voornamelijk aantonen dat het beeld van Darwin zoals vaak naar voren wordt gebracht in de Darwinliteratuur van enkele decennia geleden, als iemand die voor de reis met de *Beagle* vrijwel niets van wetenschap en de toenmalige wetenschappelijke methode afwist, duidelijk foutief is. Vergelijk bijvoorbeeld G. Carter: “Er bestaat geen twijfel over dat het zijn [Darwins] ervaringen tijdens de vijf jaren van de reis waren die zijn latere carrière [als naturalist] bepaalden” (1957, p. 45), met bijvoorbeeld E. Mayr: “De mythe wordt steeds herhaald dat Darwin een naturalist werd door zijn ervaringen met de *Beagle*. De feiten spreken die beweringen tegen. De Darwin die in 1831 aan boord ging van de *Beagle* was al een ongebruikelijk ervaren naturalist. Ik vermoed dat hij met zijn kennis van allerlei soorten organismen om het even welke pas afgestudeerde bioloog van zijn tijd naar de kroon zou hebben gestoken” (1982, p. 395).

EEN INVITATIE VOOR EEN REIS

Tussen alle activiteiten die hem persoonlijk interesseerden door dwong Darwin zichzelf hard te studeren voor de verplichte vakken. Hij legde examens af en slaagde. In de periode daarna verbleef hij nog een tijd in Cambridge en volgde de lessen geologie van Adam Sedgwick. Hij leerde de professor persoonlijk kennen en samen trokken ze op geologische excursie naar Wales. Zoals blijkt uit de briefwisseling,

koesterde Sedgwick na verloop van tijd een groot vertrouwen in Darwins kennis van de geologie, net zoals botanieprofessor Henslow begrepen had dat Darwin een meer dan gemiddeld inzicht had in botanie en zoölogie.

Sedgwick was een catastrofist. Volgens het catastrofisme is de geologie van de aarde totstandgekomen door catastrofes, die men aan bepaalde passages uit het Oude Testament koppelde, bijvoorbeeld aan de zondvloed. Darwin nam het catastrofische denken grotendeels over. De lectuur van Lyells *Principles of Geology* tijdens de vijfjarige reis met de *Beagle* bekeerde hem evenwel definitief tot het uniformitarisme. Lyells meesterwerk overtuigde hem ervan dat de geologie van onze planeet langzaam is ontstaan, door toedoen van nog altijd werkzame krachten.

De lectuur van Von Humboldts werk en zijn groeiende interesse in natuurwetenschap hadden in hem het verlangen tot reizen gewekt, om persoonlijke waarnemingen te kunnen doen. Toen John Henslow in augustus 1831 vernam dat kapitein Robert FitzRoy een naturalist zocht om mee aan boord te gaan van *H.M.S. The Beagle*, stelde hij zijn voormalige pupil voor. Darwin zelf twijfelde geen moment, maar zijn vader, die voor zijn zoon een carrière als geestelijke en niet als wereldreiziger beoogde, maakte bezwaar. In eerste instantie zag Darwin zich daardoor genoodzaakt het aanbod af te slaan. Door bemiddeling van Josiah Wedgwood II, Robert Darwins zwager en Charles' oom, stemde Robert uiteindelijk toch toe. Ook kapitein FitzRoy moest van Darwins geschiktheid worden overtuigd. FitzRoy had tijdens een vorige reis op 24-jarige leeftijd de leiding over de *Beagle* verkregen, nadat de toenmalige kapitein, wellicht mede door de grote eenzaamheid tijdens de lange reizen, zelfmoord had gepleegd. Ook deze reis beloofde moeilijk, lang en eenzaam te worden. FitzRoys opdracht luidde de kusten van Zuid-Amerika en enkele eilanden van de Stille Oceaan in kaart te brengen. Daarom zocht hij iemand die de vele eenzame uren draaglijker kon maken en die bovendien over voldoende karakter en kracht voor de onderneming beschikte. Toen hij Darwin ontmoette, betwijfelde hij dat laatste. FitzRoy was een 'fysionomist', een aanhanger van de pseudo-wetenschap fysionomie of 'gelaatkunde', die beweerde dat de vorm en trekken van het menselijk gezicht aanwijzingen inhouden over het menselijk karakter en over eigenschappen zoals gemeenheid, valsheid, onnozelheid, enzovoort (Hulspas & Nienhuys, *Tussen Waarheid & Waanzin*, 1997). Volgens FitzRoy wees de vorm van Darwins neus op een eerder zwak karakter en luiheid. Na verloop van tijd aanvaardde hij hem toch.

Darwin ging voor het eerst aan boord op 25 oktober 1831. Wegens de weersomstandigheden duurde het evenwel tot 27 december voor het schip van wal stak. Henslow had hem het eerste deel van Lyells *Principles of Geology* meegegeven, met de raad het te lezen, maar het niet te geloven. De geplande duur van de reis was twee jaar. Uiteindelijk zou de *Beagle* de hele wereld rondreizen en terug in Engeland aanmeren op 2 oktober 1836. Darwin zou vijf jaar en twee dagen van huis weg zijn. Toen de *Beagle* vertrok was hij tweeëntwintig jaar oud, kapitein FitzRoy zevenentwintig jaar.

TEN DIENSTE VAN HET IMPERIALISME

De reis van de *Beagle* had in de eerste plaats een politiek en economisch belang (Desmond & Moore, 1991, Browne, 1995, Thomson, 1995). De wetenschappelijke gevolgen van de reis waren door Darwins aanwezigheid uiteraard bijzonder groot, maar het eigenlijke doel was het ondersteunen van het Britse imperialisme. Kapitein FitzRoy was in dienst van de regering. Het was zijn opdracht de plaatsen die de *Beagle* aandeed nauwkeurig in kaart te brengen, met als oogmerk het verstevigen van de positie van Groot-Brittannië in de concurrentie met andere zeevarende naties, zoals Frankrijk, Spanje, Portugal en de Verenigde Staten. Het kapitalisme en de groei van het industrialisme vereisten nieuwe grondstoffen, die men wilde halen in 'onontwikkelde' landen. Reizen zoals die van de *Beagle* vergrootten de kennis over handelsroutes, aanlegplaatsen en grondstoffen, en zorgden voor het onderhoud van de contacten met plaatselijke Britse nederzettingen en handelsposten.

Darwin hield zich voornamelijk bezig met antropologisch en natuuronderzoek, maar toch blijkt uit zijn reisverslag hoezeer hij wat hij zag en meemaakte door een Britse bril bekeek. Strikt wetenschappelijk gezien ging zijn interesse alleen uit naar het vergroten van de wetenschappelijke kennis, maar vanuit een breder perspectief leverde hij zijn bijdrage tot een grotere controle over de natuur in functie van de politieke, militaire en economische motieven van het Britse imperialisme. FitzRoy bracht Darwin tijdens een gesprek voor het vertrek van de *Beagle* op de hoogte van de opdracht van de admiraliteit en lichtte de economische en internationale context toe waarbinnen een reis zoals die van de *Beagle* zich situeerde. Desmond en Moore omschrijven de situatie als volgt: "De verkenning van Zuid-Amerika was vijf jaar voorheen begonnen. Het continent was ideaal voor handel, een

uitgebreide markt voor afgewerkte producten en een voorraadplaats van grondstoffen. Rijke Britten en hun bankiers hadden miljoenen ponden geïnvesteerd in de opkomende nationale regeringen; bedrijven hadden zwaar gekapitaliseerd om de grondstoffen ervan te exploiteren. Sommige speculaties bleken slecht ingeschat en de toekomst was onzeker. Om die reden was de Koninklijke Marine erbij betrokken. Als handelaars concurrenten uit Spanje en de Verenigde Staten wilden verslaan, hadden hun schepen een gemakkelijke toegang tot Zuid-Amerikaanse havens nodig. Eilanden en kustlijnen moesten in kaart worden gebracht, de diepte van havens en kanalen gepeild. (...) Dit was [FitzRoys] job" (1991, pp. 105-106).

TE LAND EN TER ZEE

Een verdere uitwerking van bovenvermeld politiek-economisch thema zou ons te ver leiden. Het gaat mij in essentie om de 'transmutatie' van Darwins natuurbeeld, van statisch en creationistisch naar dynamisch en evolutionair. Volgens de Darwinliteratuur van enkele decennia geleden werd Darwin evolutionist tijdens de reis met de *Beagle*. Darwin suggereert dit overigens zelf in de eerste regels van *Over het ontstaan van soorten*: "Aan boord van de H.M.S. *Beagle* werd ik, als natuuronderzoeker, sterk getroffen door bepaalde feiten omtrent de verspreiding van de fauna en flora van Zuid-Amerika, en de geologische relaties tussen de tegenwoordige en de vroegere bewoners van dat continent. Die feiten wierpen mijns inziens enig licht op het ontstaan van soorten – dat mysterie aller mysteries, zoals het door een van onze grootste filosofen is genoemd."⁸ Historisch onderzoek van de laatste decennia, voornamelijk gebaseerd op Darwins notitieboekjes en brieven, toont aan dat dit niet klopt. Hij werd evolutionist ná zijn terugkeer. Het probleem is dat we de neiging hebben om zijn reisverslag en tevens eerste publicatie in boekvorm, *Journal of Researches* (1839),⁹ te lezen in functie van zijn evolutionisme, wat tot verkeerde interpretaties leidt. Bovendien dient men er rekening mee te houden dat hij zijn *Journal of Researches* schreef op basis van zijn notitieboekjes en zijn dagboek, waardoor hij niet altijd alles presenteert zoals het werkelijk gebeurde. Bovendien heeft de vroege postdarwinistische literatuur sommige zaken nog verder laten afwijken van de werkelijkheid. Men nam bijvoorbeeld aan dat Darwin via een soort aha-erlebnis inzag dat de vinken van de Galapagos-eilanden tot verschillende soorten behoren, maar wellicht alle afstammen van dezelfde soort. Ondertussen is dui-

delijk dat dit niet het geval was. Frank Sulloways onderzoek (1982a, 1982b, 1985) toont overtuigend aan dat Darwin de betekenis van de Galapagos-vinken pas later inzag. Sulloway verklaart dit door aan te tonen dat hij toen nog niet evolutionair dacht, en dat zijn hoofdinteresse op dat moment geologie en niet biologie was. Het is volgens Sulloway vooral aan zijn geologische successen te danken dat Darwin het later aandurfde zichzelf als wetenschapper te presenteren aan het wetenschappelijke *establishment* van Engeland. Zijn acceptatie in die kringen dankte hij mede aan zijn vroegere botanieprofessor Henslow, die de interessantste stukken uit Darwins brieven aan hem al had laten circuleren voor de terugkeer van de *Beagle*. Het stelde hem later in staat om met voldoende zelfvertrouwen het probleem van de oorsprong van soorten aan te pakken.

Vanzelfsprekend maakte Darwin tijdens de reis talloze observaties die later zijn evolutionaire hypothese zouden ondersteunen. Verschillende problematische waarnemingen bleken achteraf op hun plaats te vallen, zoals het feit dat sommige fossielen sterk leken op, maar toch duidelijk verschilden van destijds levende soorten. Ook de vraag waarom – blijkbaar talloze – soorten uitstierven hield hem sterk bezig. Hij doorliep een aantal mogelijke oorzaken, maar besloot uiteindelijk: “Het enige wat momenteel met zekerheid gezegd kan worden, is dat, zoals voor het individu, ook voor de soort de levensklok haar tijd heeft gehad” (*Journal of Researches*, p. 166). Dat sommige levende soorten een sterke gelijkenis vertonen met andere soorten, die in een aangrenzende streek leven, viel Darwin uiteraard soms op, maar niet altijd. Bovendien zag hij het belang van dergelijke waarnemingen niet steeds in. Zo stond hij bijvoorbeeld niet stil bij de relaties tussen de vinken op de verschillende Galapagos-eilanden, noch bij de relaties tussen de schildpadden van diezelfde eilanden. De spotvogels daarentegen trokken wel zijn aandacht. Hij merkte op dat de spotvogels op de eilanden verschilden van de Chileense soorten, en dat ze ook onderling niet identiek waren. De exemplaren die hij ving sorteerte hij per eiland. John Gould, ornitholoog en kunstenaar-taxidermist van de Londense *Zoological Society*, zou later zijn vermoeden bevestigen dat het om verschillende soorten ging. De spotvogels zijn de enige Galapagos-organismen die Darwin zorgvuldig afzonderlijk hield; pas later besepte hij dat hij hetzelfde had moeten doen met de schildpadden, de vinken, enzo-voort.¹⁰

Een andere problematische vaststelling waren de *Rhea*-soorten. Darwin had van de Argentijnse gaucho's vernomen dat er behalve de gewone *Rhea americana* (de nandoe, een struisvogelachtige) ook nog

een andere soort bestond. Hij had die nog niet gezien, maar tijdens een maaltijd, na een jachtpartij, realiseerde hij zich dat ze een exemplaar ervan aan het oppeuzelen waren (*Journal of Researches*, p. 84 e.v.). Hij stuurde de resten – zoals hij met vele andere lichamen van vogels deed – naar John Gould. Die stelde vast dat het om een andere *Rhea*-soort ging en noemde ze *Rhea darwinii*. Maar wat bepaalt de oorsprong en verspreiding van dergelijke aan elkaar verwante soorten? Hoe verhouden ze zich tot elkaar aan de grens van hun respectievelijke leefgebieden? Is onderlinge voortplanting mogelijk? Dergelijke vragen hielden Darwin bezig, maar pas later was hij in staat om ze op te lossen, aan de hand van de hypothese dat aan elkaar verwante soorten een gemeenschappelijke afkomst hebben. Vóór de ontwikkeling van deze hypothese meende hij dat de *Rhea*-soorten afzonderlijk en ‘plots’ waren geschapen.

Men ziet vaak over het hoofd dat voor Darwin de reis met de *Beagle* voornamelijk een reis over land was. Hij had voortdurend last van zeeziekte – wat hem later deed opmerken dat hij de zee haatte – en probeerde, wanneer mogelijk, aan wal te gaan en over land door te reizen naar FitzRoys volgende aanlegplaats. Tijdens de vijf jaar durende reis was hij in totaal achttien maanden op zee. Hij vertoefde met andere woorden meer dan drie jaar aan land, soms ononderbroken gedurende enkele maanden.

EEN VREEMD EN BOEIEND SPEKTAKEL

Behalve geologische en biologische waarnemingen doet Darwin ook antropologische vaststellingen. Hij becommentarieert de uitroeiingspoging door de Argentijnse dictator Juan Rosas van de Argentijnse indianen, maakt afkeurende opmerkingen over de slavernij – wat hem in conflict brengt met FitzRoy – en doet verslag over zijn ontmoeting met de Vuurlanders, de bewoners van Patagonië.

Tijdens een vorige reis had FitzRoy vier Vuurlanders naar Engeland gebracht. Eén was gestorven, de andere drie, een man, een jongen en een meisje, poogde men te ‘beschaven’. Toen de *Beagle* Vuurland opnieuw aandeed, werden York Minster, Jemmy Button en Fuegia Basket, zoals hun Engelse namen luiden, er weer afgezet, samen met de missionaris Richard Matthews, in de veronderstelling dat ze er in zouden slagen ook de andere Vuurlanders te ‘beschaven’ en tot het christendom te bekeren. Toen Minster, Button en Basket hun vroegere stamgenoten voor het eerst na jaren opnieuw zagen, wisten ze zich

geen houding te geven. Ze waren al te ‘beschaafd’ om op spontane wijze met de ‘inboorlingen’ te kunnen omgaan. Darwin noemt zijn eerste ontmoeting met de inboorlingen “het vreemdste en boeiendste spektakel” dat hij ooit zag. Hij schrijft: “Ik had niet kunnen geloven hoe groot het verschil tussen de wilde en de beschaafde mens is. Het is groter dan tussen een wild en een gedomesticeerd dier, in zoverre de mens een krachtiger vermogen tot verbetering bezit” (*Journal of Researches*, p. 179).¹¹

Over de taal van de Vuurlanders merkt hij op dat die “...het amper verdient gearticuleerd genoemd te worden”. Een ietwat ironisch gegeven, gezien het feit dat recent, juist aan de hand van Darwins evolutietheorie, wordt gesteld dat alle natuurlijke talen, hoe ze ook klinken, onderling gelijkwaardig zijn (Pinker, 1994). Het argument luidt dat de mens over een adaptief, door natuurlijke selectie gecreëerd, ‘taalinstinct’ beschikt. Dat stelt hem ertoe in staat op jonge leeftijd om het even welke taal aan te leren en er zelfs een nieuwe te scheppen uit componenten van andere talen, een zogenaamde creooltaal. Elke taal, ook die van de Vuurlanders en elke ‘spontaan’ of ‘natuurlijk’ gecreëerde taal, is zowel grammaticaal als semantisch even rijk als om het even welke andere, bijvoorbeeld het Engels dat Darwin sprak.

Ruim een week na zijn eerste kennismaking met de Vuurlanders ontmoette hij enkele inwoners die er blijkbaar nog slechter aan toe waren dan diegenen die hij het eerst had gezien. Hij merkt op: “Dit waren de meest abjecte en miserabele wezens die ik ooit aanschouwde. (...) Bij het zien van zulke mensen kan men zichzelf amper doen geloven dat ze medemensen en bewoners van dezelfde wereld zijn. Het is een algemeen onderwerp van speculatie in hoeverre sommige minder begaafde dieren plezier kunnen beleven aan het bestaan; hoe gegrond kan die vraag niet gesteld worden met betrekking tot deze barbaren” (*Journal of Researches*, p. 184). Men vraagt zich af, schrijft hij, waar deze mensen vandaan zijn gekomen. Waarom hebben ze de betere streken verlaten, om zich te vestigen in dit onherbergzame deel van het land? Er is geen reden om aan te nemen dat hun aantal afneemt, bijgevolg moeten we, aldus Darwin, wel veronderstellen “...dat ze een voldoende hoeveelheid geluk ervaren (wat voor soort het ook wezen mag) om het leven de moeite waard te maken”. Hij besluit met een lamarckistische opmerking: “Door de gewoonte almachtig te maken en de effecten ervan erfelijk, heeft de natuur de Vuurlander aangepast aan het klimaat en de producten van zijn land” (*ibid.*, p. 185).

Deze bladzijden van zijn *Journal* bevatten een aantal ideeën die Darwin later in *The Descent of Man* (1870-1871)¹² verder zou uitwerken.

De idee dat gewoonten erfelijk kunnen worden doorgegeven behield hij, zij het met enige ambivalentie. De gedachte dat geluk een overlevingsvoorwaarde is liet hij varen. Organismen, inclusief de mens, zijn meer of minder aangepast aan de omgeving. Indien ze te weinig aangepast zijn verdwijnen ze, zo niet kunnen ze blijven bestaan. In beide gevallen doen gelukservaringen niet veel terzake, tenzij aangetoond wordt dat geluk een voordeel oplevert in de strijd voor overleving en voortplanting, maar het tegendeel kan evenzeer het geval zijn.

Ik merkte al op dat Darwin veel van zijn reiservaringen door een Britse bril bekeek. Dat blijkt misschien nog het meest uit het volgende citaat: “De perfecte gelijkheid tussen de individuen van deze stammen moet hun beschaving lange tijd vertragen. Zoals we zien dat dieren wier instinct hen dwingt in groep te leven en een leider te gehoorzamen het meest in staat zijn tot verbetering, zo is het met de rassen van het mensdom. Of we het nu beschouwen als oorzaak of als gevolg, de meest beschaafden hebben altijd de onnatuurlijkste regering.” Wat de Vuurlanders nodig hebben om beschaafd te worden is een leider, maar “...het is moeilijk te begrijpen hoe er een leider kan opstaan voor er een of andere soort van eigendom bestaat waardoor hij zijn autoriteit kan manifesteren en nog kan vergroten” (*Journal of Researches*, pp. 189–190). Dergelijke passages verraden het Britse imperialisme en het kapitalisme van de tijd waarin hij leefde en nadacht. Gekoppeld aan een foutieve interpretatie van de uitdrukkingen *strijd om het bestaan* en *overleving van de best aangepasten* zouden ze aanleiding geven tot het vage en contradictorische, maar daarom niet minder gevaarlijke gedachtegoed van het zogenaamde sociaal-darwinisme, de ideologie die stelt dat nietsontziende economische en sociale concurrentie tot vooruitgang leidt en goed is voor het welzijn van het maatschappelijk geheel (zie Hofstadter, 1959 en Crook, 1994).

Enkele weken nadat hij op Vuurland was afgezet, diende FitzRoy missionaris Matthews opnieuw aan boord te nemen. Hij voelde zich bedreigd door de eilandbewoners. Jemmy Button, de meest verwesterde Vuurlander, wilde ook terug mee aan boord, maar bleef uiteindelijk toch ter plekke. Toen de *Beagle* een jaar later Vuurland weer aandeed, bleek het missioneringsproject volkomen mislukt. Darwin doet het verhaal reeds in zijn *Diary of the Voyage of H.M.S. Beagle*, het dagboek waarop hij zich later baseerde om zijn *Journal of Researches* samen te stellen.¹³ Toen de bemanning Button voor het eerst terugzag, herkende ze hem amper; “...het was vrij pijnlijk hem te aanschouwen” (*Diary*, p. 196). Weg waren zijn Engelse kleren en waardigheid; zijn haar was lang en hij was beschaamd de *Beagle* te zien. Maanden geleden al was zijn

lotgenoot, York Minster, naar zijn eigen gebied teruggekeerd, na Button en zijn moeder te hebben beroofd. Op een paar Engelse woorden na was Button er niet in geslaagd zijn stamgenoten iets van zijn Engelse opvoeding bij te brengen, maar had integendeel zijn oude gewoonten en praktijken weer opgenomen. Hij wilde niet mee terug naar Engeland. Darwin schrijft: “Ik hoop & betwijfel nauwelijks dat hij even gelukkig zal zijn als wanneer hij zijn land nooit verlaten had; wat veel meer is dan ik voorheen dacht” (ibid., p. 197). Oorspronkelijk was Darwin van mening dat het ‘beschavingsexperiment’ met de Vuurlanders aantoonde dat de menselijke natuur plastisch was, maar de uitkomst ervan deed hem zijn opvatting herzien. Desmond en Moore schrijven: “Het was nu duidelijk dat Jemmy’s gewoontes ingebakken waren. Sinds mensenheugenis had zijn volk zich aangepast aan deze wildernis, en geen civiliserende invloed zou zijn diepgewortelde instincten kunnen uitwissen” (1991, p. 148).

De contacten met de Vuurlanders moeten een diepe indruk op Darwin hebben nagelaten en hadden mogelijk een rechtstreekse impact op zijn latere denken over de concurrentie en de ‘oorlog’ tussen organismen en soorten (*Over het ontstaan van soorten* en ander werk) en over de menselijke natuur (*De afstamming van de mens*). Hiermee is uiteraard niet gezegd dat het darwinisme inherent sociaal-darwinistisch is. Primordiaal is de vraag of het een wetenschappelijke verklaring biedt voor wat het beweert te verklaren, onafhankelijk van Darwins inspiratiebronnen.

VINKEN EN EVOLUTIE

Op 15 september 1835 bereikte de *Beagle* de Galapagos-archipel. Darwin was uiteraard sterk geïnteresseerd in de bevreemdende dierlijke bewoners van de vulkanische eilanden. Het waren bijna allemaal soorten die nergens anders voorkomen, wat hij toen niet wist. Hoewel hij ze uitgebreid beschreef, bestond zijn hoofdinteresse op dat moment uit geologie, waardoor hij, zoals ik reeds aanstipte, van een aantal belangrijke waarnemingen pas later de grote relevantie inzag.¹⁴ De verschillende soorten, waaronder schildpadden, vinken en spotvogels, ondersteunen namelijk de stelling dat gelijkaardige soorten een gemeenschappelijke voorouder hebben. Wanneer enkele individuen van de oorspronkelijke soort geografisch geïsoleerd raken, bijvoorbeeld op een ander eiland terechtkomen, kunnen ze in de loop van de evolutie door natuurlijke selectie steeds meer aangepast geraken aan de speci-

fieke omstandigheden van hun nieuwe habitat. Uiteindelijk worden de verschillen met de oorspronkelijke soort zo groot dat een nieuwe soort ontstaat. Darwin maakte in zijn *Journal of Researches* enkele opmerkingen die in de richting wijzen van inzicht in dit mechanisme, maar deze gedachtegang had zich op de Galapagos-eilanden nog niet ontwikkeld.

De vinken die hij opstuurde naar John Gould bleken in dertien verschillende soorten onderverdeelbaar. Darwin moest achteraf andere vinkencollecties bestuderen om na te gaan welke vink bij welk eiland hoorde. Op het moment zelf had hij verzuimd dat te noteren. Eenzelfde 'fout' maakte hij met betrekking tot de algemene fauna en flora van de eilanden. Hij wijst er bijvoorbeeld op dat de eilandbewoners (veroordeelde gevangenen) aan de schildpadden zien van welk eiland ze afkomstig zijn, en dat op elk eiland bomen en planten voorkomen die men op de andere niet aantreft. Hij voegt hieraan toe in zijn *Journal of Researches*: "Ik was me niet bewust van deze feiten, tot mijn collectie bijna volledig was: het kwam nooit bij mij op dat de productie van eilanden die slechts enkele mijlen van elkaar liggen en dezelfde fysieke condities kennen, ongelijk zou zijn. Daardoor deed ik geen poging een serie monsters van de verschillende eilanden te maken. Het is het lot van elke reiziger om te moeten vertrekken wanneer hij net ontdekt heeft welk object zijn aandacht speciaal verdient" (p. 371). Op de volgende bladzijde lezen we: "[I]n de dertien vinkensoorten kan een bijna perfecte overgang gevonden worden van een buitengewoon brede bek naar een bek die zo fijn is dat hij met die van een zangvogel te vergelijken valt. Ik vermoed zeer sterk dat bepaalde leden van de reeks zich tot verschillende eilanden beperken; indien de collectie op een van de eilanden was gemaakt, zou ze daardoor niet die volmaakte overgang vertonen. Als verscheidene eilanden elk hun eigen specifieke soort van hetzelfde genus hebben, is het duidelijk dat, wanneer die samengebracht worden, ze een breed scala aan kenmerken zullen vertonen. Maar er is geen plaats in dit werk om op dit vreemde onderwerp in te gaan" (p. 372).

Deze passage is representatief voor de aankondiging van de darwinistische transitie in het natuurdenken, ook al is Darwin zich hiervan op dat moment nog niet bewust. Het *chain of being*-denken is in zekere mate aanwezig, maar de feiten zullen het volgens hem weerleggen. Tussen de twee hierboven geciteerde passages schreef hij, in verband met de typologische overeenkomsten tussen verschillende soorten die op afstand van elkaar leven, dat "...sommige auteurs dit zouden verklaren door te zeggen dat de creatieve kracht volgens dezelfde wet over

een groot gebied gewerkt heeft” (p. 371). Binnen de traditie van de *great chain of being* veronderstelde men dat ‘de creatieve kracht’ voor volledigheid en continuïteit zorgt. Op basis van zijn observaties van de vinken en andere organismen op de Galapagos-eilanden begreep Darwin dat dit niet juist kon zijn. De verschillende vinkensoorten bleken aangepast aan de omstandigheden van de eilanden waarop ze respectievelijk voorkwamen. Die eilanden waren van relatief recente datum. Had de schepper de vinken geschapen, nadat de eilanden, op strikt natuurlijke wijze, waren ontstaan? Later zou hij expliciet stellen dat dit volgens hem niet zo is: de verschillende vinkensoorten zijn geëvolueerd uit één oorspronkelijke soort, en dat verklaart, samen met de sterke overeenkomsten tussen de verschillende eilanden zelf, de onderlinge gelijkenissen tussen de vinkensoorten. Zijn opmerking over plaatsgebrek om op dit merkwaardige fenomeen in te gaan kondigt de veel latere publicatie aan van *Over het ontstaan van soorten*. Het daarin uiteengezette mechanisme van evolutie door natuurlijke selectie betekende het einde van de biologische natuurtheologie.

Tijdens het verdere verloop van de reis ontwikkelde hij zijn theorie over de vorming van koraalriffen (zie *supra*), en eenmaal terug thuis besliste hij om geen parochiegeestelijke te worden, maar een lid van de (Londense) wetenschappelijke gemeenschap. In zijn autobiografie schrijft hij dat zijn voornemen om geestelijke te worden een “natuurlijke dood” stierf toen hij als naturalist aan boord ging van de *Beagle*.

LONDEN

De periode na de terugkeer van de *Beagle*, om precies te zijn van 1837 tot 1842, was cruciaal voor de ontwikkeling van Darwins evolutionisme. Na een kort verblijf in Cambridge vestigde hij zich in Londen, het toenmalige centrum van de Britse wetenschappelijke wereld. In 1842 verhuisde hij naar het rustige en landelijk gelegen Down (nu Downe) in Kent, ongeveer 20 kilometer van Londen, waar hij tot zijn dood in 1882 in *Down House* zou wonen.

De *Beagle* arriveerde in Engeland op 2 oktober 1836. Het jaar daarop, in juli, startte Darwin met een notitieboekje waarin hij expliciet speculeert over transmutatie. Dat leidde tot meerdere notitieboekjes met evolutie als hoofdthema. Hij ontdekte het principe van natuurlijke selectie omstreeks september 1838. In 1842 schreef hij een artikel waarin de hoofdlijnen van zijn evolutietheorie, zoals later uiteengezet in *Over het ontstaan van soorten*, al aanwezig zijn. Zijn reeks notitieboek-

jes nam echter al een aanvang tijdens het einde van de reis met de *Beagle*, met als eerste het zogenaamde *Red Notebook* (1836-1837). Over de precieze ontwikkeling van zijn denken en over de vraag wat de oorsprong is van zijn ideeën over evolutie en natuurlijke selectie, is sinds de beschikbaarheid van de notitieboekjes en zijn correspondentie uit die periode een groot aantal artikelen gepubliceerd. Ik beperk mij hier tot de voornaamste conclusies van dit onderzoek.

De Londense jaren kenmerkten zich door uiteenlopende en zeer intense activiteiten. Naast het schrijven van *Journal of Researches* wijdde Darwin zich aan de verwerking van de grote hoeveelheid materiaal die hij tijdens de reis naar Henslow had opgestuurd. Hij verdeelde alles onder een aantal specialisten. Dat resulteerde in de publicatie van *Zoology of the Beagle*, waaraan behalve hijzelf vijf andere auteurs meewerkten. Het deel *Birds* werd geschreven door ornitholoog John Gould, *Fish* door Leonard Jenyns, *Fossil Mammalia* door zoöloog en anatoom Richard Owen, *Mammalia* door George Waterhouse, en *Reptiles* door Thomas Bell. Alleen de bespreking van de gewervelde dieren verscheen in boekvorm (delen 4, 5 en 6 van het verzameld werk). Over onder meer de door Darwin verzamelde insecten en weekdieren verschenen door specialisten geschreven artikelen in tijdschriften. De voorbereiding van de publicatie van *Zoology of the Beagle* bracht hem in contact met vele Britse naturalisten, wat hem blijvend zou helpen bij het verkrijgen van informatie voor het uitwerken van onder meer zijn evolutietheorie.

Ondertussen bewerkte hij ook het materiaal dat later gepubliceerd zou worden in *Geology of the Beagle*. Het eerste deel ervan, *The Structure and Distribution of Coral Reefs* (1842), bevatte de reeds vermelde theorie over het ontstaan van koraalriffen. Het symboliseert zijn intrede in de meest respectabele wetenschappelijke kringen van Groot-Brittannië, in het bijzonder in de *Geological Society of London*, toen het meest actieve wetenschappelijk genootschap van Engeland. De *Geological Society* was het platform waarop onder meer de catastrofisten en de uniformitaristen hun discussies uitvochten. De historicus en Darwinspecialist Peter Bowler schrijft: “Als aanhanger van Lyell werd Darwin snel erkend als iemand van de elite, ertoe gerechtigd met autoriteit te spreken over de meest fundamentele theoretische kwesties” (1996, pp. 69-70).

In maart 1837 kreeg hij het aanbod om een van de secretarissen van de *Geological Society* te worden, waarop hij pas in februari 1838 inging. In januari 1839 werd hij verkozen tot *Fellow* van de *Royal Society* en in 1843 tot vice-president van de *Geological Society*. Uit zijn toenmalige

briefwisseling (opgenomen in volume 2 van de verzamelde brieven) blijkt dat hij vele correspondenten had die tot de beste wetenschappers van die tijd behoorden.

Interessant is ook dat Darwin de wiskundige Charles Babbage goed leerde kennen en regelmatig diens avondfeestjes frequenteerde. Babbage (1792-1871), door Darwin 'de rekenmachine' genoemd en volgens sommige hedendaagse auteurs de uitvinder van de computer, is de auteur van *The Ninth Bridgewater Treatise* (1838), een half ernstige, half parodiërende reactie op de acht officiële *Treatises* (verhandelingen) die, in de natuurtheologische traditie, het bestaan van een goddelijk ontwerp en van de wijsheid en goedheid van God en bijgevolg van de natuur wilden aantonen. Het schrijven van de *Bridgewater Treatises* werd gefinancierd door de nalatenschap van de achtste graaf van Bridgewater, die in zijn testament te kennen had gegeven dat hij Verhandelingen wilde waarin wetenschap werd gebruikt ter verdediging van de natuurtheologie. De wetenschapsfilosoof William Whewell schreef een Bridgewater-verhandeling waarin hij aantoonde dat Gods plan blijkt uit de astronomie; veelgelezen was ook Charles Bells Verhandeling waaruit moest blijken dat de formidabele adaptieve vermogens van de menselijke hand door God waren ontworpen. Babbage daarentegen stelde God voor als een 'programmeur'. Hij gebruikte zijn eigen rekenmachine ter illustratie van die stelling: zoals de machine door de ingebouwde regels cijfers verwerkt en produceert, zo is ook de werking van de natuur te begrijpen. God programmeerde er de regels in. Sindsdien produceert de natuur voortdurend dieren en planten, zonder nood aan Gods tussenkomst. Babbage drong met andere woorden enerzijds Gods rol terug, maar anderzijds meende hij hem met zijn opvatting meer recht te doen dan de natuurtheologen deden in hun *Bridgewater Treatises*. Zijn God voorzag alles van in het begin; de 'programmaregels' zorgen ervoor dat alles gebeurt zoals hij het wilde. Babbage drukt het in *The Ninth Bridgewater Treatise* als volgt uit: "Wanneer een veelheid aan schijnbaar losstaande feiten herleid wordt tot een algemeen principe, voelen we spontaan bewondering voor hem die ons het verband heeft verklaard. (...) Maar als dat respect en die bewondering geschonken worden aan de loutere interpretator van de natuurwetten, hoe geëxalteerder moeten die gevoelens dan wel worden wanneer toegepast op het Wezen dat zulke principes in het leven riep door materie te scheppen die de heerschappij ervan bevordert – wiens geest, intiem op de hoogte van de geringste gevolgen van het heden alsook van alle andere wetten, het bestaan beschikte van het enige wezen dat de voltooiing van zijn lot, binnen zijn vermogen, zou

moeten begrijpen – materie die geen toekomstige interventies vereist om te kunnen omgaan met gebeurtenissen onvoorzien door haar Schepper, in wiens alwetende geest we geen onzekerheid omtrent het doel, geen verandering van intentie kunnen denken” (1838, 1989, p. xiii). De natuurtheologen daarentegen, die aannamen dat God af en toe voor mirakels zorgt, ontkenen volgens Babbage dat hij “het hoogste kenmerk van almacht”, namelijk “voorzienigheid”, bezit (geciteerd door Desmond & Moore, 1991, p. 213).

In de eerste helft van 1838, op negenentwintigjarige leeftijd, begon Darwin zich af te vragen of hij al dan niet zou trouwen. Hij stelde, vermoedelijk in juli 1838, een lijst op van de voor- en nadelen van het huwelijk, en besloot dat de voordelen de nadelen overtreffen (zie Appendix 1 van de Nederlandse vertaling van de *Autobiografie*). In november van hetzelfde jaar deed hij zijn nicht, Emma Wedgwood (1808–1896), een aanzoek. Emma aanvaardde en ze trouwden op 29 januari 1839. Ze voelden levenslang een diepe affectie voor elkaar en kregen tien kinderen. De enige schaduw over hun relatie was hun uiteenlopende visie op religie. Emma was heel religieus: ze ging vaak naar de kerk, las regelmatig in de bijbel en liet hun kinderen dopen. Al vanaf het begin van hun huwelijk moet het duidelijk zijn geweest dat ze hierover van mening verschilden, zoals blijkt uit een brief van Emma aan Darwin waarin ze er haar bezorgdheid over uitspreekt dat zijn denken misschien geen goed evenwicht vertoont tussen wetenschap en openbaring: “Moge de gewoonte in wetenschappelijk onderzoek niets te geloven tot het bewezen is, jouw geest niet te veel beïnvloeden in andere dingen die niet op dezelfde manier kunnen bewezen worden & indien waar waarschijnlijk ons begrip te boven gaan” (februari 1839, vol. 2 van de correspondentie, pp. 171–173).¹⁵ Darwin noteerde onderaan de brief: “Als ik dood ben, weet dan dat ik dit vele keren heb gekust en erom heb geweend.” Bowler schrijft: “Hij [Darwin] bleef zich [levenslang] bewust van de ontzetting die zijn ideeën veroorzaakten bij de vrouw die hij liefhad, en het feit dat hun huwelijk zo’n troost voor hem bleef, suggereert hoe sterk hun wederzijdse aantrekking moet zijn geweest om deze intellectuele barrière te overwinnen. Op een praktisch niveau voorzag Emma Darwin van een voortdurende herinnering aan de moeilijkheden die hem wachtten bij zijn poging zijn inzichten voor te leggen aan zijn meer orthodoxe collega’s en aan het grote publiek” (o.c., p. 73).

AFWIJKENDE AANTEKENINGEN

Al voor zijn huwelijk had Darwin gezondheidsklachten. Over de precieze oorzaak en de diagnose van zijn ziekte heerst veel speculatie. Ik wil hier alleen opmerken dat het merkwaardig is dat hij slaagde in zijn vele werkzaamheden, ondanks zijn lichamelijke invaliditeit – soms kon hij dagenlang niet werken, vaak slechts één à twee uur per dag.¹⁶ Zijn ziekte zal, naast de drukte en de ongezonde atmosfeer van Londen en zijn grote behoefte aan rust en eenzaamheid, ertoe hebben bijgedragen dat de Darwins in september 1842 verhuisden naar *Down House*.

De diverse studies van Darwins notitieboekjes leiden tot de volgende consensus over zijn inzicht in evolutie en natuurlijke selectie, zoals samengevat door Bowler: “Nu is duidelijk dat er geen ‘eureka-ervaring’ was waardoor Darwin overschakelde op het evolutionisme of waarin hij plots het mechanisme van natuurlijke selectie inzag. Zijn ideeën ondergingen een proces van voortdurende ontwikkeling, met fasen waarin hij verschillende ideeën uitprobeerde die veranderd of zelfs opgegeven moesten worden naarmate hij zijn denkkader verruimde. Het is ook duidelijk geworden dat zowel wetenschappelijke als niet-wetenschappelijke factoren een rol speelden in het vormgeven van zijn gedachten. Natuurlijke selectie was geen simpele inductie uit waargenomen feiten, maar ze was evenmin een loutere reflectie van het competitieve ethos van het Victoriaans kapitalisme. Darwin putte uit een hele reeks invloeden en synthetiseerde ze tot een uniek verklaringsmodel voor de oorsprong van de soorten” (o.c., p. 76).

De briefwisseling van de periode 1837-1842 toont, naast de notitieboekjes, eveneens aan met welke vragen hij worstelde en welke informatie hij wilde verkrijgen om antwoorden te vinden. Hij bracht enkele vrienden op de hoogte van zijn gespeculeer over evolutie. Onder hen bevonden zich de geoloog Charles Lyell, verder George Waterhouse, de auteur van het hoofdstuk *Mammalia* in Darwins *Zoology of the Beagle*, en later ook de botanist Joseph Hooker.¹⁷ Darwin begreep sinds de aanvang van zijn evolutionaire denken dat, als evolutie een feit is, ook de mens aan evolutie onderhevig moet zijn. Na juli 1838 vallen zijn notities uiteen in twee delen: aantekenboekjes D en E behandelen biologische evolutie in het algemeen, delen M en N concentreren zich op de mogelijke implicaties van evolutie voor de mens. Aantekenboekje M bevat de bekende uitspraak “Hij die bavianen begrijpt, zou meer voor de metafysica doen dan Locke” (p. 539). Het principe van

evolutie door natuurlijke selectie werkte hij alleen in boekje E uit.

Hoewel Darwin talloze potentieel nuttige bronnen voor het uitwerken van zijn evolutionaire ideeën aanboorde, ontwikkelde hij duidelijk een volstrekt uniek evolutionair standpunt. Onder specialisten heerst al enkele decennia consensus dat er geen 'authentieke' voorlopers zijn, ook niet onder zijn tijdgenoten. Sommige historici hebben beweerd dat hij het voor de hand liggende synthetiseerde en zo als het ware spontaan tot de idee van natuurlijke selectie kwam; anderen meenden dat natuurlijke selectie niets meer was (of is) dan Darwins projectie op de natuur van het competitieve individualisme van zijn tijd en van zijn eigen sociaal-economische achtergrond en cultuur. Bowler vat samen wat recent onderzoek hierover duidelijk maakt:¹⁸ "Een vergelijking van zijn ideeën met die gesuggereerd door andere naturalisten van die tijd (...) onthult (...) dat hij [Darwin] zijn wetenschappelijke en culturele bronnen op een hoogst creatieve manier gebruikte, om tot een theorie te komen die het voorstellingsvermogen van zijn tijdgenoten ver oversteeg" (1996, p. 77).

Sommige naturalisten neigden, in tegenstelling tot de natuurtheologen, wel tot de veronderstelling dat er voortdurend concurrentie en strijd in de natuur voorkomt en dat onaangepaste individuen verdwijnen. Maar, schrijft Bowler, "...het is één ding zich voor te stellen dat een soort 'gezuiverd' wordt door het weggeven van afwijkende individuen, maar heel wat anders te beseffen dat de selectie van willekeurige variaties werkelijk de aard van een soort kan veranderen" (ibid., p. 77). In zijn vroege aantekenboekjes over evolutie koppelt Darwin, anders dan Lyell, het uniformitarisme aan evolutie. Toen hij voor het eerst zijn gedachten over transmutatie neerschreef, deelde de ornitholoog John Gould hem mee dat de Galapagos-vinken tot verschillende soorten behoren. Darwin besepte als enige in zijn tijd dat dit als een sterke aanwijzing voor het bestaan van evolutie kon worden beschouwd. Door de grote onderlinge gelijkenissen tussen de vinkensoorten zag hij hun gemeenschappelijke afkomst in.

Het evolutiemodel dat in de notitieboekjes werd uitgewerkt, sloot van meet af aan 'vooruitgang', zoals onder meer Lamarck zich had voorgesteld, uit. Er is geen 'ladder van vooruitgang', noch een *scala naturae*. De notie 'vooruitgang' is een subjectieve projectie op de natuur en is niet zinvol invulbaar. Reeds in aantekenboekje B (1837-1838) komen uitspraken voor die dit duidelijk maken, bijvoorbeeld: "Het is absurd het ene dier hoger in te schatten dan het andere. *Wij* beschouwen die dieren het hoogst waarbij de hersenstructuur & intellectuele faculteiten het meest ontwikkeld zijn." (p. 189).

Tegelijkertijd zag hij in dat in de loop van de evolutie soorten zijn ontstaan die men hoger ontwikkeld *kan* noemen, omwille van bepaalde morfologische en eventueel mentale eigenschappen die bij 'lagere' soorten ontbreken. In die zin kan vooruitgang bestaan, maar die is volgens Darwin geen noodzakelijk gevolg van zijn evolutiemodel; vooruitgang, in die betekenis, kan net zo goed niet ontstaan. De aantekenboekjes die aan deel E (1838-1839) voorafgingen, bevatten ook nog een aantal 'metafysische', en, wat we nu zouden noemen, niet- of zelfs anti-darwinistische opvattingen. Zo redeneerde Darwin nog teleologisch: hij veronderstelde dat God de voortplantingswetten zo gecreëerd had dat soorten perfect aangepast blijven aan de omgeving. Verder nam hij aan dat die omgeving de productie van variatie, noodzakelijk voor evolutie, stimuleert; dat variaties automatisch adaptief zijn en dat God seksuele reproductie had geschapen, opdat de voorwaarde voor adaptieve evolutie steeds voorhanden zou zijn indien nodig, dat wil zeggen wanneer de omgevingsomstandigheden veranderen.

Toch hield hij er toen ook al ideeën op na die sterk afweken van de toen gangbare opinies. Zo veronderstelde hij dat nieuwe soorten pas kunnen ontstaan als een aantal organismen geografisch gescheiden raken van de soort waartoe ze behoren. Op grond van zijn waarnemingen op de Galapagos-eilanden realiseerde hij zich dat geografische isolatie een *vertakkend* evolutiepatroon zou opleveren. Een dergelijk evolutiemodel is niet te verwarren met Lamarcks model van lineaire en complexifiërende evolutie, en evenmin met Robert Chambers' *Vestiges of the Natural History of Creation and other Evolutionary Writings*, dat in 1844 anoniem gepubliceerd werd. Een essentieel verschil, naast diegene waarop ik later dieper inga, is dat Darwin, in tegenstelling tot Lamarck en Chambers, niet alleen oog had voor 'verticale' evolutie (transformatie in de tijd), maar evenzeer voor 'horizontale' evolutie (diversificatie of vertakking in de ruimte). Na hem kregen deze respectievelijke vormen van evolutie de naam 'monotypische evolutie' (transformatie) en 'polytypische evolutie' (diversificatie). Lamarck legde de klemtoon op de eerste vorm; Darwin op de tweede vorm, vooral in de cruciale jaren na de terugkeer met de *Beagle*. Bovendien leende Darwins model zich veel meer tot classificatie en verklaring van de natuurlijke orde dan de andere evolutiemodellen of de niet-evolutionaire natuurvisies.

EEN KLOOF OVERBRUGD

Een belangrijke stap, voor het eerst behandeld in aantekenboekje C, zette hij door het verzamelen van informatie over kunstmatige selectie; de manier waarop dierenkwekers dieren uitkiezen (en plantentelers planten), ten koste van andere dieren (of planten), om verder mee te kweken. Ik wees eerder op Darwins uitgebreide correspondentennetwerk. Het opstarten van een briefwisseling met kwekers van konijnen, kippen, duiven, bijen, honden, enzovoort, evenals met plantentelers, was een unieke vondst van hem. Hiermee overbrugde hij als eerste de kloof tussen wetenschappers en kwekers.

Wetenschappers beschouwden het als beneden hun stand en onwetenschappelijk om informatie te vragen aan mensen die organismen om niet-wetenschappelijke redenen kweekten. Bovendien achtten velen gedomesticeerde dieren en planten geen wetenschappelijke aandacht waard, want ze meenden "...dat de producten van menselijke selectie 'monstruositeiten' waren, wijzigingen van een natuurlijk voorkomend origineel, niet in staat in het wild te overleven" (Secord, 1985, p. 523).

De kwekers zelf, in elk geval zij die om economische redenen kweekten, waren vaak niet bereid tot het verstrekken van informatie, uit angst dat hun concurrenten de geleverde kennis zouden gebruiken. Er bestonden met andere woorden twee 'culturen' binnen de groep mensen die zich met planten en dieren bezighield. Niettemin waren er ook vele raakpunten, vooral tussen botanisten en plantentelers. Secord schrijft: "Van alle naturalisten van zijn generatie was Darwin uitzonderlijk goed geplaatst om om het even welke kloof tussen naturalisten en kwekers te overbruggen, om voordeel te halen uit de rijkdom aan ervaring en empirische data van de horticulturalisten, veetelers, tuiniers en vogelkwekers" (ibid., p. 525).

In de omgeving waarin hij opgroeide, was vrijwel iedereen kweker, en sinds zijn kindertijd was hij gefascineerd door dieren en planten, zowel wilde als gedomesticeerde.¹⁹ Veel van de benodigde informatie voor het testen van zijn evolutionaire ideeën kon hij het snelst verkrijgen door kwekers aan te schrijven. Ondanks zijn sporadische klachten over het twijfelachtige van de betrouwbaarheid van bepaalde informatie, maakte hij toch zijn hele leven gebruik van de kennis van kwekers. Wel ontwikkelde hij de gewoonte om alles waaraan hij twijfelde voor te leggen aan een expert, alvorens het voor waar aan te nemen. Een dergelijke rol speelden onder meer zijn vrienden Lyell, Hooker, Huxley en, vóór de publicatie van *On the Origin of Species*, Richard Owen.

Zodra Darwin met de publicatie van *Journal of Researches, Geology of the Beagle* en *Zoology of the Beagle* enige bekendheid verwierf als wetenschapper, bleken de kwekers sneller geneigd om zijn vragen te beantwoorden. Wetenschap werd overwegend als positief beschouwd; velen wilden een bijdrage leveren aan de vooruitgang ervan. Bovendien vermeldde Darwin in zijn artikelen en boeken de namen van zijn informanten, wat sommigen nog meer geneigd maakte hun kennis te delen of zelfs om proefondervindelijk informatie te verzamelen. Zijn oorspronkelijke interesse voor domesticatie – dus voor de activiteiten van kwekers – werd gewekt door de vragen die hij zich stelde omtrent voortplanting, variatie, en erfelijkheid. Dit leidde in 1868 tot de publicatie van *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (zie ook noot 19). Dit boek was echter niet het voornaamste resultaat van zijn kennis van domesticatie. Wat hij van kwekers en door zijn lectuur over domesticatie leerde was onontbeerlijk om, eens het principe van natuurlijke selectie ontdekt, de analogie tussen kunstmatige en natuurlijke selectie uit te werken. Niet toevallig behandelt het eerste hoofdstuk van *Over het ontstaan van soorten* de thematiek van variatie onder domesticatie.

DE ONTDEKKING VAN HET POPULATIEPRINCIPE

Darwin haalde zijn informatie niet alleen bij kwekers. Hij verwerkte alles wat nuttige feiten en inzichten kon opleveren in functie van de in zijn notitieboekjes opgetekende speculaties en ideeën. Een van de boeken die hij las, naast andere politieke, moraal-filosofische en economische werken, was *An Essay on the Principle of Population* (1798) van de econoom en demograaf Thomas Malthus (1766–1834), een boek dat grote invloed op hem zou uitoefenen.

Hij las Malthus' hoofdwerk in september 1838 en verwerkte de lectuur ervan in eerste instantie in aantekenboekje D. In zijn autobiografie schrijft hij dat hij “ter ontspanning toevallig het boek van Malthus over bevolking” las (p. 116), maar het is duidelijk dat de woorden ‘ontspanning’ en ‘toevallig’ met meer dan een korrel zout te nemen zijn. Hij las Malthus' *Essay* (de zesde editie uit 1826) in functie van zijn transmutationistische overwegingen, in het bijzonder met het oog op het verzamelen van feiten en op de implicaties ervan voor de mens. De lectuur van Malthus' boek is niet verwonderlijk. Verschillende hem bekende auteurs vermeldden en bespraken het boek. Een aantal van zijn kennissen had Malthus persoonlijk gekend, waaronder de feministe en

schrijfster Harriet Martineau, een vriendin van Darwins broer Erasmus. Bovendien was het populatieprincipe van Malthus ook bekend door de toenmalige socio-economische situatie. In Engeland woedde een hevige controverse over de nieuwe 'armenwetten' (zie *infra*). Een nooit geziene economische depressie, die gepaard ging met opstanden en opruiende toespraken, flakkerde op in afgelegen delen van het land.

De voornaamste betekenis van Malthus' *Essay* is de breuk die het veroorzaakte in de denktraditie dat een grote en groeiende populatie mensen automatisch zorgt voor economische vooruitgang, welvaart en nationale macht. Na Malthus was dat verband niet langer vanzelfsprekend. Sommigen leidden hieruit af dat Malthus bevolkingsgroei altijd als negatief beschouwt. Dat klopt niet. In bepaalde omstandigheden acht hij groei wenselijk, vooral wanneer er voldoende ruimte en voedsel voorhanden is om een groei van de bevolking niet alleen mogelijk, maar zelfs noodzakelijk te maken. Er is immers meer arbeid nodig om het beschikbare land te bewerken en om de aanwezige grondstoffen om te zetten in voor de mens nuttige producten. Zijn werk toonde het zeer problematische karakter aan van de natuurtheologische opvattingen over bevolkingsgroei, beschikbare ruimte en bestaansmiddelen. Natuurtheologen stelden immers dat groei steeds positief is, omdat God die bij de schepping heeft ingecalculleerd.

Niets van de inhoud van *An Essay on the Principle of Population* was helemaal nieuw. Behalve de natuurtheologen hadden ook Verlichtingsfilosofen zoals William Godwin (*Enquiry Concerning Political Justice*, 1793) en Condorcet (*Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain*, 1794) al geschreven over de door Malthus behandelde onderwerpen. De pre-malthusiaanse opvattingen waren optimistisch: de mens kan en zal zijn leefomstandigheden verbeteren, en de groei van de bevolking is een van de middelen daartoe. Aangezien Malthus dat betwistte, werd zijn werk geïnterpreteerd, en dat door velen tot op heden, als anti-Verlichting, anti-Franse Revolutie, anti-vooruitgang en pro-status quo. Vaak koppelt men het om deze reden aan Edmund Burkes conservatieve *Reflections on the Revolution in France* (1790). Grondige lectuur van *Essay* toont echter aan dat een dergelijke zwart-witvoorstelling Malthus' gedachtegang simplificeert.

Ter illustratie het volgende citaat van Malthus-kenner Donald Winch: "Malthus kwam naar voren als een kalm en onpartijdig zoeker naar wetenschappelijke waarheid op de aanvaarde newtoniaanse wijze; als een vriendelijk bemiddelaar in wat hij omschreef als de 'onvriendschappelijke strijd' tussen de speculatieve filosofen die droomden van onbegrensde vooruitgang en de pleitbezorgers van de huidige

orde [waarschijnlijk had hij Burke in gedachten] die misbruiken vanuit een partijdig perspectief verdedigden. Malthus sprak als iemand die ‘vurig wenste’ te geloven in het soort verbeteringen voorgevochten door Godwin en Condorcet, als iemand die ‘geboeid en verrukt’ was door het beeld van de menselijke toekomst dat zij schetsten. Jammer genoeg stond zijn respect voor de wetenschappelijke waarheid hem niet toe hun dromen te delen. Omdat op basis van verkeerde diagnoses van de huidige stand van zaken valse hoop heerste, was hij met tegenzin in de pen geklommen om die aan te vechten” (1987, p. 17).

Dat betekent niet dat we sommige van zijn standpunten vandaag de dag niet als immoreel kunnen beschouwen. Evenmin valt te ontkennen dat zijn werk later als argumentatie werd gebruikt voor het uitvaardigen van wetten ter instandhouding van sociale ongelijkheid en voor het afschaffen van de zogenaamde armenwetten. Het betekent wel dat zijn opvattingen voortkwamen uit een niet te negeren rechtvaardigheidsgevoel en uit zijn overtuiging dat goedbedoelde pogingen tot het verhelpen van wantoestanden vaak een tegenovergesteld effect sorteren. Zie bijvoorbeeld de volgende uitspraak: “Het is een duidelijke waarheid (...) dat de populatie altijd afgeremd wordt tot op overlevingsniveau; maar geen schrijver die de auteur zich herinnert, heeft specifiek de middelen onderzocht waarmee dit niveau bereikt wordt: en het zijn deze middelen die, volgens hem, het grootste obstakel op de weg naar belangrijke toekomstige verbeteringen van de maatschappij vormen” (1976, p. 15).

Om bovenstaand citaat goed te begrijpen dient men Malthus’ drie uitgangspunten te kennen. Het eerste luidt dat de bevolking niet kan blijven stijgen, zonder dat de hiertoe noodzakelijke bestaansmiddelen voorradig zijn. Ten tweede meent hij dat, als de bestaansmiddelen ertoe voorradig zijn, de bevolking *zál* stijgen, en ten derde gaat hij ervan uit dat afremming van de bevolkingsgroei niet mogelijk is, zonder dat hieruit menselijke ellende resulteert. Hij baseerde die uitgangspunten op twee gegevenheden: de noodzaak van voedsel ter instandhouding van het bestaan en de constantheid van de drang tot voortplanting – de “passie tussen de seksen” beschouwde hij overigens als noodzakelijk. Daaruit leidde hij af dat de groei van de bevolking, indien niet gecontroleerd, altijd (veel) groter zal zijn dan de toename van de levensmiddelen: “Ik zeg dat de kracht van de populatie onbeperkt groter is dan de kracht in de aarde om voedsel voor de mens voort te brengen” (ibid., p. 20). Onmiddellijk daarop volgt zijn bekende stelling: “Indien niet afgeremd, neemt de populatie volgens een meetkundige verhouding toe. Voedsel neemt slechts volgens een rekenkundige verhouding

toe. Enige vertrouwdheid met cijfers zal de immensiteit van de eerste kracht in vergelijking tot de tweede aantonen. Volgens die wet van de natuur die voedsel noodzakelijk maakt voor het leven van de mens moeten de effecten van die twee ongelijke krachten gelijk worden gehouden. Dit impliceert een sterke en voortdurend werkzame afremming van de populatie door de moeilijkheid van het levensonderhoud. Die moeilijkheid moet zich ergens manifesteren en moet noodzakelijk door een groot deel van de mensheid zwaar gevoeld worden.”

Voorals degenen onderaan de sociale ladder ondervinden de grootste moeilijkheden. Er bestaan twee vormen van afremming; ten eerste grotere sterftecijfers en lagere levensverwachting, ten tweede vrijwillige beperking van voortplanting. Beide controlemechanismen brengen nadelen – “ellende en ondeugd” – met zich mee. Onder andere oorlogen, ziekte en hongersnood zijn verbonden met het eerste afremmingsmechanisme, abortus en kindermoord met het tweede. Het is belangrijk in te zien dat Malthus zich niet in morele termen over de menselijke natuur en de maatschappij uitspreekt. Stel, schrijft hij, dat de mens een ‘zuiver’ wezen is, dat nooit kwaad doet en in een egalitaire maatschappij leeft. Ook dan zullen problemen ontstaan wanneer het bevolkingsaantal stijgt. De snelheid van de bevolkingstoename doet op zich niet ter zake; op lange termijn is de groei groter dan de groei van de bestaansmiddelen, zodat discrepantie tussen bevolking en voedsel onvermijdelijk is. Hij bedoelde niet dat er een intrinsiek einde aan de toename van het voedsel komt, wel dat de ‘kracht’ die de bevolking doet stijgen groter is dan de ‘kracht’ die de hoeveelheid voedsel doet toenemen.

Malthus breidde dit argument uit tot de hele aarde, waarmee hij wilde aantonen dat migratie uit overbevolkte gebieden op lange termijn geen oplossing biedt. Verder maakte hij een voor Darwins gedachtegang cruciale vergelijking tussen mensen enerzijds en planten en dieren anderzijds. Hij wijst erop dat in de natuur planten en dieren veel meer nakomelingen produceren dan er kunnen overleven. Stel, schrijft hij, dat er onbeperkt voedsel en ruimte aanwezig is, dan zouden planten en dieren “in de loop van een paar duizend jaar miljoenen werelden kunnen vullen”. Die ruimte en dat voedsel zijn evenwel niet aanwezig, waardoor de toename noodzakelijk binnen bepaalde grenzen blijft. Hij voegt hieraan toe dat dezelfde onontkoombare logica opgaat voor de menselijke bevolkingstoename: “Het ras der mensen kan er, ongeacht de inspanningen van de rede, niet aan ontsnappen. Bij planten en dieren zijn de effecten zaadverspilling, ziekte, en vroegtijdi-

ge dood. Bij mensen, ellende en ondeugd” (1976, p. 20).

De hierboven gegeven uiteenzetting bevat al de belangrijkste elementen die Darwin op het spoor van natuurlijke selectie zetten. Malthus kwam overigens zelf dicht in de buurt van Darwins belangrijkste evolutiemechanisme, zoals blijkt uit de volgende passage: “Bij planten en dieren is het beeld van het onderwerp [namelijk de effecten van de afremming] eenvoudig. Ze worden alle voortgedreven door een krachtig instinct om hun soort te doen toenemen, en dat instinct wordt niet door redeneringen of twijfels over de zorg voor het nageslacht gestoord. Daarom wordt waar vrijheid is de macht van de toename uitgeoefend, en de overvloedige effecten worden later ingetoomd door gebrek aan ruimte en voedsel (...) en door ten prooi te vallen aan anderen” (ibid., p. 23).

Vooraleer verder in te gaan op de vraag hoe Darwin Malthus’ *Essay* met betrekking tot natuurlijke selectie verwerkte, bespreek ik nog kort een aantal andere ideeën van Malthus. Zijn globale visie op de evolutie van de menselijke maatschappij was cyclisch. Perioden van welvaart maken het uitbetalen van hoge lonen mogelijk, waardoor mensen (in casu arbeiders) vroeg huwen. Dat brengt een snelle bevolkingstoename teweeg, wat leidt tot een wanverhouding tussen bevolking en bestaansmiddelen. Daardoor daalt de welvaart en dalen bijgevolg ook de lonen. Mensen gaan daarom later huwen of stellen hun voortplanting uit. Hierdoor verkleint de kloof tussen bevolking en voedsel langzaam, wat opnieuw een periode van welvaart inleidt, enzovoort. Goedkope arbeid is in zijn visie functioneel in tijden van crisis, omdat hierdoor de productie van voedsel kan stijgen, wat het evenwicht tussen bevolking en voedsel herstelt.

Donald Winch schrijft over Malthus’ cyclische model: “Het is meer een model van ‘voortdurende schommeling’ dan van rechtlijnige vooruitgang, en hoewel de schommelingen langs een stijgende lijn kunnen verlopen, was er geen garantie dat dit het geval zou zijn” (o.c., p. 21). Binnen elke cyclus komt volgens Malthus een periode van crisis voor, waarbij menselijke ellende, in het bijzonder voor de laagste sociaal-economische klasse, onvermijdelijk is. Dat andere schrijvers de cyclische beweging van de menselijke evolutie niet hebben ingezien, verklaart hij door twee factoren. Ten eerste zijn de cycli wellicht onregelmatig en bijgevolg onopvallend. Ten tweede concentreerde men zich op de hoogste sociale klassen, terwijl men de lagere klassen, die het sterkst de gevolgen van de cycli dragen, negeerde.

Malthus’ opvatting dat de leefsituatie van de arme lagen van de bevolking amper was onderzocht, was terecht. Hij ligt zelf, samen met

enkele tijdgenoten, aan de basis van dergelijk onderzoek. Voorbeelden ter ondersteuning van zijn stelling haalde hij uit informatie over de situatie van de Noord-Amerikaanse indianen en de Khoi-Khoi (de zogenaamde Hottentotten). De feiten weerleggen volgens hem de idyllische opvattingen over de 'nobeles wilde' van onder andere de Franse Verlichtingsfilosoof Jean-Jacques Rousseau. De werkelijke situatie van de 'wilden' oogt volstrekt anders. Ongetwijfeld sprak ook deze opvatting van Malthus Darwin aan: in Vuurland had hij met eigen ogen gezien dat Malthus het bij het rechte eind had.

In Europa was de bevolking, dankzij de ontwikkeling van de moderne (achttiende-eeuwse) landbouw en veeteelt, gestegen, zij het volgens Malthus eerder traag. De bevolkingstoename en de welvaart van de hogere klassen interpreteerde hij evenwel niet als het bewijs dat de 'beschaafde' landen aan het cyclische van de maatschappelijke evolutie waren ontsnapt. Hij wees op de grote kindersterfte en op de vertraagde of verstoorde lichamelijke ontwikkeling van kinderen in de lagere klassen. Ook verwees hij naar de groei van de grote steden, waar men niet naast de armoede kon kijken, en die het hoogste kindersterftecijfer kenden. Het meest overtuigende bewijs dat ook in Engeland een discrepantie tussen bevolking en bestaansmiddelen bestond, zag hij in de toename van de uitgaven aan de armen ter verbetering van hun situatie. Hij schreef: "Teneinde de veelvuldige noden van het gewone volk te verhelpen, werden de Engelse armenwetten aangenomen; maar te vrezen valt dat ze, hoewel ze de intensiteit van individuele tegenspoed een weinig verlicht kunnen hebben, een algemeen kwaad over een veel grotere oppervlakte verspreid hebben. Het is een onderwerp dat vaak in conversaties aangehaald wordt, en altijd vermeld wordt als een uiterst verrassende zaak dat, ondanks de enorme som die jaarlijks opgehaald wordt voor de armen van Engeland, er nog altijd zoveel ellende heerst onder hen. Sommigen menen dat het geld verdonkeremaand wordt, anderen dat de kerkvoogden en armenverzorger het overgrote deel ervan uitgeven aan diners. Allen zijn het erover eens dat het op een of andere manier zeer slecht georganiseerd moet zijn" (o.c., p. 37).

Dit soort opvattingen valt volgens Malthus echter buiten de kwestie. Stel, oppert hij, dat we alle armen genoeg geld schenken om voldoende voedsel te kunnen kopen. Zou dat iets aan de situatie verhelpen? Hij beantwoordt de vraag negatief, aangezien er onvoldoende voedsel is, waardoor de prijs ervan zou stijgen. De armen zouden met andere woorden na korte tijd opnieuw in armoede leven, ook al geeft men ze meer geld. Men zou kunnen tegenwerpen dat ook de produc-

tie zal stijgen, zodat de schaarste wordt opgeheven, wat inderdaad ten dele het geval kan zijn, aldus Malthus. Maar wanneer de armen over meer financiële middelen beschikken, zullen ze meer kinderen verwekken, waardoor opnieuw schaarste ontstaat.²⁰ Bovendien kan men verwachten dat de hoeveelheid geleverde arbeid daalt als we hun, door hun geld toe te stoppen, de indruk geven dat ze rijk zijn en dus niet meer hoeven te werken. Dat “...zou een sterke en onmiddellijke afremming van de productieve industrie veroorzaken, en op korte tijd zou niet alleen de natie armer zijn, maar de lagere klassen zouden er zelf veel ellendiger aan toe zijn dan wanneer ze slechts achttien pence per dag ontvingen [in plaats van een hoger bedrag]” (o.c., p. 38). De toestand van *individuen* kan uiteraard sterk veranderen: sommige rijken kunnen arm worden en omgekeerd, “...maar een deel van de maatschappij ervaart noodzakelijkerwijs moeite om te overleven, en die moeite zal vanzelf haar minst fortuinlijke leden te beurt vallen” (ibid., p. 37).

De armenwetten, waardoor de armen geld krijgen zonder ervoor te moeten werken, maken de situatie op twee manieren erger. Vooreerst doen ze het bevolkingsaantal stijgen zonder dat hieraan een voedseltoename gekoppeld is. Ze zorgen ervoor dat een arme kan trouwen en kinderen kan verwekken zonder de noodzakelijke middelen te bezitten om een gezin te onderhouden. Zijn gezin is eveneens arm en moet bijgevolg ook een beroep doen op steun. Hierdoor moet de hoeveelheid financiële steun verdeeld worden over steeds meer mensen, waardoor het systeem zichzelf uitholt. Ten tweede zorgen de armenwetten er ook voor dat degenen die willen werken deze bereidheid opgeven, aangezien de armsten meer krijgen dan de minder behoeftigen. Zo ontstaat een neerwaartse spiraal: de werkwillige armen werken niet en worden daardoor nog afhankelijker; als de rijken of de staat hen onderhouden, verwekken ze meer kinderen, die eveneens in gebrek zullen leven, waardoor de financiële steun verdeeld moet worden over steeds meer mensen. Malthus besluit dat: “een arbeider die huwt zonder in staat te zijn een gezin te onderhouden, in sommige opzichten als een vijand van al zijn medearbeiders beschouwd kan worden” (ibid., p. 40).

Niettemin schrijft hij dat al wat mensen verhindert te trouwen ongetwijfeld het menselijk geluk vermindert en daarom beter te vermijden is. Maar “...daar er door de wetten van de natuur een afremming van de populatie moet bestaan, is het beter haar af te remmen vanuit het besef van de moeilijkheden en de angst voor de armoede die een gezin wachten dan haar te stimuleren, alleen om daarna onderdrukt te

worden door gebrek en ziekte” (ibid., p. 41). Malthus richtte zich hiermee niet alleen tegen het utopisme van Condorcet en Godwin, maar ook tegen de optimistische stelling van de Engelse liberale filosoof Adam Smith dat de globale welvaart zal stijgen als de markt gedereguleerd wordt (*An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations*, 1776; zie *infra*).

Hoewel Malthus, zoals reeds aangestipt, enerzijds inging tegen de klassieke natuurtheologie, poogde hij anderzijds zijn opvattingen ermee te verzoenen. De slothoofdstukken van *An Essay on the Principle of Population* trachten uit te leggen waarom, ondanks Gods almacht en welwillendheid, de bevolkingsdruk “gedeeltelijke kwaden” veroorzaakt. Als newtoniaan veronderstelde hij dat de maatschappij, net als het fysische universum, gereguleerd wordt door wetten, die door God geschapen zijn met het oog op het menselijk welzijn. Dit gegeven strookt met de visie van Depew & Weber (1995) dat Darwins werk te begrijpen is als de logische uitkomst van de newtonisering van de biologie, dat wil zeggen een biologie die steeds meer beroep poogde te doen op onpersoonlijke en mechanische natuurwetten in plaats van op goddelijke interventies en doelmatigheden. Het maakt ook duidelijk dat Malthus’ natuurtheologie sterk verschilt van de vroegere versies. Tussenkoms van God in de loop van de geschiedenis zou belemmerend werken voor de economische, industriële en andere activiteiten van de mens. Daarom schiep God wetten die zowel de natuur als de maatschappij organiseren. Dat heeft als voordeel dat elk individu verplicht is, of zou moeten zijn, om zelf, door arbeid en door het gebruik van de rede, voor de welvaart van zichzelf en zijn gezin of familie te zorgen. Het nadeel is dat er steeds ellende zal bestaan, aangezien er altijd variatie opduikt in de menselijke conditie. Globaal zorgen deze verschillen echter, door de werking van Gods natuurwetten, voor de welvaart van het geheel.

Het is volgens Malthus onze plicht manieren te zoeken ter vermindering van ellende en armoede, maar dit zonder het globale systeem hierdoor te verzwakken. De armenwetten en het navolgen van de opvattingen van filosofen als Condorcet en Godwin, hoe edel ook de motivatie, acht hij niet de juiste manier. Het ultieme effect ervan is immers grotere armoede en de verzwakking van de hele maatschappij. Zelf vond hij zijn boek dan ook helemaal niet pessimistisch. De ontdekking van het populatieprincipe – de snellere stijging van de bevolking dan van het voedsel – kon integendeel zorgen voor de realisatie van Gods intentie, namelijk het verwerven van geluk door zoveel mogelijk mensen. Donald Winch levert hierop het volgende terechte

commentaar: “Paradoxaal genoeg (...), zorgen Malthus’ theologische engagementen voor een teleologie van de vooruitgang die functioneert als het religieuze equivalent van het seculiere vervolmaakbaarheidsdenken dat zijn *Essay* net wilde ondermijnen” (o.c., p. 35).

Darwins verwerking van Malthus’ *Essay* is complex. In de aantekenboekjes beschrijft hij de ontwikkeling van de gedachtegang die uiteindelijk leidde tot het principe van natuurlijke selectie, dat hij vervolgens uiteenzette in de *Essays* uit 1842 en 1844 en later in *Over het ontstaan van soorten*.²¹ De notitieboekjes bevatten tegenstrijdigheden, wat uiteraard niet verwonderlijk is, aangezien ze de meest intense periode uit Darwins intellectuele ontwikkeling weerspiegelen. Hij nam hypothesen aan, zocht materiaal ter ondersteuning, verwierp ze weer, construeerde andere, enzovoort. Een van de problemen bij de interpretatie van de aantekeningen is dat, naarmate zijn overtuiging van de juistheid van een veronderstelling groeide, die minder en minder besproken werd, maar wel een grote invloed uitoefende op de andere gedachten die hij neerschreef. Bovendien staat ondertussen vast dat er geen ‘cruciale dag’ voor de ontwikkeling van het principe van natuurlijke selectie was. Vóór zijn aantekeningen voor iedereen toegankelijk waren, was men genoodzaakt te aanvaarden wat Darwin hierover meldt in zijn autobiografie. Na zijn bewering Malthus “ter ontspanning” te lezen schrijft hij: “Aangezien ik door het langdurig waarnemen van de gewoonten van dieren en planten rijp was voor het begrijpen van de strijd om het bestaan die overal plaatsvindt, kwam het direct bij me op dat onder deze omstandigheden voordelige variaties bevaar en onvoordelige vernietigd zouden worden. Het gevolg daarvan zou de vorming van nieuwe soorten zijn. Welnu, hier was dan eindelijk een theorie waarmee ik aan de slag kon...” (pp. 116-117).

Grondig onderzoek van de notitieboekjes toont echter aan dat de realiteit er anders uitzag. Hij verwierf het inzicht in het principe van natuurlijke selectie niet plots, en niet uitsluitend dankzij Malthus. Niettemin speelde de lectuur van Malthus’ *Essay* een erg belangrijke rol in de ontwikkeling van zijn denken. Ze beïnvloedde de evolutie van zijn evolutionisme en, daarmee samenhangend, van zijn globaal natuur- en mensbeeld. Andermaal blijkt hier zijn originaliteit: hij haalde meer uit Malthus’ werk dan erin zat en smeedde diens ideeën met andere opvattingen samen tot een unieke synthese.

DE CRUCIALE STAP NAAR EVOLUTIE

Darwin concentreerde zich een tijdlang op de concurrentie tussen soorten onderling, maar later drong, zoals blijkt uit aantekenboekje E, het belangrijke besef door dat concurrentie zich ook, zelfs vooral, binnen een soort voordoet. De neiging tot groei van een soort of van een populatie veroorzaakt schaarste aan ruimte en voedsel, waardoor voortdurend concurrentie en strijd tussen de individuen van een populatie heerst. De cruciale stap bestond erin dit inzicht te combineren met wat zijn contacten met dieren- en plantentelers hem hadden geleerd. Hij wist dat zij kweekorganismen kiezen op basis van het al dan niet bezitten van bepaalde eigenschappen. Hij beseftte ook dat er blijkbaar steeds variatie bestaat tussen (gedomesticeerde) organismen onderling. Elke generatie opnieuw bekijken kwekers nauwgezet hun dieren; zij zien de onderlinge, soms heel minieme verschillen en maken hun keuze. Een aantal dieren mag zich voortplanten, alle andere zullen nooit een nageslacht verwekken.

Hij realiseerde zich dat variatie ook in de natuur optreedt. Mischien met kleinere verschillen dan tussen gedomesticeerde organismen onderling, maar er is wel degelijk steeds variatie. Ernst Mayr beschouwt dit als een van zijn belangrijkste inzichten. Hij schrijft: “De moderne mens is geneigd te vergeten dat in de periode voor Darwin vrijwel iedereen een essentialist was” (1982, p. 404). Zoals reeds eerder aangestipt, bestaat voor een essentialist de natuur uit ‘essentialia’ of ‘types’, die een weerspiegeling zijn van platonische, dimensieloze en zich buiten tijd en ruimte bevindende ‘vormen’, waarvan niet kan worden afgeweken. Onderlinge gelijkheid tussen organismen van dezelfde soort is de norm, variatie de uitzondering. Darwin keerde die opvatting om: variatie is de norm, en een groep organismen die sterk op elkaar lijken noemen we een soort. Over het ontstaan van variatie had hij geen klare ideeën, want hij miste het inzicht in het mechanisme van de erfelijkheid; zijn ‘pangenesistheorie’ die hij later zou ontwikkelen was fout (zie ook hoofdstuk drie).

In het licht van de ontwikkeling van zijn evolutietheorie moeten we het problematische van Darwins gebrek aan inzicht in het ontstaan van variatie echter niet overschatten. Zijn vaststelling dat er *altijd* variatie optreedt, waarop natuurlijke selectie kan inwerken, was op zich voldoende om aan de constantheid van soorten – door essentialisten ‘natuurlijke types’ genoemd – te twijfelen; inzicht in het mechanisme dat de variatie veroorzaakt, was hiervoor niet nodig. Vanwege de voortdurende concurrentie tussen organismen en vanwege hun on-

derlinge variatie moeten sommigen beter aan de omgeving aangepast zijn dan anderen, zo redeneerde hij verder. Die organismen zullen het beter doen dan de minder goed aangepasten en zullen bijgevolg meer kans tot reproductie hebben. Darwin zag in dat kleine verschillen cruciaal kunnen zijn: “In de strijd om het bestaan kan een zandkorreltje de balans doen omslaan” (notitieboekje E, p. 429). De wijze waarop de natuur ‘selecteert’ kunnen we vergelijken met de manier waarop kwekers dat doen. Alleen werkt natuurlijke selectie oneindig veel verfijnder dan kunstmatige selectie. Elk detail kan verschil maken in de natuur.

Het wetmatige karakter van Malthus’ inzichten moet Darwin sterk hebben aangesproken. Ik beschreef al hoe de newtoniaanse wetenschapsfilosofie van Herschel en Whewell hem beïnvloedde. Malthus gaf een newtoniaanse uiteenzetting over een thema dat niet tot de fysica behoort, maar dat misschien toch voldeed aan Herschels en Whewells definitie van goede wetenschap. Wellicht gold dat ook voor zijn eigen theorie, meende hij. Anders dan Malthus – en hieruit blijkt opnieuw zijn originaliteit – benadrukte hij het *creatieve* aspect van de voortdurende concurrentie en strijd in de natuur.²² De voortdurende eliminatie van niet-aangepaste organismen resulteerde volgens hem in iets positiefs.

Wellicht werkte hier de invloed door van de Schotse filosoof en econoom Adam Smith (1723–1790), wiens werk hij kende. Depew & Weber (1995) leggen sterk de nadruk op de rol van de politiek-economische theorievorming in de ‘newtonisering’ van Darwins denken. Hoewel Smiths invloed zich pas expliciet zou laten gelden in 1856, wil ik hier toch duidelijk maken wat Depew & Weber bedoelen.²³ Smith verlangde een economische theorie die even werkzaam zou zijn als Newtons fysica. Een poging daartoe ondernam hij in *An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations* (1776). Hij beschreef zelfzucht als zowel de drijvende kracht als de stabiliserende factor van economische activiteiten. Hiermee veroorzaakte hij een revolutie in de economie, te vergelijken met de copernicaanse omwenteling. Tot dan werd egoïsme steeds als negatief beschouwd en de markt speelde geen grote rol in de ordening van de maatschappij. Smith omschreef egoïsme als positief en plaatste de markt centraal, waarmee hij volgens Depew & Weber Newton in de economie introduceerde: “Het marktmechanisme, met zijn strenge wetten van vraag en aanbod, verhindert het uit eigenbelang handelende individu een te zelfverheerlijkende koers in te slaan. De markt versnelt inderdaad verhoudingsgewijs als de mogelijkheden tot winstgevendende handel zich aan het individu voor-

doen, net als in Newtons tweede wet. Maar als anderen vrij zijn uit dezelfde mogelijkheid munt te slaan, zullen aanbod, prijzen en lonen netjes weer afgeslankt worden tot ze in evenwicht zijn met de vraag. Net zoals stabiele planetenbanen ontstaan door een precair evenwicht tussen inertie en gravitatie, zal ook een vrije markt, die producenten en consumenten vrijelijk kunnen betreden en verlaten, stabiele patronen van productie, ruil en consumptie scheppen. Op die manier zal het economische domein gereguleerd worden door wetten analoog aan die van een newtoniaans systeem” (1995, p. 116).

Smith maakte ook duidelijk dat de rol die hij aan de economie toe-kende een politieke boodschap inhield. Depew & Weber drukken het zo uit: “Zeggen dat er zelfregulerende wetten bestaan die heersen over iets genaamd ‘economie’, betekende de tot dan onbekende idee helpen installeren dat de economie een relatief autonoom systeem in de maatschappij vormt, dat zou kunnen floreren door de bevrijding van politieke controle. Het betekende ook het verschaffen van vermetel advies aan de politieke autoriteiten: *laissez faire*, of ‘laat het met rust’. Als God niet moet tussenkomen in de sterren en planeten, moet de overheid dat evenmin in de economie. De natuurwetten van de economie zouden integendeel de kunstgrepen van het publieke beleid moeten onderrichten en beperken” (ibid., p. 116).

Dit denken oefende een grote invloed uit op Darwins algemene visie op de natuur. Net als de economie is de natuur, aan zichzelf overgelaten, een zelfregulerend systeem. Zoals de markt volgens Smith optimaliserend werkt – men verkrijgt de beste producten voor de laagste prijs –, zo werkt ook de natuur. Door de kracht van natuurlijke selectie, die inwerkt op variatie, past het leven zich op een optimaliserende manier aan de omgeving aan. Volgens Smith kan iemand winst maken als hij erin slaagt de voor hem geleverde arbeid efficiënter onder de arbeiders te verdelen dan zijn concurrenten. Het globale resultaat van die zelfregulerende economie is een maximale productie met een minimum aan arbeid en andere onkosten. Als de markt zijn eigen dynamiek kan volgen, zal er een evenwicht tussen vraag en aanbod ontstaan, wat zorgt voor meer welvaart voor iedereen, en bijgevolg voor een stabielere maatschappij. Depew & Weber schrijven hierover: “Welke grotere triomf van de Verlichting over het oude conservatisme kon er zijn dan de ontdekking dat het doel van staatsmanschap niet is schaarse te beheren, maar haar grenzen te doorbreken – en de verzekering dat iedereen rijker maken, in plaats van vruchteloos op deugdzzaamheid aan te dringen, de beste manier is om republikeinse, en zelfs democratische, regeringen eindelijk hun plekje in de zon te gunnen” (ibid., pp. 119–120).

PESSIMISME VERSUS OPTIMISME

Zoals we hebben gezien, kon Malthus het optimistische gedachtegoed over de overwinning van de schaarste niet delen. In Darwins werk, beïnvloed door het newtonisme van zowel Malthus als Smith, vinden we de tweespalt tussen optimisme en pessimisme terug. Aan de ene kant beschreef hij de natuur zoals Smith de economie: als zelfregulerend, strevend naar evenwicht en onderhevig aan diverse krachten. Aan de andere kant zag hij de malthusiaanse schaduwzijde ervan: de voortdurende concurrentie en onderlinge strijd tussen organismen, populaties en soorten – een noodzakelijke voorwaarde voor de dynamiek van de natuur. Zijn uitspraak dat ‘het hulpje van de duivel’ een dik boek zou kunnen schrijven over alle gruwelen in de natuur, drukt het besef van die donkere kant uit. Desmond & Moore schrijven dat onder invloed van Malthus voor Darwin – en dit in tegenstelling tot natuurtheologen als William Paley en naturalisten als Gilbert White – “...het gezicht van de natuur niet meer glimlachte; het keek dreigend naar een gladiatorenarena, bestrooid met de lichamen van de verliezers”, en dat “...in Darwins natuur de meerderheid sneuvelt, zodat een minderheid zich kan ontwikkelen” (o.c., p. 265). Ik vermeld hier ook Darwins vroegste uitspraak hieromtrent die ik heb kunnen vinden, in *Journal of Researches* (1839): “Op een dag zag ik een aalscholver spelen met een vis die hij gevangen had. Acht opeenvolgende keren liet de vogel zijn prooi gaan, dook er vervolgens achter en, hoewel in diep water, bracht hem telkens naar de oppervlakte. In de dieren tuin heb ik de otter een vis op dezelfde manier zien behandelen, ongeveer zoals een kat doet met een muis. Ik ken geen ander voorbeeld waarbij dame Natuur zo opzettelijk wreed lijkt” (p. 200).

Vooruitgang was voor Darwin dus niet de evidentie die ze was voor Adam Smith. Ook hierover bevatten de aantekenboekjes tegenstrijdigheden. Die ontstonden enerzijds door het progressisme (het geloof in de continue vooruitgang van de samenleving) van zijn toenmalige denken onder invloed van het algemene culturele klimaat, en anderzijds door de groeiende twijfel aan vooruitgang door zijn eigen evolutionisme. Over zijn ambigue uitlatingen ten aanzien van vooruitgang schrijft Bowler (1990) mijn inziens terecht: “We moeten niet pogen te pretenderen dat Darwin al de anti-progressistische implicaties die moderne biologen in zijn theorie lezen, ten volle waardeerde. Maar evenmin moeten we hem pogen af te schilderen als de zoveelste Victorianaanse progressist die de natuur als een extensie van de burgerlijke cultuur afbeeldt. Darwin is vandaag niet vergeten, terwijl progressisten als

Herbert Spencer dat wel zijn, omdat hij er (misschien onwillig) toe geleid werd een theorie te creëren die het potentieel had de waarden van zijn tijd te ondermijnen. Als Darwin een progressist was, was hij naar Victoriaanse maatstaven een heel vreemd progressist. Waar vele anderen evolutie als een noodzakelijk progressieve kracht beschouwden, beseftte hij dat vooruitgang hoogstens een algemeen statistische trend zou volgen” (pp. 86–87). Bowers stelling dat vele evolutionisten progressistisch bleven denken ondanks Darwins evolutietheorie (of zelfs aan de hand ervan) wordt goed geïllustreerd door het werk van Herbert Spencer (1802–1903) en dat van Ernst Haeckel (1834–1919) (zie kadertekst). Beiden waren evolutionisten, sterk beïnvloed door Darwin, maar beiden bleven evolutie als een progressief proces zien. Darwin had moeite met hun werk; vooral Spencer, een belangrijke inspiratiebron voor het latere sociaal-darwinisme, vond hij vrij duister.

MATERIALISME VERSUS GELOOF

Darwins materialisme in combinatie met zijn toenmalige geloof in een rationele God vormt een ander spanningsveld in de aantekeningen. Een interessant voorbeeld hiervan, dat eveneens zijn newtonianisme goed uitdrukt, is zijn volgende opmerking in aantekenboekje B, zoals steeds in telegramstijl genoteerd: “Astronomen zouden vroeger gezegd hebben dat God elke planeet beval te bewegen volgens haar specifieke lotsbestemming. – Op zelfde manier beveelt God elk dier geschapen met bepaalde vorm in bepaald land, maar wat een veel eenvoudiger, en sublieme macht laat aantrekkingskracht gelden volgens bepaalde wet zodat onvermijdelijk gevolg dieren worden geschapen, dan volgens vastliggende reproductiewetten, zo zullen hun nakomelingen zijn” (p. 195). Het bestaan van dieren en planten is met andere woorden niet het product van Gods interventie, evenmin als de dynamica van de planeten dat is. Alles komt voort uit de werking van “grootse wetten”. Het inzicht in die wetten “zou onze notie van de macht van de alwetende Schepper moeten verheffen” (Darwin, geciteerd door Desmond & Moore, 1991, p. 293). Dat deïstische standpunt liet hem toe het bestaan van het kwaad en het lijden toe te schrijven aan de natuur in plaats van aan God. Bovendien kreeg het kwade een positieve, ‘creatieve’ functie toebedeeld. Ik kom hierop terug, maar citeer ter illustratie nog de volgende zinsnede uit *Essay of 1844*: “We zien dat uit dood, hongersnood en de strijd om het bestaan het meest verheven doel dat we ons kunnen voorstellen, namelijk de

schepping van de hogere dieren, direct voortgekomen is” (p. 190).

Terzelfdertijd hield hij nog vast aan wat we nu ‘groepsselectie’ noemen. In *Principles of Geology* had Lyell geargumenteed dat een soort ernaar streeft zoveel nakomelingen te produceren als nodig om de populatie op peil te houden, een gedachte die Darwin overnam. Ook na de lectuur van Malthus’ *Essay* bleef hij gedeeltelijk aannemen dat soorten zelf hun reproductielimiet kunnen bepalen, ook al had Malthus aangetoond dat de toename van een populatie niet ‘van binnen-uit’, maar door externe factoren wordt geregeld. Later ontwikkelde hij een positie waarin het individuele organisme centraal staat, in plaats van de groep of de soort. Toch is hij altijd van de mogelijkheid van groepsselectie blijven uitgaan, ook al besepte hij uitstekend welke moeilijkheden dat oproept – een problematiek die ik uitwerk in hoofdstuk drie.

Twintigste-eeuwse auteurs hebben in de aantekenboekjes gezocht naar een consistente positie ten aanzien van vooruitgang en de rol van God. Wellicht is het vruchtbaarder te aanvaarden dat Darwin hier toen geen vastomlijnde opvattingen over had en bewust tegenstrijdige opinies besprak om, in afwachting van meer en beter feitenmateriaal, zijn denken onbevooroordeeld te houden. Vast staat wel dat hij zijn geloof in het christendom binnen de twee jaar na de terugkeer van de *Beagle* verloren had. Dat kwam vooral doordat hij een kritische houding tegenover de bijbel ontwikkelde. Hij begon in te zien dat het ontwerpargument, volgens hetwelk uit de natuur blijkt dat er een plan of ontwerp, getekend door een ‘meester-architect’ (God), aan ten grondslag ligt, onhoudbaar was of in elk geval niet noodzakelijk moest worden aangenomen ter verklaring van adaptaties. Toch vraagt ook dit om nuanceren. Ten gevolge van zijn evolutionisme verliet Darwin het natuurtheologische paradigma, maar hij behield op een gewijzigde, ‘ge-seculariseerde’ manier de relatie tussen God en adaptaties. Een van de bekendste passages uit notitieboekje D, die tevens zijn vroegste formulering van het principe van natuurlijke selectie bevat, kan dat illustreren: “Men kan zeggen dat er een kracht bestaat als honderdduizend wiggen die trachten elk soort adaptieve structuur in de kloven van de economie van de natuur te drijven, of die veeleer kloven vormen door er de zwakkere uit te duwen. De finale oorzaak van al dat geduw moet het sorteren van de juiste structuur & het aanpassen ervan aan verandering zijn” (pp. 375-376).

Natuurlijke selectie kan hier nog worden geïnterpreteerd als een door God gecreëerd natuurlijk mechanisme dat levende wezens de mogelijkheid geeft zich aan een veranderende omgeving aan te pas-

sen. In *Over het ontstaan van soorten* (1859) zou hij de wig-metafoor opnieuw formuleren, maar niet langer teleologisch gekleurd: “Het gezicht van de Natuur kan worden vergeleken met een meegevend oppervlak waarin tienduizend dicht opeengepakte, scherpe wiggen worden gedreven, met onophoudelijke slagen – het ene moment wordt de ene wig met meer kracht geraakt, en dan weer een andere” (p. 67). De aanwezigheid van God in het eerste citaat neemt evenwel niet weg dat zijn christelijk geloof zo goed als verdween tijdens de ‘cruciale jaren’. Later zou hij het christendom definitief afzweren, tenminste tegenover zichzelf.

Van 1842 tot het schrijven van *Over het ontstaan van soorten* en *De afstamming van de mens* werkte Darwin zijn tijdens die cruciale jaren opgedane ideeën verder uit. Deze periode, de inhoud van zijn twee belangrijkste boeken en een aantal van de discussies die hierover ontstonden, vormen de onderwerpen van de volgende hoofdstukken.

*Evolutie in actie: rankpotigen,
anti-idealisme en afscheid van
het christendom*

“Nog een woord over ‘ontworpen wetten’ en ‘niet-ontworpen resultaten’. Ik zie een vogel die ik als voedsel verlang, neem mijn geweer & dood hem, ik doe dit *ontworpen*. Een onschuldig en goed man staat onder een boom & wordt gedood door een bliksemflits. Geloof jij (en ik zou het echt graag weten) dat God die man *volgens een ontwerp* gedood heeft? Vele of de meeste mensen geloven dit; ik kan en doe dat niet. Als je dat gelooft, geloof je dan dat, wanneer een zwaluw een mug te pakken krijgt, God het zo ontwierp dat die specifieke zwaluw die bepaalde mug zou grijpen op dat specifieke moment? Ik geloof dat de man & de mug zich in dezelfde situatie bevinden. Als de dood van man noch mug ontworpen is, zie ik geen goede reden om te geloven dat hun geboorte of totstandkoming noodzakelijk ontworpen zou zijn. Toch, zoals ik eerder zei, kan ik er mezelf niet van overtuigen dat elektriciteit werkt, de boom groeit en de mens de meest verheven opvattingen nastreeft, slechts door een blinde, brute kracht.”

CHARLES DARWIN, brief van 3 juli 1860 aan Asa Gray, in *Correspondence*, volume 8, p. 275.

DE BEHOEDZAAMHEID VAN EEN WETENSCHAPPER

Ik wees er al op dat Darwins natuurvisie, zoals ze uit zijn notitieboekjes en *Essays* naar voren komt, drastisch verschilt van de natuurtheolo-

gische opvattingen. Ik maakte ook duidelijk dat zijn ideeën over evolutie, diversificatie, adaptatie en teleologie tijdens de ‘cruciale jaren’ nog niet vrij van tegenstrijdigheden waren. Darwin publiceerde zijn *Essay of 1844* niet. Vaak verklaart men dat door te verwijzen naar zijn angst voor de reactie van de publieke opinie, en ongetwijfeld schuilt hierin veel waarheid. Hij wist welke afwijzende reacties Lamarck had opgeroepen en hij kende de implicaties van zijn eigen theorie: de christelijke gemeenschap zou geschokt zijn door het materialisme en het impliciete atheïsme ervan – ook al kan de theorie, zoals ze is uitgewerkt in *Essay of 1844*, in zekere zin nog als een compromis tussen een statisch-creationistische en een dynamische natuurvisie worden beschouwd (zie Ospovat, 1981).

Bovendien publiceerde Robert Chambers in 1844 anoniem *Vestiges of the Natural History of Creation and other Evolutionary Writings*, en het daarin ontwikkelde evolutionisme lokte heftige en zeer negatieve reacties uit.¹ Darwin begreep dat de tijd niet rijp was voor de publieke bekendmaking van zijn theorie, ook al wist hij dat die superieur was aan die van onder meer Lamarck en Chambers. Als het evolutionisme ‘in de lucht hing’ – wat Darwin overigens in zijn autobiografie betwijfelt – de maatschappelijke aanvaarding ervan deed dat allerm minst.

Maar wat belangrijker is dan dit alles: hij beseftte dat zijn theorie – in de versies van 1842 en 1844 – fouten en tekortkomingen bevatte, waardoor hij het risico liep door de wetenschappelijke gemeenschap, op zich al overwegend anti-evolutionair, te worden ‘verstoten’. Zijn moeizaam verworven status als respectabel wetenschapper en zijn wijdverbreid communicatienetwerk zouden in één klap in elkaar kunnen storten, tenzij hij zijn theorie zo sterk zou maken dat ze alle kritiek zou kunnen doorstaan. Janet Browne vat de situatie samen: “Hij schrok er niet zozeer uit angst of besluiteloosheid voor terug om zijn evolutionair essay te publiceren, hoewel dat in de verhitte *Vestiges*-atmosfeer ongetwijfeld een rol speelde, maar wel vanuit een veel sterkere zin voor *wetenschappelijke voorzichtigheid*. Zijn theorie was onvolgende gedocumenteerd, dacht hij wanhopig; ze was nog niet klaar. Behoedzaam wilde hij niets aan het toeval overlaten” (1995, p. 475).

Nog niet gehinderd door het ‘publiceer of verdwij’n-syndroom, noch door de noodzaak zijn naam in de *citation index* te vereeuwigen, stelde hij de publicatie van zijn evolutietheorie zeventien jaar uit. Toch had hij vóór 1844 al een groot aantal publicaties op zijn naam. Naast de boeken die voortkwamen uit de tijdens zijn reis verzamelde informatie liet hij ook 25 wetenschappelijke artikelen verschijnen. Het ontstaan en de afwerking van nagenoeg al zijn boeken was een proces van

lange adem. Zo verscheen *Insectivorous Plants* (1875, volume 24 van het verzameld werk) pas zestien jaar na zijn eerste wetenschappelijke waarnemingen van insectenetende planten.² In zijn autobiografie schrijft hij: “Zoals bij mijn andere boeken is deze vertraging van groot voordeel geweest, want na een lange tussenperiode kan men zijn eigen werk bijna even kritisch beoordelen als het werk van iemand anders” (p. 129).

Het schrijven van de ongepubliceerde aantekenboekjes en *Essays*, zijn slechter wordende gezondheidstoestand en de psychologische stress die zijn evolutietheorie-in-wording hem bezorgde, hadden Darwin uitgeput. Hij kon niet meteen de energie opbrengen om zijn *Essay* te herwerken en voor publicatie klaar te stomen. Bovenal wist hij dat hij veel meer informatie en kennis nodig had voor het uitwerken van zijn evolutietheorie.

De geoloog Adam Sedgwick had een hatelijke en vernietigende kritiek op Chambers' *Vestiges* geschreven, waarin hij de anonieme auteur ervan beschuldigde niets af te weten van embryologie, fysiologie, anatomie en classificatie. In 1845 publiceerde Chambers, opnieuw anoniem, een reactie op zijn critici (*Explanations: A Sequel to the Vestiges of the Natural History of Creation*, opgenomen in Chambers, 1994). Over Sedgwick's kritiek schreef Darwin aan zijn vriend Joseph Hooker dat “Sedgwick zich zou moeten schamen over de toon [van de tekst], maar niet over de feiten” (brief van 10 februari 1846). Wat de feiten betreft had Sedgwick het inderdaad bij het rechte eind, en Darwin zag in dat een deel van dezelfde kritiek evenzeer op hem zelf toepasbaar was. Bovendien liet ook Hooker hem, zij het onbedoeld, verstaan dat hij de analyse van het ‘soortenprobleem’ – de vraag naar het ontstaan van soorten – door iemand zonder feitelijke expertise niet ernstig kon nemen. Met die uitspraak reageerde Hooker op *De l'espèce dans les corps organisés* (1844) van de Franse botanist Frédéric Gérard, maar Darwin interpreteerde het als een hint aan zijn adres. Op 10 september 1845 schreef hij aan Hooker, die min of meer op de hoogte was van zijn evolutionaire speculaties, maar die *Essay of 1844* pas begin 1847 zou lezen: “Hoe pijnlijk waar (voor mij) is jouw opmerking dat niemand die niet minutieus vele soorten beschreven heeft, nauwelijks het recht heeft het soortenprobleem te onderzoeken. (...) Mijn enige troost (daar ik het onderwerp wil aanpakken) is dat ik in verschillende takken van de Natuurlijke Geschiedenis geliefhebber heb & dat bekwaame mensen mijn [tijdens de reis met de *Beagle* verzamelde] soorten hebben gesorteerd & dat ik iets afweet van geologie (een onontbeerlijke combinatie) & hoewel ik meer schoppen dan geld zal krijgen, zal

ik ten dienste van het leven mijn werk betrachten. – Lamarck is het enige afwijkende voorbeeld dat ik ken van een nauwgezet beschrijver van soorten, in elk geval wat ongewervelden betreft, die niet in permanente soorten gelooft, maar in zijn absurde, hoewel schrandere werk heeft hij het onderwerp kwaad berokkend, net zoals *Mr. Vestiges*, en net zoals (zullen een paar toekomstige, ongedisciplineerde naturalisten met gelijksoortige speculaties misschien zeggen) Mr. D.–”

RANKPOTIGEN

Darwin kwam tot een onvermijdelijke conclusie: hij zou veldwerk moeten doen alvorens zijn (herwerkte) evolutietheorie bekend te maken. In oktober 1846 startte hij een onderzoek naar rankpotigen (*Cirripedia*, waaronder zeepokken, eendenmosselen en walvispokken; algemene Engelse benaming: *Barnacles*) dat acht jaar zou duren. Rankpotigen zijn een subklasse van de aquatische *Crustacea* (schaaldieren), maar bewegen zich, in tegenstelling tot de meeste andere leden van deze klasse, niet vrij – hoewel sommige soorten zich vasthechten aan bewegende diersoorten. Dat maakte ze tot een ideaal studieobject; hij kon ze thuis, in alle rust, bestuderen. Bovendien was er niet veel over bekend. Tot in de jaren twintig van de negentiende eeuw werd aangenomen dat het weekdieren zijn, verwant met mosselen en slakken. Een legerarts, John Thompson, toonde in 1830 op basis van de vrij zwemmende larven aan dat ze in werkelijkheid tot de schaaldieren behoren en dus verwant zijn aan kreeften en krabben (Desmond & Moore, 1991, p. 341).

Tijdens het begin van zijn onderzoek woonde hij een lezing bij van Louis Agassiz (zie kadertekst), waarbij deze een volledige studie van de rankpotigen “een groot desideratum” noemde (Browne, 1995, p. 476). Darwin nam zich voor om een zo uitputtend mogelijke studie te maken. Zo wilde hij tegemoetkomen aan Hookers opvatting dat iedereen die het soortenprobleem wilde aanpakken met kennis van zaken moet kunnen spreken. “Rankpotigen zouden voor zijn geloofsbrieven zorgen”, schrijven Desmond & Moore; “Een grondige studie van alle variëteiten van rankpotigen zou hem in een imponerende positie kunnen plaatsen in de discussie over natuurlijke selectie” (1991, p. 341). Hij vroeg exemplaren aan correspondenten van overal ter wereld en slaagde er zelfs in de hele collectie *Cirripedia* aan het *British Museum* te ontfutselen. Browne schrijft hierover: “Darwin wilde veel meer dan spaarzame toegang tot de monsters. Hij wilde ze in zijn huis in Kent

Herbert Spencer en Ernst Haeckel

De Engelse socioloog en filosoof Herbert Spencer (1820-1903) was een van de meest invloedrijke denkers van de Victoriaanse tijd. Hij publiceerde omvangrijke werken over sociologie, psychologie, moraal en biologie, trachtte aan te tonen dat wetenschap superieur is aan religie en was een pleitbezorger van het individualisme en de liberale economie. Hij ontwikkelde een evolutionaire opvatting over het leven, geïnspireerd door Lamarck, die hij publiceerde vóór Darwin. Na de publicatie van Darwins *Over het ontstaan van soorten* combineerde Spencer Lamarcks ideeën met die van Darwin. Dit resulteerde in een evolutietheorie die, anders dan die van Darwin, gekenmerkt wordt door de gedachte dat vooruitgang inherent is aan evolutie, dankzij de concurrentie tussen organismen onderling. Spencer introduceerde de uitdrukking *survival of the fittest*, die volgens hem ook van toepassing was op de menselijke maatschappij. Concurrentie tussen bijvoorbeeld de meest ‘fitte’ ondernemingen zou ertoe leiden dat ondernemingen die niet zijn aangepast worden geëlimineerd, wat volgens Spencer op lange termijn een positief effect heeft voor de hele maatschappij. Spencer wordt beschouwd als een vroege exponent en inspiratiebron van het sociaal-darwinisme, maar het is niet onbelangrijk om erop te wijzen dat de kern van zijn opvatting terzake niet van Darwin maar van Lamarck afkomstig is. Spencer dacht namelijk dat dankzij de concurrentie tussen organismen onderling – inclusief mensen – aanpassingen noodzakelijk worden. Organismen passen zich tijdens hun leven aan de competitieve omstandigheden aan, waarna ze de verworven eigenschappen doorgeven aan hun nakomelingen. Toegepast op de maatschappij betekent dit dat mensen, instellingen, ondernemingen, enzovoort, volgens Spencer competitief met elkaar moeten omgaan om aanpassingen te doen ontstaan, die dan erfelijk kunnen worden doorgegeven. Het is dan ook strikt genomen niet correct om het in deze context over sociaal-darwinisme te hebben; een betere term is sociaal-lamarckisme.

De Duitse bioloog Ernst Haeckel (1834-1919) is eveneens een evolutionist die, zoals Spencer maar anders dan Darwin, dacht dat evolutie gepaard gaat met vooruitgang. Haeckel las Darwins *Over het ontstaan van soorten* kort nadat het was gepubliceerd en aanvaardde de theorieën die erin worden ontwikkeld nagenoeg onmiddellijk. Hij trachtte ze te

verspreiden in verschillende publicaties, maar vermengde gaandeweg zijn eigen opvattingen met die van Darwin. Net als Spencer viel hij terug op de gedachte dat verworven eigenschappen erfelijk kunnen worden doorgegeven en dat competitieve evolutie vooruitgang impliceert. De mens, aldus Haeckel, was de hoogste, meest ontwikkelde levensvorm die tot dan toe was ontstaan, een opvatting waarvan Darwin begreep dat ze geenszins uit zijn evolutietheorie viel af te leiden. Tot op heden wordt, ten onrechte, vaak 'progressistisch' nagedacht over evolutie, als gevolg van het werk van auteurs als Spencer en Haeckel. Een uitvoerige studie over de notie vooruitgang in relatie tot de evolutiebiologie is Ruse (1996).

hebben. Hij wilde ze dissecteren, ze daarbij misschien nutteloos makend voor verder onderzoek. Hij wilde ze allemaal. Kortom, hij hoopte op de exclusieve controle over de unieke nationale collectie van het museum. Dat hij erin slaagde die te verkrijgen (...) geeft aan hoe invloedrijk hij in Engelse intellectuele kringen was geworden" (1995, p. 477).

De immens rijke schelpenverzamelaar Hugh Cuming (1791-1865) schonk hem zijn hele collectie schelpen, vele tienduizenden exemplaren, en drong net als anderen aan op een volledig wetenschappelijk overzicht. Cuming had overal ter wereld schelpdieren vergaard, waarbij hij soms de allerlaatste levende exemplaren met zich meenam – "ten minste één soort stierf uit nadat hij voorbijgekomen was", merken Desmond & Moore op (o.c., p. 342). Het verzamelen van organismen, levend of als fossiel, was ondertussen *big business* geworden. Voor zeldzame exemplaren telde men vaak fortuinen neer. 'Specimenjagers' organiseerden zich professioneel en roofden dikwijls de laatste in het wild levende planten of dieren (in het bijzonder geldt dit voor de 'orchideeënjagers', zie onder meer Musgrave, T., Gardner, C., & Musgrave, W., *The Plant Hunters*, 1998; Orlean, S., *The Orchid Thief*, 1998 en Hansen, E., *Orchid Fever*, 2000).

In de loop der jaren raakte Darwin zo verdiept in zijn studie dat de aanwezigheid van rankpotigen ten huize Darwin tot de normaalste zaak van de wereld ging behoren – tenminste voor de Darwins zelf. Een van zijn kinderen vroeg aan een vriendje: "Waar houdt jouw vader zijn zeepokken?", in de veronderstelling verkerend dat elke vol-

wassene zeepokken bestudeert (Browne, o.c., p. 473). Schrijver Edward Bulwer-Lytton (1803-1873) beschreef in zijn roman *What Will He Do with It?* (1858) een zekere professor Long, die zich jarenlang geobsedeerd met de studie van zeeslakken inlaat en die hierover ook twee dikke boeken publiceert. Niemand, ook Darwin niet, twijfelde eraan dat professor Long een karikatuur van Darwin voorstelde.

NATUURLIJKE VARIATIE EN DIVERGENTIE

Het onderzoek naar rankpotigen maakte verschillende zaken duidelijk, onder meer dat natuurlijke selectie niet vooruitziet: alles wat geselecteerd wordt, moet *op het moment van selectie* nuttig zijn voor het organisme zelf. Hierdoor beseft Darwin de betwistbaarheid van zijn teleologische speculaties in de aantekenboekjes en gedeeltelijk nog in de *Essays*. Als het mechanisme van natuurlijke selectie op die manier in elkaar steekt, werkt het niet voor of omwille van het ‘goed’ van de soort. Een algemeen doel kon er niet langer aan worden toegeschreven. Toch aanvaardde hij deze consequentie niet onmiddellijk. Verder verzekerde het onderzoek hem dat in de natuur voortdurend en massaal variatie optreedt, wat zijn ‘populatiedenken’ verstevigde en hem bevestigde dat ook in de natuur aan de voornaamste voorwaarde voor natuurlijke selectie is voldaan. In een brief aan Hooker van 13 juni 1850 drukt hij zijn ontdekking van het bestaan van natuurlijke variatie als volgt uit: “Ik ben getroffen (...) door de lichte veranderlijkheid van elk deel bij elke soort: wanneer hetzelfde orgaan bij vele dieren nauwgezet vergeleken wordt, stel ik altijd een lichte veranderlijkheid vast, & bijgevolg dat de diagnose van soorten die slechts vage verschillen vertonen altijd gevaarlijk is (...). Systematische arbeid zou gemakkelijk zijn, ware het niet voor die verwarde variatie, die nochtans aangenaam is voor de speculatieve beschouwer in me, maar ergerlijk is voor mij als systematicus.”

In zijn *Essay of 1844* zocht hij nog naar externe factoren als oorzaak van variatie. Nu begreep hij dat die een natuurlijk, altijd weer optredend gevolg is van reproductie. In de brief aan Hooker heeft hij het over “verwarde variatie”, maar gaandeweg zal hij het immense belang ervan voor natuurlijke selectie en bijgevolg voor zijn evolutietheorie beseffen.

Door die inzichten belandde hij bij de divergentieproblematiek. Zijn rankpotigen toonden aan dat er niet alleen variatie is tussen de individuele organismen onderling, maar ook dat er een grote diversi-

teit aan soorten bestaat binnen dezelfde groep. De vraag was: waarom? In *Essay of 1844* had hij voornamelijk naar geografische isolatie verwezen ter verklaring van speciatie of soortvorming. Hij realiseerde zich ondertussen dat dit niet volstond. Zijn oplossing, het 'divergentieprincipe', wierp ook nieuw licht op de werkwijze van natuurlijke selectie. Voordien nam hij aan dat selectie vooral werkzaam is bij veranderende omgevingsomstandigheden. Door de rankpotigen beseftte hij dat ook ecologische factoren, in het bijzonder de concurrentie om bestaansmiddelen, tot een diversiteitstoename kunnen leiden. Later realiseerde hij zich de verwantschap tussen deze idee en Adam Smiths nadruk op het belang van arbeidsverdeling. Volgens Smith wordt arbeid productiever door het arbeidsproces op te delen, zodat arbeiders zich kunnen specialiseren. Net als hij met Malthus' *Essay* had gedaan, legde Darwin ook hier de link met de natuur: "Hij zag in dat een gegeven stuk land meer leven zou onderhouden indien de bewoners gespecialiseerd waren om de beschikbare grondstoffen op verschillende manieren te exploiteren" (Bowler, 1996, p. 104). Het moet benadrukt worden dat Darwin die idee eerst op biologisch-theoretische en empirische grondslagen ontwikkelde; het verband met Smiths 'arbeidsverdeling' kwam pas later bij hem op. In zijn studie *Darwin's Principle of Divergence as Internal Dialogue* (in Kohn, ed., 1985) komt David Kohn tot de conclusie dat het divergentieprincipe een zeer persoonlijke idee van Darwin is. Hiermee gaat hij in tegen auteurs die beweren dat Darwin ander wetenschappelijk werk 'slechts' synthetiseerde of die menen dat hij uitsluitend de socio-economische waarden van zijn tijd op de natuur projecteerde. Die discussies zijn analoog aan het geredetwist over zijn verwerking van Malthus' *Essay*.

In dezelfde studie legt Kohn de structuur van het divergentieprincipe als volgt uit. Ten eerste is er de reeds vermelde 'ecologische arbeidsverdeling'. Een ecosysteem kan een groter aantal organismen dragen als die gespecialiseerd zijn. Specialisatie biedt bijgevolg een adaptief voordeel, waardoor natuurlijke selectie gespecialiseerde organismen bevoordeelt. Ten tweede ontstaan nieuwe variëteiten 'sympatrisch', wat wil zeggen dat ouders en nakomelingen op dezelfde plaats leven. Variëteiten – die zich volgens Darwin tot afzonderlijke soorten kunnen ontwikkelen – ontstaan bijgevolg door selectie van specialisaties die in staat zijn om kruising tussen organismen van de 'moedersoort' en van de variëteit te voorkomen. Over sympatrische speciatie heerst tot op heden discussie. Wellicht een meerderheid van de moderne biologen ziet een vorm van geografische isolatie meestal als een voorwaarde om te verhinderen dat seksueel reproducerende popula-

ties onderling kruisen. Zonder die isolatie is volgens deze critici van sympatrische evolutie onderlinge kruising van twee min of meer verschillende populaties in de regel onvermijdelijk. Daardoor verdwijnen de adaptieve eigenschappen (de specialisaties) weer en treedt er geen vertakking op (zie Mayr, E., *Sympatric Speciation*, in Mayr, 1976, pp. 144-175). Hedendaagse biologen die in de mogelijkheid van sympatrische speciatie geloven, verwijzen hiervoor onder meer naar genetisch geïnduceerde isolatiemechanismen zoals fysiologische en gedragsverschillen, bijvoorbeeld paringsrituelen. Mijn bespreking in hoofdstuk drie, van seksuele selectie en het meningsverschil daarover tussen Darwin en Wallace, sluit bij dit probleem aan.

HEMELHAKEN EN KRANEN

Darwin bestudeerde rankpotigen in eerste instantie om zijn sporen als praktijkbioloog te verdienen, in functie van het bekendmaken van zijn evolutietheorie. In de loop van zijn onderzoek deed hij evenwel enkele fascinerende vaststellingen, waardoor de studie langer duurde dan gepland. Ik wees al op zijn inzicht dat variatie blijkbaar alomtegenwoordig is. Er is echter meer, namelijk wat Michael Ghiselin "*de darwinistische revolutie in de comparatieve anatomie*" noemde (1969, p. 109).³

Goethe bedacht de term 'morfologie' voor de studie van de 'arche-typen', of de aan diverse organismen ten grondslag liggende 'patronen' of 'blauwdrukken'. Zijn opvatting verwoordde het voorheen onuitgesproken idee, in wat sindsdien de *morfologie* heet, dat er in de natuur een 'eenheid van plan' bestaat. Die idee ontstond echter niet op basis van overtuigende feiten, integendeel. E.S. Russell drukt het in zijn geschiedenis van de morfologie, die tot op vandaag als het beste werk hierover geldt, als volgt uit: "De idee [van de eenheid van plan] was niet gebaseerd op de feiten, maar de feiten werden geïnterpreteerd en zelfs gezocht in het licht van de idee" (1916, 1982, p. 46). Goethes hoofdinteresse ging niet uit naar de "*Gestalt*" of "*vaste vorm*", maar naar "*Bildung*" of "*vormverandering*" (Russell, o.c., p. 49). Hij meende dat de ontwikkeling van het leven in het algemeen en van individuele organismen geleid wordt door een "*bildende Kraft*" of "*Bildungstrieb*" die de 'idee' van het leven en van organismen bewerkstelligt. "In Goethes visie streven levende wezens ernaar een idee te belichamen", schrijft Russell (*ibid.*, p. 50).

De idealisten (of platonisten of essentialisten) zochten naar de weerspiegeling van de 'ideale vormen' in de morfologie van verschil-

lende soorten en organismen. Vanuit evolutionair (of ‘populatiedenkend’) perspectief wordt dat zinloos. Er bestaan immers geen ‘platonische vormen’; bijgevolg kunnen ze nergens in worden weerspiegeld. In de woorden van de Amerikaanse filosoof Daniel Dennett (1995): de idealistische morfologie nam het bestaan van ‘hemelhaken’ aan; de darwinistische zal alleen ‘kranen’ aanvaarden. Hemelhaken zijn volgens Dennett miraculeuze entiteiten die op wetenschappelijk onaanvaardbare of in elk geval onverklaarbare wijze bepaalde evolutionaire feiten zouden tweebrengen, bijvoorbeeld de mens, bewustzijn, intelligentie, taal of het vermogen tot het ontwikkelen van cultuur. Kranen daarentegen zijn door de wetenschap gekende middelen die diezelfde feiten kunnen verklaren.

Morfologische gelijkenissen tussen organismen drukken volgens een idealist een ‘essentiële gelijkaardigheid’ uit; ze komen voort uit het feit dat beide organismen dezelfde essentie vertegenwoordigen. De vraag is uiteraard waarop die gelijkenissen betrekking hebben. Het volstaat niet om te beweren dat organismen of hun bouwplannen gelijk zijn; er moet ook worden uitgelegd waarin ze precies gelijk of gelijkaardig zijn. De darwinistische revolutie in de comparatieve anatomie hield in dat datgene waarover de idealisten in termen van archetypen (hemelhaken) dachten, nu verklaard werd als een gevolg van een evolutionair proces (kranen).

Philip Rehbock maakt in *The Philosophical Naturalists* (1983) duidelijk dat de Britse filosofische ‘naturalisten’ (dat wil zeggen idealisten of transcendentalisten), geïnspireerd door onder meer Plato, Kant, Goethe, de Duitse natuurfilosofen en Coleridge, zochten naar de platonisch-idealistische a priori bouwplannen waarop organismen de ‘natuurlijke’ variaties vormen. De voornaamste Britse auteurs in dit verband zijn Robert Knox en William Sharp MacLeay. Ik wil in wat volgt evenwel dieper ingaan op de belangrijkste figuren met betrekking tot de darwinistische revolutie in de (idealistische) comparatieve anatomie en de evolutionaire systematiek, met name Edward Forbes en Richard Owen.

EEN GOD MET IDEEËN EN EEN GOD ALS ARCHITECT

Edward Forbes (1815-1854) was een van de grote figuren van de natuurlijke geschiedenis in de jaren veertig en de vroege jaren vijftig van de negentiende eeuw. Hij was zowel dierkundige, botanist als paleon-

toloog en doceerde vanaf 1842 botanie in *King's College*, Londen. Vanaf 1844 werkte hij als paleontoloog aan de *Geological Survey* en in 1854, het jaar van zijn dood, werd hij professor natuurlijke geschiedenis te Edinburgh. Dat hij nu zo goed als vergeten is, is volgens Rehbock slechts te wijten aan zijn voortijdige dood, op negenendertigjarige leeftijd. Forbes kreeg les van Robert Knox, en diens uiteenzettingen over het transcendentalisme van onder meer de Franse bioloog Geofroy Saint-Hilaire veroorzaakten bij hem een “levenslange fascinatie voor de mogelijkheid dat abstracte patronen de manifestatie van natuurlijke fenomenen regeren” (Rehbock, 1983, p. 69). In 1836 verbleef Forbes een tijd in Parijs om er de lessen van de bejaarde Saint-Hilaire bij te wonen. In de jaren 1840-1841 gaf hij enkele lezingen waarin hij zijn ideeën uiteenzette. Alleen al de titels ervan – bijvoorbeeld *Metaphysical Natural History Systems* – verwijzen naar zijn idealistische opvattingen.

In 1844 verzorgde hij voor de *British Association* een lezing over de morfologische metamorfose van planten. Daarbij interpreteerde hij “...het fenomeen van de morfologische verandering als een aanpassing aan een vooropgezet, geometrisch geïdealiseerd patroon” (Rehbock, o.c., p. 70). Een van de luisteraars was Richard Owen, die zeer onder de indruk kwam van Forbes' transcendentalisme en er zich lovend over uitliet. Volgens Forbes is het *genus* het belangrijkste niveau in de levende natuur. Als een individueel organisme verdwijnt, kan het nooit meer terugkeren. Hetzelfde geldt, aldus Forbes, voor een soort: eens uitgestorven is ze voorgoed verdwenen. Het *genus* daarentegen is eeuwig. Het kan niet zonder meer voorgesteld worden als een verzameling aan elkaar verwante soorten. Rehbock schrijft hierover, Forbes citerend: “Het genus was volgens Forbes een door God gecreëerde abstractie, ‘een op de natuur gestempelde idee, niet willekeurig afhankelijk van de menselijke concepties’. Alle soorten van een bepaald genus waren de gedeeltelijke, wereldlijke representaties van een goddelijke idee. Forbes' concept van het genus was dus zeer platonisch: zijn algemene ideeën zijn Plato's ideale vormen, waarvan alle waarneembare manifestaties slechts imperfecte kopieën zijn” (ibid., p. 73).

Richard Owen (1804-1892) studeerde ook bij Robert Knox, die hem eveneens inwijdde in het werk van de Franse idealisten. Owen werd in 1827 assistent-conservator van het *Hunterian Museum, Royal College of Surgeons*. Van 1836 tot 1856 was hij *Hunterian professor* en van 1856 tot 1884 hoofdopzichter van de *Natural History Departments* in het *British Museum*.⁴ Anders dan Forbes evenwel, die de idealist Geofroy Saint-Hilaire leerde kennen, zocht Owen contact met de Franse

catastrofistische bioloog George Cuvier. Cuviers invloed op Owen werd volgens Rehbock “...geëvenaard, indien niet overtroffen, door de transcendentale ‘anatomische filosofie’ van Geoffroy en de Natuurfilosofen” (o.c., p. 76). Owen meende dat de natuur een ‘eenheid van organisatie’ vertoont. Met betrekking tot ongewervelden dacht hij, een suggestie van Von Baer volgend, dat de eenheid slechts waarneembaar is in de vroege stadia van de embryonale ontwikkeling.⁵ Volgens Owen bestond er “...eenheid in de kiemen van individuen van verschillende klassen, als ze alle op de ‘protozoale Monade’ lijken; maar met de groei kwam divergentie en dissimilariteit” (ibid., p. 77).

Belangrijk is het voor het eerst door Owen gebruikte onderscheid tussen *analogie* en *homologie*. Ik citeer Rehbock om Owens omschrijving van de termen te verduidelijken: “Analoge structuren zijn organen van verschillende soorten die een gelijkaardige functie uitoefenen, maar een verschillende vorm of embryologische oorsprong kunnen hebben – bijvoorbeeld het been van een menselijk wezen en de poot van een krab. Homologe structuren daarentegen zijn organen die identiek of gelijkaardig zijn van vorm, die een gelijkaardige embryonale oorsprong hebben en dezelfde plaats en verbindingen in verhouding tot andere delen bezitten, maar die kunnen verschillen in functie; de menselijke arm en de vleugel van de vleermuis zijn aldus homoloog’ (o.c., p. 78). De meest compacte definitie van de term *homoloog* die Owen zelf geeft luidt: “hetzelfde orgaan in verschillende dieren in elke variëteit van vorm en functie” (geciteerd in Donoghue, 1994, p. 170). Verhelderend is ook Rupke: “Om het verschil [tussen analoog en homoloog] te demonstreren haalde Owen vaak het voorbeeld aan van een kleine hagedis, het ‘vliegende’ reptiel *Draco volans*, waarvan vijf paar ribben significant verlengd zijn ter ondersteuning van een membraan dat uitgespreid kan worden tot een zweeforgaan. De voorpoten van de kleine draak zijn homoloog aan de vleugels van een vogel, terwijl zijn ‘parachute’ daar analoog aan is, maar homoloog is aan ribben. Omgekeerd is de borstvin van de vliegende vis niet alleen analoog aan de vleugel van een vogel, maar is er, anders dan het zweeforgaan van de vliegende draak, ook homoloog aan” (1994, p. 164).

Owen concentreerde zich zowel op vorm als op functie en probeerde zo een verzoening tussen de transcendentalistische morfologie en de natuurtheologie te bewerkstelligen. Hij beschouwde zowel functionele adaptaties als morfologische archetypen als bewijzen voor het bestaan van een goddelijk ontwerp. Zijn leermeester Knox kon zich niet verzoenen met de verwijzing naar functies om vormen te verklaren. Knox vond overigens ook de teleologische argumentatie

van de *Bridgewater Treatises* volkomen foutief. De transcendentalistische benadering, met haar klemtoon op platonische vormen, was volgens hem de juiste manier ter beschrijving van het leven. Desondanks hield Owen vast aan het gemeenschappelijke belang van vorm en functie, waardoor hij het Duitse en Franse idealisme enerzijds en de Britse natuurtheologie anderzijds in zijn werk verenigde.⁶

In het van het natuurtheologisch gedachtegoed doordrongen Groot-Brittannië werd Owen vooral als de vertegenwoordiger van het – voornamelijk Duitse – idealisme in de biologie beschouwd. De publicatie van zijn belangrijkste werk hierover, *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton* (1848),⁷ bevestigde zijn idealistische reputatie. Owen verzamelde hierin bewijsmateriaal voor het ‘eenheidsplan’ in de natuur en in het bijzonder voor het bestaan van een archetype waarop alle gewervelden volgens hem een variatie vormen. Verder nam hij ook Lorenz Okens idee over dat levensvormen ontstaan uit een conflict tussen enerzijds ‘een polariserende kracht’, waaruit eenheid en herhaling voortkomt, en anderzijds ‘een organiserend principe’ dat resulteert in diversiteit en teleologische adaptaties.⁸ Elk organisme is volgens hem dan ook “het resultaat van zowel formele als finale oorzaken” (Rehbock, o.c., p. 81).

Owen bleef in de jaren veertig en vijftig naar homologieën zoeken, die hij dan als bewijsmateriaal voor het bestaan van platonische archetypen naar voren bracht. In zijn *Presidential Address to the British Association* (1858) refereerde hij aan de tekst die Wallace en Darwin kort daarvoor hadden gepresenteerd voor de *Linnean Society* (zie *infra*). Dit is ironisch, aangezien, zoals Rehbock opmerkt, “binnen enkele luttele jaren de darwinistische theorie een volkomen andere interpretatie van de formele overeenkomsten tussen organismen zou leveren, het programma van de filosofische anatomen ontkrachtend” (o.c., p. 86). Zoals reeds aangestipt, hield de darwinistische revolutie in de anatomie kort samengevat in dat ‘archetypen’ niets meer zijn dan consequenties van evolutionaire processen uit het verleden. Michael Donoghue drukt het als volgt uit met betrekking tot het betekenisverschil van de term homologoog: “De eerste en meest fundamentele verschuiving in de betekenis van *homologie* ontstond met de opkomst van het evolutionaire denken. Owens definitie werd door Charles Darwin en zijn tijdgenoten min of meer behouden – *homologie* was de morfologische overeenkomst, zoals hoofdzakelijk bepaald door relatieve positie en verbindingen. Maar de daarmee geassocieerde verklaring verschilde radicaal. Metafysische archetypen en ‘essentiële’ gelijkaardigheid werden vervangen door materiële voorouders die konden evolueren. Toen

dat verband eenmaal was gelegd, kon de observatie van homologie gebruikt worden als bewijs voor evolutie en fylogenetische verwantschap” (1994, pp. 170-171).

In darwinistisch perspectief noemen we eigenschappen van organismen *homoloog* als ze terug te voeren zijn op een gemeenschappelijke genealogische voorouder. Ze zijn *analoog* als dat ondanks hun onderlinge overeenkomsten niet het geval is. Tot op vandaag heerst evenwel discussie over beide termen. Zo evolueerden de vleugels van vogels en van vleermuizen afzonderlijk, maar toch kunnen we ze terugvoeren op een orgaan van een gemeenschappelijke voorouder. Dat orgaan deed echter geen dienst als vleugel, maar bijvoorbeeld als poot of als arm. Met andere woorden: vleugels van vogels en van vleermuizen zijn functioneel analoog – als vleugels –, maar genealogisch homoloog – ze komen voort uit hetzelfde orgaan (Ghiselin, 1969; Donoghue, 1994).

In plaats van het bestaan van archetypen aan te tonen, wijzen homologieën op een genealogische relatie. Hoewel Darwin het onderwerp evolutie in zijn publicaties over rankpotigen vermeed, kon hij toch aantonen hoe opeenvolgende modificaties van verschillende groepen van rankpotigen de homologieën tussen die groepen hadden gewijzigd. Preciezer gezegd veranderden de *functies* van organen en eigenschappen. In dat verband is de volgende passage uit *Essay of 1844*, uit het hoofdstuk *Unity of Type in the Great Classes; and Morphological Structures* zeer interessant: “Deze prachtige delen van de hoof, voet, hand, vleugel, vin, zowel van levende als van uitgestorven dieren, allemaal volgens hetzelfde schema gebouwd, en ook de bloembladjes, meeldraden, knoppen, enzovoort die ontwikkeld zijn uit bladeren, kunnen door de creationist alleen beschouwd worden als ultieme feiten, waarvan de verklaring onmogelijk is; terwijl met onze theorie van de afstamming die feiten noodzakelijk volgen: want volgens die theorie worden alle wezens van elke klasse, bijvoorbeeld de zoogdieren, verondersteld af te stammen van één ouderstam, en met zulke kleine stapjes veranderd te zijn, net zoals de mens bij de selectie van toevallige tamme variaties te werk gaat” (volume 10, verzameld werk, pp. 161-162).

In Darwins werk over rankpotigen zien we de overgang in de comparatieve anatomie van formeel-essentialistisch naar historisch en wetmatig redeneren, gebaseerd op empirisch onderzoek. Hoe een organisme eruitziet, wordt niet bepaald door platonische vormen, maar door de werking, generatie na generatie, van natuurlijke selectie. Aangezien natuurlijke selectie inhoudt dat een structuur niet kan evolu-

eren omwille van een *toekomstig* voordeel, kan een eigenschap uitsluitend voortkomen uit een reeds bestaande eigenschap, waarbij van elke stap in principe de functionaliteit moet kunnen worden aangetoond. Een structuur bestaat met andere woorden dankzij de adaptieve functionaliteit die hij ‘bezit’ en die door natuurlijke selectie ‘positief gediscrimineerd’ wordt. Zowel natuurtheologische ontwerpverklaringen als idealistische bouwplan-argumentaties worden daardoor overbodig.

Overigens had Darwin al vroeg ideeën in die richting. In de herfst van 1838, de periode waarin hij zijn inzichten over natuurlijke selectie ontwikkelde, schreef hij, los van zijn aantekenboekjes, een elftal min of meer samenhangende opmerkingen neer die later de titel *Essay on Theology and Natural Selection* kregen (opgenomen en uitvoerig geanoteerd in Gruber & Barrett, 1974, pp. 414-422). Een deel van de vijfde notitie luidt als volgt: “De verklaring voor de types van structuur in klassen – als het resultaat van de *wil* van de godheid om dieren volgens een bepaald plan te creëren – is geen verklaring – *ze heeft niet het karakter van een fysieke wet* & is daardoor volkomen nutteloos. – Ze voorspelt niets, omdat we niets over de wil van de godheid weten, hoe ze werkt & of stabiel of onstabiel zoals die van de mens. – Gegeven de oorzaak kennen we het effect niet” (in Gruber & Barrett, pp. 417-418, accentuering in de tekst).

Ik moet hierbij nog opmerken dat Owen, in tegenstelling tot wat vaak wordt gedacht, geen creationist was. Hij geloofde niet in de afzonderlijke schepping van soorten. Zeker in zijn latere werk, waarin de klemtoon meer ligt op vorm dan op functie, ontwikkelde hij de gedachte dat soorten evolueerden aan de hand van natuurwetten. God schiep het ‘grondplan’ en de wetten waardoor soorten zich ontwikkelen zoals het grondplan vereist. Nicolaas Rupke schrijft: “God was niet langer de Opperste Horlogemaker, maar de Opperste Architect die persoonlijk het grondplan van de natuur had bedacht, maar die natuurlijke wetten gebruikte voor de eigenlijke constructie” (1994, p. 220). Niettemin was een dergelijke evolutionistische opvatting duidelijk niet verzoenbaar met Darwins evolutietheorie.

HET PROBLEEM VAN SEKSUELE DIFFERENTIATIE

Darwins rankpotigen-project diende niet alleen als proefproces voor zijn evolutietheorie in het algemeen; het speelde ook een fundamentele rol in de ontwikkeling van zijn denken over seksuele differentiatie. Begin 1848 ontdekte hij dat sommige soorten rankpotigen niet,

zoals meestal het geval is, hermafrodiet zijn, maar uit twee verschillende geslachten bestaan. De mannelijke exemplaren bleken klein te zijn en een parasitair leven binnen de schelp van de vrouwtjes te leiden. Sommige vrouwtjes droegen twee mannetjes met zich mee. Nog vreemder was de ontdekking dat er zich in sommige hermafrodiete exemplaren eveneens mannetjes ophielden; in één exemplaar telde Darwin er zelfs zeven. “Werkelijk, de projecten & wonderen van de natuur zijn onbegrensd”, schreef hij op twee september 1849 aan Lyell.

Al in zijn notitieboekjes had hij een theorie over het ontstaan van de geslachten ontwikkeld; aan de basis ervan lag volgens hem een graduele divergentie van een hermafrodiete voorouder. Organismen die afweken van het oorspronkelijk hermafroditisme specialiseerden zich, waardoor natuurlijke selectie ze bevoordeelde. Darwin meende dit inzicht bevestigd te zien in het seksleven van zijn rankpotigen. De studie ervan was de studie van evolutie in actie. Janet Brownes samenvatting van de situatie geeft uitstekend het belang van dit onderzoek weer: “Door alle levende soorten samen te zetten kon Darwin zich inbeelden wat waarschijnlijk gebeurd was in de loop van hun evolutie: hij kon hun stamboom herscheppen, van tak tot tak springend in een vlaag van opgetogen anticipatie, in het verleden duikend alsof het op een bepaalde manier een werkelijke, voor hem liggende entiteit was, verbanden vindend tussen zijn metaforische twijgjes en blaadjes waar andere naturalisten slechts de open plekken van een ondoordringbare leegte zagen. Door de zuivere kracht van de verbeelding zag hij hoe soorten door afstamming verbonden konden worden – een ontwikkelingsverhaal dat de geologische oudheid met het heden verbindt. Sommige rankpotigen waren gewone hermafrodieten, met de gebruikelijke mannelijke en vrouwelijke uitrusting naast elkaar in elk individu; anderen representeren een stadium van semi-hermafroditisme waarbij de mannelijke organen nog naast de vrouwelijke aanwezig waren, maar versterkt werden door kleine, vrij levende extra of ‘aanvullende’ mannetjes, zoals Darwin ze noemde. Verder langs de schaal hadden sommige soorten twee geslachten, de mannetjes evenzeer klein en aan het vrouwtje bevestigd, levend als ‘loutere zakjes spermatozoïden’. Het proces was er een waarbij een hermafrodiet dier veranderde in een hermafrodiet met een extra mannetje, die op zijn beurt evolueerde tot een tweeslachtige soort bestaande uit een vrouwtje en een parasiterend mannetje” (1995, p. 478).

Vergeleken met andere aspecten van Darwins werk is zijn rankpotigen-studie weinig onderzocht. Dat komt wellicht doordat zijn ge-

schriften erover minder ophefmakend lijken dan zijn andere werken en omdat het onderwerp veeleer saai oogt. Ik hoop dat ik de onterechtheid van die stiefmoederlijke behandeling min of meer heb aangetoond. Het is trouwens moeilijk voorstelbaar dat Darwin zich acht jaar met een onbelangrijk onderwerp zou hebben ingelaten – hoewel hij, in elk geval aanvankelijk, perioden van twijfel kende. Hierbij moet ik opmerken dat de acht jaar durende studie regelmatig onderbroken werd door zijn slechte gezondheidstoestand. Zelf noteerde hij in zijn *Journal*, bij het beëindigen van zijn onderzoek, dat hij één of twee jaar verloren had door ziekte. In zijn autobiografie schreef hij: “De cirripedia zijn een zeer gevarieerde en moeilijk in te delen groep soorten. Ik heb veel aan mijn onderzoek gehad toen ik in *Over het ontstaan van soorten* de beginselen van een natuurlijke indeling moest bespreken. Niettemin vraag ik me af of het de moeite waard is geweest er zoveel tijd aan te besteden” (p. 115).

Darwins inzicht in seksuele differentiatie loste ook het oude probleem van de rudimentaire organen op, om precies te zijn van eigenschappen van het ene geslacht die op ‘onontwikkelde’ of niet-functionele wijze ook aanwezig zijn bij het andere geslacht. Zo stelde zich bijvoorbeeld het probleem waarom mannen tepels hebben. Vanuit een louter adaptationistisch oogpunt zijn ze een anomalie. Darwin realiseerde zich dat de aanwezigheid van tepels bij mannen een bewijs vormt voor zijn opvatting over de divergentie van de seksen. De beide menselijke geslachten ontwikkelden zich uit een hermafrodiet. Blijkbaar bestaat er een evolutionaire tendens tot divergentie en specialisatie van de seksen. “De hele natuur is ertoe aangepast seksuele relaties te stimuleren”, dacht hij, en “de natuur heeft een hekel aan de idee van zelfbevruchting” (Browne, 1995, p. 479).

Zijn ontdekkingen dwongen hem tot almaar intensievere studie. “Hij had ingezien dat zijn opvatting de levende wereld zinnig maakte op een manier die weinig andere naturalisten op dat moment konden doorgronden”, schrijft Browne (o.c., p. 504). Hij schreef iedereen aan die hem maar kon helpen, onder meer ichtyoloog en geoloog Louis Agassiz, die hem vanuit de Verenigde Staten verscheidene Amerikaanse soorten rankpotigen opstuurde. De correspondentie tussen hen bleef vriendelijk en vervuld van wederzijds respect, tot Darwins evolutietheorie hen uit elkaar dreef (zie ook kadertekst). Ondertussen verslechterde Darwins gezondheidstoestand, overleed zijn vader, onderging hij omwille van zijn gezondheid een waterkuur van drie maanden en nam hij definitief afscheid van het christendom, mede ten gevolge van de dood van zijn lievelingsdochter Annie (Anne) in april

Louis Agassiz

Louis Agassiz (1807-1873) was een Zwitsers-Amerikaanse ichtyoloog en geoloog. Wat dit laatste betreft verwierf hij grote bekendheid met zijn publicaties over het ontstaan en de effecten van gletsjers. Agassiz werd in zijn jeugd beïnvloed door de idealistische filosofie van Schelling en de embryologie van Oken. In 1831 verbleef hij in Parijs, waar hij de Duitse naturalist Alexander von Humboldt en de belangrijkste ichtyoloog van die tijd, de Fransman George Cuvier, leerde kennen. Hij nam Cuviers standpunt over dat soorten sedert hun schepping niet waren veranderd, evenals zijn ideeën over opeenvolgende scheppingen van organismen, en zou hieraan zijn hele leven trouw blijven. In 1832 werd hij hoogleraar natuurlijke geschiedenis in Neuchâtel. Kort daarop publiceerde hij het eerste deel van zijn belangrijkste werk, *Recherches sur les poissons fossiles* (1833-1843). In 1846 verhuisde hij naar de Verenigde Staten, waar hij vanaf 1847 in Cambridge zoölogie en geologie doceerde en belangrijke werken publiceerde over de flora en fauna van Noord-Amerika. Na 1859 verzette hij zich heftig tegen Darwins evolutietheorie. Zijn tegenargumenten waren ten dele natuurtheologisch. Hij verklaarde adaptaties vanuit een goddelijk ontwerp, maar wees ook op het bestaan van niet-functionele organen, die volgens hem aantoonde dat de schepper ook rekening houdt met esthetische finaliteit. Op het vlak van classificatie volgde hij het idealistische, of platonische gedachtegoed, wat kan blijken uit de volgende passage, afkomstig uit het in de Verenigde Staten geschreven *Essay on Classification* (1857): “Alle georganiseerde wezens vertonen op zich alle structurele en bestaanscategorieën waarop een natuurlijk systeem gefundeerd kan worden, op zo’n manier dat, bij het opsporen ervan, de menselijke geest slechts de goddelijke gedachten die in de natuur in levende realiteiten uitgedrukt worden, vertaalt” (geciteerd in Mayr, 1982, p. 865; zie ook Tort, 1989, pp. 409-451 en Tort, 1996, pp. 33-37; zeer gedetailleerde informatie over het leven en werk van Agassiz vindt men in Lurie, 1988).

1851 (zie ook *infra*). Niettemin publiceerde hij in hetzelfde jaar zijn eerste twee boeken over rankpotigen – wellicht was hard werken een manier om zijn verdriet te verwerken. In totaal publiceerde hij vier boeken over het onderwerp (volumes 11, 12, 13 en 14 van het verzameld werk): *A Monograph of the Subclass Cirripedia. Vol 1. The Lepadidae* (1851); *Vol. 2. The Balanidae* (1854); *A Monograph of the Fossil Lepadidae* (1851); *A Monograph of the Fossil Balanidae and Verrucidae* (1854). Deze werken zijn tot op vandaag van belang voor de studie van rankpotigen, en in het bijzonder gelden ze nog steeds als een ideale introductie tot de formele taxonomie. Janet Browne merkt terecht op: “...als je tussen de lijnen leest, is zijn taxonomische rangschikking doordrongen van ideeën uit zijn evolutietheorie” (ibid., p. 504).

ONTOGENIE EN FYLOGENIE

Een laatste opmerking over de rankpotigen betreft de wijze waarop de studie ervan Darwins opvattingen over ontogenetische ontwikkeling, de wording van het individu, verhelderde. Ik wees al op het werk van onder meer von Baer, Oken en Agassiz, auteurs die beseften dat er op een of andere manier een relatie bestaat tussen de stadia van de individuele ontwikkeling (ontogenie) enerzijds en de taxonomische hiërarchie (soort, geslacht, familie, orde, enzovoort) anderzijds. Pre-darwinistische interpretaties van dit fenomeen waren overwegend metafysisch. De essentialistische platonisten veronderstelden dat dit aansloot bij de correspondentie tussen natuurlijke processen en ideale ‘vormen’ of ‘goddelijke ideeën’. Zelfs evolutionaire denkers, zoals Robert Chambers, formuleerden analoge metafysische opvattingen: platonische ‘ideeën’ manifesteren zich, eventueel wetmatig, in zowel de ontogenie als de fylogenie.

Het darwinistisch perspectief verklaart het verband tussen ontogenie en de taxonomische hiërarchie door middel van historische relaties: het ontwikkelingspatroon van een individueel organisme vertoont sporen van dezelfde processen waardoor we een hiërarchisch classificatiesysteem waarnemen (Ghiselin, 1969, p. 121 e.v.) Darwin dacht niet dat de ontogenie de fylogenie recapituleert. Er kunnen volgens hem variaties optreden op elk moment van de levenscyclus van een organisme.⁹ Als dat gebeurt, beïnvloedt dat de verdere ontwikkeling van het organisme. Dat leidt ertoe dat een organisme dat een variatie onderging minder op het ouderlijk paar zal lijken dan wanneer dat niet het geval was. Als de variatie erfelijk is, zullen de effecten er-

van in de nakomelingen naar alle waarschijnlijkheid optreden na het ontstaansmoment ervan in het organisme dat voor het eerst de variatie onderging. Dat betekent dat de nakomelingen in hun verdere ontwikkeling zullen lijken op het moederorganisme. In het stadium vóór het optreden van de effecten van de variatie zullen ze echter lijken op de oorspronkelijke organismen die de variatie *niet* hebben ondergaan. Door het optreden van door natuurlijke selectie begunstigde opeenvolgende erfelijke variaties in de loop van de ontogenetische ontwikkeling van organismen is dus te verklaren dat verschillende soorten blijkbaar analoge embryonale stadia doormaken. Die stadia *zijn* ook gelijk, tenminste tot op het moment dat de variatie – die voor ontogenetische divergentie zorgt – voor het eerst is opgetreden. We kunnen dus niet zonder meer stellen dat de ontogenie de fylogenie recapituleert, of dat we de taxonomische hiërarchie weerspiegeld zien in de embryonale ontwikkeling van een organisme. Soms is dat inderdaad gedeeltelijk het geval, maar dat heeft niets met metafysica te maken, wel met het optreden van erfelijke variaties die – op het moment zelf – adaptief bleken.

Selectie kan volgens Darwin trouwens zowel tot meer complexiteit als tot simplificatie leiden. Dat blijkt bijvoorbeeld uit de ontwikkeling van een bepaald schaaldier dat tijdens zijn embryonale ontwikkeling ogen en voortbewegingsorganen bezit. Tijdens die fase hecht het dier zich vast aan een vis, waarna de ogen en voortbewegingsorganen worden afgestoten. Dit heeft een duidelijke adaptieve functie, die door natuurlijke selectie is behouden. Hieruit blijkt opnieuw dat de fylogenie – of de steeds complexer wordende hiërarchie in de natuur – niet kan worden ‘begrepen’ als een obscure universele wetmatigheid.

Darwin maakte gebruik van zijn rankpotigen om zijn opvattingen over de relatie tussen ontogenie en fylogenie te testen. In het hoofdstuk over embryologie in *Over het ontstaan van soorten*, dat in essentie de ideeën herhaalt uit *Essay of 1844*, citeert hij dan ook voorbeelden uit dat onderzoek. Concluderend kunnen we met Michael Ghiselin stellen dat het verslag van zijn rankpotigen-studie een interne logische structuur vertoont, die het begrijpelijk maakt dat hij de *volledige* subklasse van de *cirripedia* onderzocht en beschreef: “Het werk is een systeem van in elkaar grijpende concepten, dat voor zijn rechtvaardiging afhangt van de coherentie van het hele argument. Het omvat verschillende op elkaar inspelende theorieën. Een daarvan is de theorie van de natuurlijke selectie, die inhoudt dat opeenvolgende veranderingen in alle stadia functioneel moeten zijn. Een andere is zijn morfogenetisch systeem, dat de betekenis en relevantie van anders onbegrijpelijke cor-

relaties bepaalt. Een complexe seksualiteitstheorie is fundamenteel voor een groot deel van de argumentatie. (...) Het afgeronde werk was niets minder dan een rigoureuze en ingrijpende kritische test voor een alomvattende theorie van de evolutionaire biologie” (1969, pp. 128–129).

In 1851, het jaar van Annië's dood en van de publicatie van de eerste boeken over rankpotigen, leerde Darwin Thomas Huxley kennen. Huxley had als arts-naturalist, net als Darwin en Joseph Hooker – die eveneens met Huxley bevriend raakte – een aantal jaren aan boord van een schip doorgebracht, de *H.M.S. Rattlesnake*. Huxley (1825–1895) was jong, ambitieus, bijzonder belezen en briljant, en leek voorbestemd om een schitterende wetenschappelijke carrière tegemoet te gaan. Hij was precies het soort persoon dat Darwin aan zijn zijde wilde, zeker bij de publicatie van zijn geplande ‘soortenboek’. Ze startten een correspondentie. Huxley, die ondertussen lid was van de *Royal Society* en die een *Royal Medal* had ontvangen, liet zich tijdens lezingen lovend uit over Darwins boeken over rankpotigen. De negatieve recensie die hij schreef over een nieuwe editie van Chambers’ *Vestiges* vond Darwin inhoudelijk de beste bespreking die hij had gelezen, hoewel hij van mening was dat Huxley zich “vrij hard” over “de arme auteur” had uitgelaten. “Ik denk toch dat een dergelijk boek [*Vestiges*], als het geen ander goed doet, de smaak van natuurwetenschap verspreidt”, schreef hij. Voorzichtig duidelijk makend welke ‘ketterse’ ideeën hij zelf koesterde, voegde hij er aan toe: “Maar ik ben misschien geen eerlijke rechter, want ik ben vrijwel even onorthodox met betrekking tot soorten als de *Vestiges* zelf, hoewel, naar ik hoop, niet even onfilosofisch” (brief van 2 september 1854).

In 1853, nog voor de publicatie van alle rankpotigen-monografieën, ontving Darwin een *Royal Medal* voor zijn onderzoek. Hij was geslaagd in zijn opzet: hij had prestige verworven als onderzoeker en beschrijver van soorten – hij had zelfs hét standaardwerk over een hele, tot dan amper bestudeerde subklasse afgeleverd. Bovendien zorgde zijn achtjarige onderzoek voor een sterke uitbreiding van zijn communicatieve netwerk en voor nieuwe, belangrijke wetenschappelijke vrienden. De tijd werd stilaan rijp voor de publieke bekendmaking van zijn evolutionaire opvattingen. Voor ik hiertoe overga in het volgende hoofdstuk, wil ik eerst Darwins ‘afscheid van het christendom’ verduidelijken.

AFSCHEID VAN HET CHRISTENDOM

Ik wees er al op dat Darwins geloof in het christendom afbrokkelde binnen de twee jaar na de terugkeer van de *Beagle*. Enerzijds kwam dat door zijn besef van de onwaarschijnlijkheid van de bijbelverhalen, anderzijds doordat de ontdekking van natuurlijke selectie het natuurtheologische ontwerpargument onhoudbaar maakte. Zijn houding tegenover het christendom is evenwel ingewikkelder dan dat. Onder tussen staat vast dat zijn geloof in fasen verdween, met als eerste fase de periode van de ontdekking van natuurlijke selectie. Daarnaast was de dood van zijn dochter Annie het meest cruciaal.

Zowel in zijn autobiografie als in zijn correspondentie heeft Darwin zich uitgelaten over het christendom, religie en God. Wat hij schrijft is echter soms tegenstrijdig of ambigu, wat tot verschillende interpretaties leidde bij de huidige Darwinonderzoekers. Het citaat uit een brief aan Asa Gray (zie kadertekst) dat ik aan het begin van dit hoofdstuk heb geplaatst, typeert die ambiguïteit, of onbeslistheid, betreffende theologische kwesties. Dát hij het christendom achter zich liet lijdt geen twijfel. Over de precieze redenen hiervoor heerst dan weer felle discussie. Er biedt zich immers een aantal kandidaten aan, en de onderlinge afweging ervan is niet eenvoudig. James Moore drukt het als volgt uit:¹⁰ “Anders dan veel Victoriaanse twijfelaars liet Darwin een overvloed aan specifiek en uiterst gedetailleerd bewijsmateriaal na van zijn intellectuele ontwikkeling. (...) Comte over theologie en Hume over mirakels, pijn en zinloosheid in de natuur, FitzRoys evangelicisme en Lyells uniformitarisme, heterodoxe familieleden en vrienden – de voorhanden zijnde redenen, intellectueel en moreel, voor het uitdoven van Darwins oorspronkelijke geloof vormen een overkill” (1989, p. 195). Een aantal van de door Moore vermelde elementen haalde ik al aan. Ik ga niet proberen de discussies over dit onderwerp gedetailleerd te becommentariëren, laat staan er een oplossing voor te zoeken. Wel wil ik de naar mijn mening voornaamste redenen voor Darwins verlies van zijn christelijk geloof formuleren, in het bijzonder in functie van zijn visie op de natuur en de mens. Tenslotte wil ik, eveneens in de context van zijn natuur- en mensbeeld, enkele opmerkingen maken over zijn godsconcept.

De meest becommentarieerde en duidelijkste passage over God en het christendom bevindt zich in zijn autobiografie en is getiteld *Godsdienstige overtuiging*. Het is vooral in dit deel dat bij de postume publicatie van de autobiografie enkele passages werden geschrapt, voornamelijk

Asa Gray

De Amerikaan Asa Gray (1810-1888) was, samen met Joseph Hooker en Alphonse de Candolle, de grondlegger van de botanische geografie. Zijn talrijke publicaties over de Amerikaanse flora blijven tot vandaag belangrijke naslagwerken. Niettemin is hij voornamelijk bekend geworden door Darwins gedachtegoed te introduceren in de Verenigde Staten, zij het dat hij levenslang probeerde de natuurtheologie en Darwins evolutietheorie met elkaar te verzoenen. Darwin en Gray startten een correspondentie in 1855. Darwin vroeg Gray voortdurend botanische informatie en bracht hem in een brief van 20 juli 1857 (*Correspondence*, volume 6, pp. 431-433) op de hoogte van zijn opvatting over evolutie en natuurlijke selectie. In een brief van 5 september 1857 aan Gray (*Correspondence*, volume 6, pp. 445-450) sloot hij ook een samenvatting in van zijn theorie (die later zou worden gebruikt om aan te tonen dat Darwin eerder dan Wallace het principe van natuurlijke selectie ontdekte). Nog voor Gray een exemplaar van *On the Origin of Species* had ontvangen, aanvaardde hij (zijn versie van) Darwins evolutionisme, en dit ondanks Darwins uitspraak "Ik weet dat je mij hierdoor [door zijn evolutietheorie] zal verachten" (Ik citeer uit de bovenvermelde brief van 20 juli). Gray gaf evenwel zijn geloof in de natuurtheologie niet op, wat betekent dat hij de implicaties van het principe van natuurlijke selectie ofwel niet volkomen begreep, ofwel de consequenties ervan niet ten volle kon of wilde aanvaarden. Desondanks verspreidde hij Darwins opvattingen, zoals hij die begreep, in de Verenigde Staten en ging hij de discussie aan met onder meer Louis Agassiz en met andere anti-evolutionistische naturalisten. Darwin heeft zich nooit publiekelijk verzet tegen Grays interpretatie van zijn evolutietheorie, integendeel – behalve in een aantal brieven aan Gray zelf en aan anderen. Wellicht achtte hij het positief dat iemand zijn theorie zo kon presenteren dat ze de streng gelovige Amerikaanse wetenschappelijke gemeenschap en het grote publiek niet shockeerde (zie Gray, 1963; Moore, 1979, in het bijzonder pp. 269-280; Dupree, 1988; Tort, 1996, pp. 2029-2040).

op verzoek van Darwins vrouw Emma. Ik volg de Nederlandse vertaling van de ongecensureerde uitgave uit 1958, bezorgd door Darwins kleindochter Nora Barlow (Darwin, 2000, pp. 77-88).

Darwin wijst erop dat alleen “zeer duidelijke bewijzen” een verstandig mens ertoe kunnen brengen om geloof te hechten aan de mirakels waarop het christendom is gebaseerd. Hoe meer we te weten komen over “de onveranderlijke natuurwetten, des te ongeloofwaardiger de wonderen worden”. Bovendien dateren de evangeliën wellicht niet uit de periode die ze beschrijven en vertonen ze onderlinge tegenstrijdigheden. Hij schrijft dat die overwegingen ertoe leidden dat hij geleidelijk zijn geloof in het christendom als goddelijke openbaring opgaf. Het feit dat “allerlei misleidende religies zich als een lopend vuurtje over grote delen van de aarde hadden verspreid”, droeg daar ook toe bij. Zijn ontkerstening kwam echter traag: “Maar eigenlijk wilde ik mijn geloof niet opgeven. (...) Het werd echter steeds moeilijker, al gaf ik mijn verbeelding alle ruimte, om bewijzen te bedenken die krachtig genoeg waren om mezelf te overtuigen. Dus langzaam maar zeker sloop het ongeloof bij mij binnen, tot het uiteindelijk totaal was. Het ging zo geleidelijk dat ik geen verdriet voelde, en ik heb er sindsdien nooit aan getwijfeld dat mijn conclusie juist was.”

Aan deze aan duidelijkheid weinig te wensen overlatende zinnen voegt hij een passage toe die in de eerste editie gecensureerd werd: “Ik kan in feite nauwelijks begrijpen dat iemand zou wensen dat het christendom de waarheid vertelde, want zo ja, dan laat de onverbloemde taal van de bijbeltekst zien dat mensen die niet geloven, waaronder mijn vader, mijn broer en bijna al mijn vrienden, eeuwigdurend gestraft zullen worden. En dit is een weerzinwekkende doctrine.” Hierna verklaart hij pas later in zijn leven over “het bestaan van een persoonlijke God” te zijn gaan nadenken en geeft hij de “vage conclusies” waartoe hij is gekomen. “Het oude bewijs voor het ontwerp in de natuur (...) voldoet niet meer nu de wet van de natuurlijke selectie is ontdekt.” Deze uitspraak is er een die het Darwinonderzoek voor problemen stelt. Zijn afstandname van het argument van ontwerp, ten gevolge van de ontdekking van natuurlijke selectie, gebeurde al binnen de twee jaar na de terugkeer van de *Beagle*. Toch brengt hij dit in verband met de problematiek van een ‘persoonlijke God’, waarover hij, naar eigen zeggen, pas later in zijn leven begon na te denken. Vast staat dat hij in de eerste jaren na de reis met de *Beagle* David Humes in 1779 postuum gepubliceerde *Dialogues concerning Natural Religion* las, een werk waarin de Schotse Verlichtingsfilosoof zijn twijfels uitdrukt over de natuurtheologie. Ook was hij vertrouwd met Auguste Comtes

Cours de philosophie positive (zes volumes, 1830-1842). Volgens Comte (1798-1857) kent elke wetenschap drie fasen: de theologische, de metafysische en de 'positieve' of wetmatige. In aantekenboekje N schreef Darwin: "Zoölogie op zich is nu puur theologisch" (pp. 566-567). Hiermee bedoelde hij dat zoölogen nog steeds overal Gods hand zagen, die de natuurlijke orde mee in stand hield. Samen met Comte, stelt Frank Brown (1986), verwierp Darwin het theologische stadium van de zoölogie. In dezelfde periode, herfst 1838, schreef Darwin ook *Essay on Theology and Natural Selection*, waarnaar ik al verwees. Daaruit blijkt dat zijn ontdekking van natuurlijke selectie hem overtuigde van de overbodigheid van ontwerpargumenten ter verklaring van adaptatie. Paul Barrett drukt het als volgt uit: "[In deze tekst]... test Darwin de kracht van zijn eigen theorie tegenover die van het Goddelijk ontwerp als verklaring van de oorzaak van speciale adaptaties. Hij besluit dat de theorie van de creationist voorspellende kracht mist en ook tekortschiet in de verklaring van vele gekende feiten (...). Voor Darwin waren de eenvoudige malthusiaanse postulaten van populatiedruk en -afremming, en van Candollianse strijd en oorlogen, en van toevallige en geringe variaties (...) voldoende om zelfs de meest bizarre adaptaties te verklaren" (Gruber & Barrett, 1974, pp. 414-415).

In zijn autobiografie schrijft Darwin: "Er blijkt niet meer ontwerp te zitten in de variatie van levende schepsels of in de werking van natuurlijke selectie dan in de richting waarin de wind blaast. Alles in de natuur is het gevolg van onveranderlijke wetten." Voor dit punt verwijst hij verder naar zijn boek *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (1868, 1875). Ik vat de daar gegeven argumentatie samen (verzameld werk, vol. 20, pp. 370-372). Wanneer een architect een huis bouwt, gebruikt hij, naargelang hun vorm, andere stenen voor het dak, voor de muren, enzovoort. Verondersteld wordt dat de architect onbewerkte stenen gebruikt, die hij uitzoekt aan de voet van een rotswand. Hiermee bouwt hij een huis waarvan de structuur bij iedereen bewondering opwekt. De stenen staan in dezelfde relatie tot het huis als "de fluctuerende variaties van organische wezens" tot "de gevarieerde en bewonderenswaardige structuren uiteindelijk verworven door hun gemodificeerde nakomelingen". We zouden de vorm van de stenen aan het toeval kunnen wijten, maar dat is niet helemaal correct, aangezien de vorm van elke steen "...afhangt van een lange reeks gebeurtenissen die alle gehoorzamen aan natuurlijke wetten". Toch kunnen we wat hun gebruik of functie betreft hun vorm louter toevallig noemen. Darwin bedoelt dat de wijze waarop de natuurwetten de vorm van de stenen hebben bepaald, niet teleologisch of doelgericht

is. Ze hebben de vorm die ze hebben als gevolg van de werking van natuurwetten, maar die wetten konden niet voorzien dat er ooit een architect de ene steen zou kiezen om een muur mee te bouwen en de andere om in een dak te verwerken. Vervolgens schrijft hij: “Hier worden we met een groot probleem geconfronteerd, en ik ben me ervan bewust dat ik mij in de verwijzing ernaar buiten mijn domein waag.” Een ‘alwetende schepper’ moet alles wat de door hem in werking gestelde natuurwetten teweegbrengen, kunnen voorzien. Maar moeten we dan aannemen dat God met voorbedachten rade de natuurwetten zodanig maakte dat ze stenen zouden opleveren met zo’n vorm dat een architect er ooit een huis mee zou bouwen? Moeten we dan niet eveneens aannemen dat hij elke variatie onder gedomesticeerde planten en dieren teweegbracht, zodat de kwekers de kweekindividuen zouden kiezen die ze kiezen?

Als we hierop bevestigend antwoorden, wat dan te denken van alle variaties – stenen, planten en dieren – die we niet gebruiken? Het is een van beide: ofwel nemen we aan dat God alles zo heeft voorzien, ofwel aanvaarden we de rol van het toeval in het gebruik van stenen door de architect, van gedomesticeerde planten en dieren door kunstmatige selectie en van het ‘gebruik’ van – toevallig – aangepaste organismen door natuurlijke selectie. Darwin besluit dat dit probleem even onoplosbaar is “als dat van de vrije wil en predestinatie”. Niettemin is zijn persoonlijke mening duidelijk. De schepper heeft niét alles voorzien. Bijgevolg moeten we de rol van het toeval – en de wijze waarop de architect en kunstmatige en natuurlijke selectie hierop inwerken – accepteren. “Hoezeer we het ook zouden willen”, schrijft hij, “toch kunnen we professor Asa Gray niet volgen in zijn geloof” – en hierop citeert Darwin Gray – “dat variatie geleid wordt langs voordelige banen, zoals een rivier wordt geleid langs welomlijnde en nuttige irrigatiewegen.”

Om dit punt en zijn meningsverschil erover met Asa Gray verder te illustreren citeer ik de volgende passus uit een brief van Darwin aan Frances Julia Wedgwood, de dochter van Emma Darwins broer Hensleigh Wedgwood¹¹ (11 juli 1861): “De geest weigert dit universum te beschouwen, zijnde wat het is, zonder ontworpen te zijn; en toch, waar men ontwerp het meest zou vermoeden, namelijk in de structuur van een voelend wezen, vind ik, hoe meer ik over het onderwerp nadenk, steeds minder bewijs van ontwerp. Asa Gray en enkele anderen beschouwen elke variatie, of tenminste elke goedaardige variatie (...) als op een vooruitziende manier ontworpen. Maar als ik hem vraag of hij elke variatie in de rotsduif waardoor de mens geleidelijk

een kropduif of een pauwstaartduif gemaakt heeft, beschouwt als door de voorzienigheid ontworpen voor het plezier van de mens, weet hij niet wat te antwoorden; en als hij of iemand anders toegeeft dat deze variaties toevallig zijn wat hun doel betreft (natuurlijk niet toevallig met betrekking tot hun oorzaak of oorsprong), zie ik geen reden waarom hij de opeenvolgende variaties waardoor de mooi aangepaste specht ontstaan is, zou omschrijven als door de voorzienigheid ontworpen.”

Een volgende oorzaak van zijn verzaken aan het christendom die hij in zijn autobiografie bespreekt, is de enorme hoeveelheid leed in de natuur. Onmiddellijk daarvoor beweert hij nochtans aan te nemen – hoewel hij, zoals hij aanstipt, dat niet kan bewijzen – dat er meer geluk dan leed bestaat, omdat een organisme meer tot voortplanting zal neigen als het zich goed voelt dan wanneer het ongelukkig is. Bijgevolg zal natuurlijke selectie de organismen bevoordelen die ‘gelukkig’ zijn en zal de hoeveelheid geluk gradueel toenemen ten koste van de hoeveelheid leed (we zullen nog zien dat Thomas Huxley dit argument terecht verwerpt). Maar hoewel natuurlijke selectie, volgens Darwin, naar alle waarschijnlijkheid gelukservaringen bevordert, valt niet te ontkennen dat er veel leed bestaat in de wereld. Sommigen beweren dat dit als functie de “morele vooruitgang” van de mens heeft. “Maar”, schrijft hij, “het aantal mensen in de wereld valt in het niet vergeleken met het aantal andere schepsels met gevoel die vaak hevig lijden zonder enige morele vooruitgang. Een wezen zo machtig en zo rijk aan kennis als een God die het universum geschapen zou kunnen hebben, is voor ons beperkt verstand almachtig en alwetend, en ons begrip verzet zich tegen de veronderstelling dat zijn goedheid niet onbegrensd zou zijn. Want wat kan het voordeel zijn van het lijden van miljoenen lagere dieren gedurende al die eindeloze jaren? Dit zeer oude bewijs op basis van het bestaan van leed, tegen het bestaan van een intelligente schepper, lijkt mij zeer sterk. Bovendien komt (...) het bestaan van veel leed goed overeen met de visie dat alle levende wezens zich hebben ontwikkeld door middel van variatie en natuurlijke selectie.”

Aansluitend bij dit citaat wil ik erop wijzen dat Darwin herhaaldelijk duidelijk stelt dat hij het toebrengen van willekeurig leed aan dieren – en a fortiori aan mensen, zie bijvoorbeeld zijn veroordeling van de slavernij – immoreel vindt. In zijn autobiografie betuigt hij zijn spijt over het pijnigen van dieren in zijn jeugd, onder meer door de jacht. Elders spreekt hij zich uit over vivisectie: hij verwerpt dierproeven, tenzij de baten (voor mensen of dieren) groter zijn dan de lasten

voor de proefdieren. Verder verwerpt hij de wreedheid die gepaard gaat met sommige vormen van ‘sport’ met dieren.¹² Dat dieren gevoelig zijn en zowel geluks- als pijnervaringen kennen, maakt hij op verschillende plaatsen in zijn werk duidelijk, maar vooral in *Het uitdrukken van emoties bij mens en dier*.¹³ Zijn notitieboekjes bevatten al de stelling dat mensen en dieren, gezien hun gemeenschappelijke evolutionaire afkomst, “misschien allemaal met elkaar verweven zijn”; dieren zijn “onze medebroeders in pijn, ziekte, dood & lijden & hongersnood”, bijgevolg verdienen ze een moreel verantwoorde behandeling (notitieboekje B, pp. 228–229).

Indien we in een God geloven die kan ingrijpen in de wereld en de natuur, vervolgt Darwin zijn uiteenzetting over leed, dan valt moeilijk in te zien hoe er zoveel leed kan bestaan, tenzij we aannemen dat God *niet* het beste met de natuur en de mens voorheeft. Op sommige plaatsen in zijn aantekenboekjes interpreteerde hij het leed in de natuur als in de grond positief, aangezien er ‘verbetering’ uit voortkomt. Zo loste hij toen het theodicee-probleem op, dat wil zeggen de vraag naar het kwaad in de wereld, in acht genomen het bestaan van een almachtige, alwetende en algoede God. Hij heeft altijd enigszins ambigu gestaan tegenover de problematiek van ‘verbetering’, hoewel hij, zoals we reeds zagen, in geen geval een typisch Victoriaanse progressist kan worden genoemd, integendeel.

DE DOOD VAN ANNIE

Een van de meest ingrijpende gebeurtenissen in Darwins leven is ongetwijfeld de dood van zijn lievelingsdochter Annie.¹⁴ In juni 1850, toen hij druk bezig was met zijn rankpotigen, werd vastgesteld dat het toen negen jaar oude kind ziek was. In die periode las hij *Phases of Faith*, een autobiografisch werk van Francis Newman, een klassiek filoloog en volgeling van Robert Chambers’ evolutionisme. Newman onderzocht de geschiedenis van het christendom en besloot dat het christelijk geloof om historische en morele redenen onhoudbaar was. Darwin was het roerend met hem eens. Annies toestand toonde geen verbetering. Darwin besloot haar naar Malvern te brengen, waar hijzelf in 1849 een waterkuur had ondergaan die hem – tenminste tijdelijk – had geholpen. Haar gezondheid bleef echter achteruitgaan. Ze stierf op woensdag 23 april 1851, net tien jaar oud. James Gully, de arts van het kuuroord, gaf als oorzaak ‘een gemene koorts met tyfoïde karakter’. Desmond & Moore schrijven: “Dit was het einde van de weg,

de kruisiging van al zijn hoop. Hij kon niet geloven op de manier waarop Emma geloofde – noch *wat* ze geloofde. Er was geen strohalm om zich aan vast te klampen, geen beloofde heropstanding. Het christelijke geloof was futiel” (o.c., p. 384).

Op 30 april schreef hij een ontroerend *in memoriam*, een manier om de dood van zijn dochter te verwerken (opgenomen als *Appendix II: The Death of Anne Elizabeth Darwin in Correspondence* volume 5, pp. 540–542; en Appendix 2 van de Nederlandse vertaling van de *Autobiografie*). Darwinkenners menen eensgezind dat het, in de woorden van John Moore “...misschien het mooiste en zeker het meest intense emotionele stuk is dat hij ooit zou schrijven” (1989, p. 218). Tijdens de laatste periode van haar ziekte, noteert hij, was “...haar gedrag gewoonweg engelachtig”. De dag voor het *in memoriam* had hij in een brief aan William Darwin Fox, zijn neef, de dood van Annie meegedeeld. Hij schreef onder meer: “Godzijdank leed ze amper, & sliep ze rustig als een engeltje in” (brief van 29 april 1951). Janet Browne merkt over dergelijke uitspraken op: “Daar lag de echte pijn. Darwin geloofde niet in engelen. Hij kon geen enkele troost putten uit de idee van een leven na de dood of van verlossing” (1995, p. 502). Annies dood was een keerpunt in zijn houding tegenover het christendom – en tegenover de natuur. Ik laat nogmaals Desmond & Moore aan het woord: “Voor Darwin markeerde haar dood een impasse en een nieuw begin. Hij maakte een eind aan drie jaar beraadslagen over de christelijke betekenis van sterfelijkheid; hij wierp een nieuw licht op de tragische toevalligheid van de natuur” (1991, p. 386) en “Annies wrede dood vernietigde Charles’ flarden van geloof in een moreel, rechtvaardig universum. (...) Hij positioneerde zich nu als ongelovige” (p. 387).

Ik citeerde Janet Brownes opmerking al dat Darwin zich in de periode van Annies dood realiseerde dat “...zijn opvatting de levende wereld zinnig maakte op een manier die weinig andere naturalisten op dat moment konden doorgronden”. We kunnen die uitspraak op twee manieren interpreteren. In het Engelstalige origineel luidt het: “...*his view made sense of the living world in a way few other naturalists could have grasped at that period*”. Browne bedoelt dat Darwins evolutionisme en zijn inzicht in natuurlijke selectie alles wat in de natuur gebeurt ‘zinnig’ maakt, in de betekenis van ‘wetenschappelijk verklaarbaar’ en ‘begrijpelijk’. In verband met Annies dood ondergaat de ‘zin van de levende wereld’ evenwel een paradoxale en wrange betekenisomkering, en dat is de tweede, filosofische interpretatie van het citaat. De ‘zin’ van de levende wereld – of van het leven zelf – wordt vanuit het perspec-

tief van evolutie en natuurlijke selectie klaar en duidelijk: er is eenvoudigweg geen zin, en het is dan ook zin- of betekenisloos om naar de 'zin' van het leven te zoeken of te vragen buiten de context van het eindige en beperkte menselijk leven.

Meer dan om het even welke andere naturalist in die periode begreep Darwin 'de zin van de levende wereld'. Maar hij snapte ook dat het leven zelf, en a fortiori elke gebeurtenis die pijn en leed teweegbrengt, volstrekt zinloos is. Vóór Annies dood kon hij nog aannemen dat de enorme hoeveelheid ellende in de natuur – of in het leven – een betekenis had. Na Annies dood kon dat niet meer. Haar dood, haar lijden en het leed dat haar dood teweegbracht, waren volkomen overbodig, zinloos en absurd, in de betekenis die een twintigste-eeuwse auteur zoals Albert Camus daaraan hecht. Darwin zag ten volle in dat een doelgericht of doelmatig antwoord op de vraag naar het *waarom* van het kwade niets betekent. Elk denkbaar verklarend of zingevend antwoord op een dergelijke waarom- of waartoe-vraag kan uitsluitend fictief zijn. Het enig mogelijke 'antwoord' luidt dat er geen functioneel antwoord is.

Vanzelfsprekend zijn er vóór Darwin mensen geweest die over leed en zingeving dezelfde opvatting hadden, maar Darwin was de eerste die dit inzicht – dat hij zelf gruwelijk en beangstigend vond – wetenschappelijk kon 'verantwoorden', aangezien hij diegene was die het mechanisme ontdekte dat tot dit compromisloze 'existentialisme' leidt, namelijk natuurlijke selectie. Vanuit dit perspectief krijgt de volgende uitspraak van Janet Browne haar volledige betekenis (1995, p. 503): "De bijbeldoctrines waarin Emma troost vond, waren hindernissen die hij niet kon nemen, ook niet na de geëxalteerde gevoelens van de *Beagle*-jaren, ook niet met het overweldigende verlangen in een leven na de dood voor Anne te geloven, of met zijn affectie voor Emma, of zijn resterende, vliedende hoop dat het allemaal waar zou kunnen zijn. Zwaarmoedigheid deed zijn intrede. De geleidelijke vervaging van zijn religieuze gevoelens doorheen de jaren, de ontluisterende onthullingen van zijn aantekenboekjes, en de goddeloze wereld van natuurlijke selectie die hij ook dan nog aan het creëren was, kwamen meedogenloos tegenover de leegheid van het verlies te staan. Gedurende de daaropvolgende maanden werd Darwin zekerder, stabiel in zijn scepticisme. Geleidelijk aan veranderden zijn theologische twijfels in overtuiging."

In zijn autobiografie schrijft Darwin dat velen in het bestaan van God geloven door intense "gevoelens van verwondering, eerbied en devotie" en door een "diepe innerlijke overtuiging" te ervaren. In het

verleden had hij zelf ook dergelijke ervaringen, zoals tijdens de reis met de *Beagle*, toen de grootsheid van het Braziliaanse regenwoud hem overweldigde. De hierdoor opgewekte gevoelens brachten hem toen tot de overtuiging dat er meer is in de mens “dan alleen zijn adem” (o.c., p. 83). Reeds in zijn *Diary of the Voyage of H.M.S. Beagle* noteerde hij daarover onder meer het volgende: “Het is gemakkelijk individuele objecten van bewondering precies te omschrijven; maar het is vrijwel onmogelijk een adequaat idee te geven van de erdoor aangewakkerde hogere emoties; verwondering, verbijstering & sublieme devotie vervullen en verheffen de geest” (1836, volume 1, verzameld werk, p. 53). Op pagina 388 van datzelfde werk lezen we: “Onder alle diep in mijn geest geprinte scènes overtreft geen enkele in sublimiteit de oerwouden, onaangetast door menselijke hand, of het nu die zijn van Brazilië, waar de krachten van het leven prevaleren, of die van Tierra del Fuego, waar dood en verval heersen. Beide zijn tempels gevuld met de gevarieerde voortbrengselen van de God van de Natuur. Niemand kan onbewogen blijven bij deze verlatenheid, zonder te voelen dat er meer is in de mens dan de adem van zijn lichaam.”

Het feit dat Darwin al in 1836, in de context van ‘sublieme ervaringen’, niet alleen het Braziliaanse regenwoud vermeldt, maar ook de natuur in Tierra del Fuego, “waar dood en verval heersen”, is veelzeggend. Kort daarop las hij Malthus, die hem overtuigde van het belang van strijd – maar Darwin koesterde dergelijke gedachten duidelijk reeds vroeger. In elk geval wijst dit erop dat hij nooit, ook niet in de periode voorafgaand aan zijn ontdekking van natuurlijke selectie, een romantisch beeld van de natuur had. Later in zijn leven raakte Darwin het vermogen om dergelijke intense gevoelens en gedachten te hebben kwijt: “...het indrukwekkendste landschap kan dergelijke overtuigingen en gevoelens niet meer opwekken in mijn geest. Men kan werkelijk zeggen dat ik lijk op een man die kleurenblind is geworden...” Het argument dat God bestaat, omdat mensen bepaalde diepe, innerlijke ervaringen hebben die ze met God in verband brengen, gaat hoe dan ook niet op: “Dit bewijs zou valide zijn als alle mensen van alle rassen dezelfde innerlijke overtuiging hadden van het bestaan van een God; maar we weten dat dit allesbehalve het geval is” (Autobiografie, p. 83).

De vraag of de mens een onsterfelijke ziel bezit laat Darwin in het midden. Niettemin is duidelijk dat hij hieraan persoonlijk geen geloof hechtte. Hij verwijst naar de vaststelling van astronomen dat de zon zal uitdoven, waardoor alle leven op aarde zal verdwijnen. Dat is, ook voor hem, “een ondraaglijke gedachte”, tenzij men in de onsterfelijkheid

van de ziel gelooft – dan is het vooruitzicht van de vernietiging van de wereld minder vreselijk. Vermoedelijk was hij van mening dat mensen in een onsterfelijke ziel geloven, omdat ze hieruit troost putten, ook al is er geen enkel bewijs dat de ziel bestaat.

Een veel belangrijker argument voor het bestaan van God (maar niet voor de rechtvaardiging van het christendom) volgt uit “...de buitengewoon grote moeilijkheid, of eerder onmogelijkheid, te kunnen indenken dat dit immense en prachtige universum, waartoe de mens behoort met zijn vermogen ver achterwaarts en ver in de toekomst te kijken, het resultaat zou zijn van blind toeval of onvermijdelijkheid”. Ten tijde van het schrijven van *Over het ontstaan van soorten* oefende die gedachte een grote invloed op hem uit, stelt hij. Men kon hem toen, schrijft hij, een theïst noemen – hoewel Frank Brown opmerkt dat “Darwins theïsme elk conventioneel religieus persoon geschokt zou hebben” (1986, p. 24). Later zwakte die theïstische overtuiging meer en meer af, tot hij zichzelf als agnost beschouwde. Als voornaamste reden voor de groei van zijn scepticisme vermeldt hij de onbetrouwbaarheid van conclusies als die van het bestaan van God, gegeven het feit dat de menselijke geest “...zich heeft ontwikkeld uit een geest die zo eenvoudig is als die van de laagste diersoort”. Bovendien, zo voegt hij er lamarckistisch aan toe, krijgen kinderen het geloof in God met de paplepel naar binnen, wat misschien leidde tot erfelijke overleving. Hierdoor werd het voor de mens even moeilijk om het godsgehoof af te schudden “...als het voor een aap is zich te bevrijden van zijn instinctieve angst en afkeer voor een slang”. Daarop stelt hij, en hij spreekt duidelijk voor zichzelf, dat wie niet gelooft in het bestaan van een persoonlijke God of in een leven na de dood, zijn leven slechts kan laten leiden door “...gevolg te geven aan die drijfveren en instincten die het sterkst zijn, of die volgens hem de beste zijn”. De sterkste impulsen zijn volgens Darwin de sociale instincten. Wie die instincten volgt, geleid door het verlangen om goed te doen voor de anderen, zal de goedkeuring en liefde van zijn medemensen ontvangen, wat ongetwijfeld “het grootste genoegen” is dat men kan verkrijgen op deze wereld. Deze gedachtegang werkte hij verder uit in *De afstamming van de mens* (1870-1871), in het bijzonder in het derde hoofdstuk (van de eerste editie, in de tweede editie Hfdst. IV), waarin hij “het morele gevoel” bespreekt. Hij tracht de ontwikkeling ervan door natuurlijke selectie te verklaren en besluit dat, hoewel het een moeilijk en traag proces is, we mogen verwachten dat “de standaard van de moraliteit” steeds “hoger en hoger” zal worden. Die verhoging ontstaat niet door de werking van natuurlijke selectie, maar door de ‘culturele’ uitbrei-

ding van de “sociale instincten” en van het gevoel van “mededogen” naar een steeds breder wordende kring van mensen en dieren.

De rede kan iemand tot daden brengen die anderen afkeuren, maar dan zal die persoon toch nog de bevrediging voelen tenminste “zijn innerlijke gids, zijn geweten” te hebben gevolgd. Over zichzelf noteert Darwin: “Ik denk dat ik er goed aan heb gedaan mijn leven aan de wetenschap te wijden. Ik voel geen wroeging over het begaan van een of andere grote zonde, maar ik heb heel dikwijls spijt gehad dat ik niet op een meer directe manier goed voor mijn medeschepselen ben geweest.”

Besluitend kunnen we stellen dat Darwin zijn geloof in het christendom voornamelijk verloor als gevolg van zijn onderzoek tijdens de ‘cruciale jaren’ en de dood van zijn dochter Annie. De bewering van sommige auteurs dat hij stierf als atheïst klopt echter niet. Evenmin mag men geloof hechten aan de vooral in de Angelsaksische wereld wijdverspreide legende dat hij zich op zijn doodsbed bekeerde tot het christendom – en tot alles wat dit inhoudt, onder meer het geloof in mirakels, de onsterfelijke ziel, de verrijzenis van Jezus en de wederopstanding van de doden. In zijn boek *The Darwin Legend* (1994) heeft John Moore de oorsprong van die legende blootgelegd en duidelijk aangetoond dat de zogenaamde bekering nooit plaatsvond. Darwin bleef altijd geloven in een schepper, maar hij was onzeker over de aard ervan. In elk geval verwierp hij de gedachte dat God persoonlijk kan ingrijpen in het leven van mensen of in de evolutie van de natuur. God ligt misschien aan de basis van het bestaan van de natuurwetten, maar hij programmeerde die naar alle waarschijnlijkheid niet met voorbedachten rade. Over het ontstaan van het leven schreef Darwin in een brief aan Hooker dat het “zuivere onzin” is om hierover na te denken, gegeven de toenmalige wetenschappelijke kennis hierover; “men zou evengoed kunnen nadenken over het ontstaan van de materie” (1863, geciteerd in Brown, 1986, p. 22). Maar in een brief die hij acht jaar later schreef speculeert hij over het ontstaan van het leven in “een warme, kleine vijver, waarin door licht, hitte, elektriciteit, enzovoort een eiwit kan ontstaan dat vervolgens meer complexe veranderingen kan ondergaan...” (geciteerd in De Beer, o.c., p. 271). De geschiedenis van de biologie in de tweede helft van de twintigste eeuw heeft ondertussen ook deze hypothese van Darwin bevestigd.

Het ontstaan van soorten en natuurlijke en seksuele selectie

“Wij aanschouwen het gelaat van de natuur als schitterend van vreugde, wij zien vaak grote overvloed aan voedsel; maar wij zien niet, of wij vergeten, dat de vogels die zo onbekommerd rond ons zingen, vooral leven van insecten of zaden en dus onophoudelijk leven vernietigen; of wij vergeten hoe veel van die zangvogels, of van hun eieren of jongen, vernietigd worden door roofvogels en roofdieren; wij denken er niet altijd aan dat hoewel er nu een grote overvloed aan voedsel mag zijn, dit niet ieder seizoen en ieder jaar het geval is.”

CHARLES DARWIN, *Over het ontstaan van soorten*, 1859, 2000, p. 62.

VRUCHTBARE EXPERIMENTEN

Als recente soorten ontstonden uit soorten die al lang bestaan of die, zoals in de meeste gevallen, uitgestorven zijn, hoe is het dan te verklaren dat sommige soorten verspreid zijn over de aarde, terwijl er onoverkomelijke hindernissen tussen de populaties onderling bestaan? Een variant op dit probleem is het voorkomen van nauw aan elkaar verwante soorten – volgens Darwin uit één soort geëvolueerd – op verschillende plaatsen op aarde. Het creationistische standpunt hieromtrent was eenvoudig: God had gelijke of sterk op elkaar lijkende soorten afzonderlijk geïntroduceerd op verschillende plaatsen.

Tijdgenoten van Darwin die het simplistische creationistische

standpunt niet deelden – maar die toen nog wel anti-evolutionair dachten – waaronder Edward Forbes, Charles Lyell en Joseph Hooker, veronderstelden dat in het verleden de plaatsen waar momenteel gelijke of gelijkaardige soorten voorkomen, met elkaar verbonden waren. De idealistische naturalist Forbes meende bijvoorbeeld dat er zich ooit een continent moet hebben uitgestrekt van Ierland tot Portugal, wat zou verklaren waarom we dezelfde soorten onder meer zowel in Ierland als in Portugal aantreffen.

Darwin kon dat niet aanvaarden. Als volgeling van Lyell nam hij aan dat het aardoppervlak inderdaad grote veranderingen had ondergaan en dat er mogelijk zoiets bestond als een ‘verloren continent’, maar een dergelijke gebeurtenis kon zich onmogelijk hebben voorgedaan binnen de tijdspanne van de levensduur van één soort. Volgens zijn hypothese moeten soorten veel beter dan tot dan toe werd aangenomen in staat zijn zichzelf over het aardoppervlak te verspreiden, ondanks het bestaan van ogenschijnlijk onoverkomelijke hindernissen. Hooker protesteerde en wierp op dat bijvoorbeeld Tasmanië en Vuurland identieke plantensoorten bezitten. Organismen, meende hij, kunnen onmogelijk van de ene kant van de wereld naar de andere migreren, in acht genomen oceanen, bergketens, woestijnen, enzovoort.

Darwin zette zich aan het werk om zijn hypothese experimenteel te testen. Tussen eind 1854, de periode van zijn onderzoek naar rankpotigen, en mei 1856, toen hij begon te schrijven aan wat *Natural Selection* had moeten worden (zie *infra*), voerde hij verschillende experimenten uit die tot het beste wetenschappelijk onderzoek behoren van de negentiende eeuw, in elk geval wat de biologie betreft. Hij plaatste zaden van verschillende soorten planten in tanks gevuld met zout water, om te onderzoeken hoe lang ze hun vruchtbaarheid behouden. Daartoe diende hij zaden van dezelfde soorten op verschillende tijdstippen uit de tanks te halen, waarbij hij alles nauwgezet moest bijhouden. Op basis van de onderzochte vruchtbaarheidsduur, en rekening houdend met de geschatte snelheid waarmee een zaadje door de zeegolven wordt verplaatst, berekende hij hoe ver een vruchtbaar zaadje kan geraken. Hij onderzocht vogeluitwerpselen op zadensoorten en ging de vruchtbaarheidsduur ervan in de uitwerpselen van verschillende vogelsoorten na. Die berekeningen zorgden, samen met zijn kennis van het migratiegedrag van vogels, voor inzicht in het bereik waarin en de snelheid waarmee vruchtbare zaden konden worden verspreid. Hij ging na welke dier- en plantensoorten zich vasthechten aan de poten van vogels, om zo verspreid te worden. Hij plaatste dode vogels, met zaden in hun ingewanden, in zijn zoutwaterreservoirs, om

te onderzoeken hoe lang de zich op deze wijze voortbewegende zaden vruchtbaar bleven. Het principe van het scheermes van Ockham volgend – dat stelt dat men aan een verklaring niet meer veronderstellingen moet toevoegen dan strikt noodzakelijk is – overtuigden de resultaten van al die experimenten hem ervan dat soorten de planeet kunnen koloniseren, ook zonder dat men het bestaan van verloren continenten en dergelijke moet aanvaarden. Geconfronteerd met die resultaten bekende Hooker zijn ongelijk.¹

Eveneens omstreeks het midden van de jaren vijftig ging Darwin zich intensief toeleggen op het kweken van duiven, een onderzoek dat in het verlengde van zijn rankpotigen-studie te situeren valt. Hij wilde meer te weten komen over het optreden van variatie in gedomesticeerde soorten en over het proces van kunstmatige selectie. Daartoe werkte hij zich in de subcultuur van kwekers, duivententoonstellingen en gespecialiseerde tijdschriften in.² In tegenstelling tot wat men soms denkt deed hij niet zelf aan kunstmatige selectie met zijn duiven. De resultaten van ‘echte’ kwekers volstonden, evenals hun expertise in het herkennen van variatie. Desmond & Moore hierover (1991, p. 428): “Darwin wilde aantonen dat de natuur bestaat uit een myriade van kleine variaties, onzichtbaar voor iedereen behalve ervaren kwekers. Deze enthousiastelingen konden tot op een millimeter oordelen. En de verschillen die alleen zij konden zien, vormden het ruwe materiaal dat gedurende generaties van selectieve kweek geaccentueerd zou worden. Uit zulke geringe afwijkingen hadden kwekers enorme veranderingen gemodelleerd, wat leidde tot de huidige kropduiven, pauwstaartduiven, romeinen en tuimelaars. Zo enorm eigenlijk dat, indien deze vogels wild waren, zoölogen ze als verschillende soorten, misschien als verschillende geslachten, zouden hebben geklasseerd.”

Darwin maakte de sprong van het ‘kunstmatige’ naar het ‘natuurlijke’: “Hij geloofde dat gelijkaardige, onmerkbaar variaties de sleutel tot de malthusiaanse selectie door de Natuur zelf bevatten. Zwakke, slecht-aangepaste variaties werden door de Natuur verwijderd, net zoals door de kweker. De goede variaties floreerden en door de generaties heen werden bepaalde trends ‘aangemoedigd’. Adaptieve eigenschappen werden er als door een onzichtbare kweker uitgehaald. ‘Kunstmatige selectie’ toonde de ambachtsman die de natuur modelleert; de ‘selecterende’ hand van de Natuur zelf was oneindig superieur” (ibid, p. 428). Wanneer Darwin later de ‘verborgen hand’ van natuurlijke selectie vermeldde, hanteerde hij voor zichzelf een duivenkweker als model of metafoor. Deze denkbeeldige kweker kiest, op basis van voor de leek onopvallende, maar voor hem uiterst belangrij-

ke eigenschappen, bepaalde duiven uit om ze te laten paren met andere, eveneens zorgvuldig geselecteerde exemplaren. Darwins duivenkweker-metafoor leidde in *Over het ontstaan van soorten* en in later werk tot antropomorfe taal- en beeldgebruik, wat nog tijdens zijn leven een aantal misverstanden en problemen veroorzaakte. Browne hierover: “Darwin kon niet anders dan natuurlijke selectie antropomorfiseren tot een paarceremonie, vaardig in elkaar gezet door een wijze, alziende en praktisch denkende Engelse gentleman. Hoewel voornamelijk als metafoor bedoeld en buitengewoon handig in die rol, raakte Darwins gebruik van de idee van ‘natuurlijke’ selectie niettemin hopeloos en onvermijdelijk verstrikt in antropomorfische implicaties” (1995, p. 522).³

Zoals onder meer Peter Bowler (1988) uiteenzet, werd het feit dat *evolutie* bestaat, relatief snel na het verschijnen van *Over het ontstaan* aanvaard, maar niet het mechanisme van natuurlijke selectie. Darwin ondervond al snel dat velen niet begrepen wat hij precies bedoelde met natuurlijke selectie, wat hem de uitspraak “Ik moet wel een zeer slecht uitlegger zijn” ontlokte. Wie zijn werk kent, weet echter dat hij de dingen uitzonderlijk goed uitlegde. Het probleem was de dubbelzinnigheid van de term ‘natuurlijke selectie’. Sommigen beweerden dat de natuur niet kan selecteren, anderen dat selectie iemand veronderstelt die selecteert – en men vroeg zich af hoe Darwin dat over het hoofd had kunnen zien. “Ik veronderstel dat ‘natuurlijke selectie’ een slechte term was”, schreef hij, en voegde er aan toe: “*Natuurlijk Behoud* was misschien beter geweest” (geciteerd in Desmond & Moore, 1991, p. 492). Niettemin bleef de term tot vandaag behouden. Pogingen hem te vervangen – in het Nederlands bijvoorbeeld door ‘teeltkeus’ – zijn, voorzover ik kan nagaan, niet nagevolgd. Dat het woord ‘teeltkeus’ in onbruik raakte lijkt mij trouwens positief; de mogelijke verwarring is hier immers nog groter. Meer nog dan ‘natuurlijke selectie’ lijkt ‘natuurlijke teeltkeus’ een bewust persoon te impliceren die de teelorganismen kiest.

DE ZWARTE DOOS VAN DE ERFELIJKHEID

Duiven waren niet de enige organismen die Darwin bestudeerde om inzicht te verwerven in variatie. Eveneens omstreeks het midden van de jaren vijftig onderzocht hij intensief de voortplantingswijzen van planten. In tegenstelling tot de meeste botanisten van zijn tijd geloofde hij niet in zelfbestuiving als regel. Zijn hypothese was dat kruisbe-

stuiving – seksuele voortplanting – de meest voorkomende manier van reproductie bij planten was. Seksuele reproductie zorgt immers voor voortdurende variatie en variatie was een elementair onderdeel van zijn theorie. Hij kruiste allerlei planten met elkaar om na te gaan hoe de tweede generatie eruit zou zien, en startte een gedetailleerde studie van de manier waarop insecten bloemen bevruchten en van de wijze waarop bloemen aangepast zijn aan de insecten die hen bevruchten. Hij zag in dat bloemen en insecten wederzijds en vaak verbluffend ingenieus aan elkaar aangepast zijn. “God is in de details”, had William Paley opgemerkt, “en hetzelfde geldt voor natuurlijke selectie”, begreep Darwin (Browne, 1995, p. 529).

Zijn onderzoek naar de bevruchtingswijzen van bloeiende planten was niet alleen van groot belang voor zijn nadenken over het soortenprobleem, maar droeg ook in grote mate bij tot een aantal werken die na *Over het ontstaan van soorten* werden gepubliceerd. In de eerste plaats was dat *On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids Are Fertilized by Insects, and the Good Effects of Interbreeding* (eerste editie 1862, tweede, uitgebreide editie gepubliceerd in 1877 onder de titel *The Various Contrivances by which Orchids Are Fertilized by Insects*). In 1876 publiceerde hij *The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom* (tweede editie 1878). Tussen 1862 en 1868 zagen vijf artikelen over variatie in bloemen van dezelfde soort het daglicht. In 1884 bundelde Darwins zoon Francis deze teksten en gaf ze in boekvorm uit onder de titel *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species* (volume 26 van het verzameld werk). In tegenstelling tot wat vaak wordt aangenomen dacht Darwin niet dat variatie willekeurig, door louter toeval, ontstaat. Geheel in lijn met zijn poging tot ‘newtonisering’ van de biologie veronderstelde hij dat fysico-chemische processen, die gereguleerd worden door natuurwetten, eraan ten grondslag liggen. Doelmatigheid van de variatie sloot hij uit; variatie ontstaat niet in functie van een adaptieve behoefte van een organisme, een populatie of een soort ten aanzien van de omgeving. De situatie is vergelijkbaar met zijn uiteenzetting over de vorm van stenen en de architect die met de stenen een huis bouwt. Hun specifieke vorm hangt af van de werking van natuurwetten, maar die vormden de stenen niet opdát ze ooit hetzij in een muur, hetzij in een pilaar zouden worden verwerkt. Hetzelfde geldt voor de variatie van eigenschappen van organismen. Er moeten wetmatige processen bestaan die de variatie van eigenschappen regelen, meende Darwin. Die processen kunnen echter niet voorzien welke eigenschappen adaptief zijn en welke niet.

Elke onderzoeker die zich inlaat met dit aspect van Darwins werk

ontkomt niet aan de vraag hoe het kan dat hij de wetten van Mendel niet ontdekte. Men kan hem echter moeilijk onder de neus wrijven dat hij Mendels inzicht in erfelijkheid en in de precieze oorzaak van variatie ontbeerde. Hoewel Darwins experimenten vaak aan Mendels beroemde kruisingsproeven met erwten doen denken, zijn er grote verschillen. Mendel hanteerde een ander conceptueel uitgangspunt: hij beschouwde de natuur als samengesteld uit 'discrete' (dat wil zeggen van elkaar losstaande) 'deeltjes', die door de generaties heen gelijk blijven en al dan niet tot 'expressie' komen. Darwin, hoewel goed beseffend dat bepaalde eigenschappen soms pas weer opduiken na enkele generaties, vermoedde dat er in sommige gevallen een vermenging (*blending*) van de eigenschappen kan ontstaan. Die opvatting blijkt ook uit zijn pangenesis-theorie, zijn foute visie op erfelijkheid.⁴ Hierbij aansluitend veronderstelde hij dat variatie soms gradueel verdeeld was, bijvoorbeeld met betrekking tot grootte of kleurintensiteit van bloemen. Bovendien beschikte Darwin niet over Mendels wiskundige capaciteiten, noodzakelijk voor de formulering van de erfelijkheidswetten. Dat alles leidde ertoe dat hij, ondanks zijn talloze experimenten met betrekking tot de problematiek van variatie en erfelijkheid, niet tot diens conclusies kwam.

Vaak wordt gesteld dat Darwin enorm aan inzicht zou hebben gewonnen, indien hij Mendels cruciale artikel *Versuche über Pflanzen-Hybriden* (1866) had gekend.⁵ Dit staat echter helemaal niet vast. In de eerste plaats was het voor Darwin voldoende om in te zien dat de natuur voortdurend variatie produceert. Hij zocht wel naar de oorzaak daarvan, maar behandelde dat probleem, telkens wanneer variatie ter sprake kwam in de context van evolutie en natuurlijke selectie, als een 'zwarte doos'. Hetzelfde geldt in essentie voor de problematiek van erfelijkheid: het was voldoende dat Darwin ervan overtuigd was dat eigenschappen – naar hij aannam, in de meeste gevallen – erfelijk worden doorgegeven. Zijn pangenesis-theorie was foutief, maar hij had geen correct inzicht in erfelijkheid nodig om zijn evolutietheorie te kunnen formuleren.

De meeste van Darwins boeken van na 1859 spitten een bepaald thema uit dat in *Over het ontstaan van soorten* ter sprake kwam. De hierboven vermelde werken over planten, bloemen, bevruchting en insecten zijn verdere uitwerkingen van de idee dat variatie telkens opnieuw optreedt. Hij toont dit feit op zich aan, evenals de functionaliteit of adaptiviteit van de vorm van bloemen en het gedrag van insecten. Hij beschouwde een goede erfelijkheidstheorie (zoals de mendeliaanse genetica) niet als de ontbrekende schakel in zijn evolutietheorie. Ten

eerste nam hij immers aan een plausibele theorie te bezitten, de pan-genesis-theorie, en ten tweede zag hij, op basis van talrijke observaties, de erfelijkheid van vele eigenschappen in.

Ik merkte al op dat hij, ook in *Over het ontstaan van soorten*, veronderstelde dat verworven eigenschappen soms kunnen worden doorgegeven, en dat eigenschappen kunnen verdwijnen door een verminderd gebruik ervan, maar in het algemeen hechtte hij het meeste belang aan “harde overerving”, niet aan “zachte overerving” (Mayr, 1982, pp. 687-693). We kunnen het foute van zijn speculaties over het erfelijkheidsmechanisme van zijn populatiedenken scheiden. Dat betekent uiteraard niet dat Darwin de erfelijkheidsproblematiek onbelangrijk achtte; integendeel, het bestaan van erfelijkheid is een van de belangrijkste aspecten van zijn evolutietheorie. Zonder erfelijkheid kunnen de door natuurlijke selectie behouden eigenschappen niet aan de volgende generaties worden doorgegeven, wat de accumulatie van eigenschappen onmogelijk maakt (zie ook *infra*). Een verklarende theorie over erfelijkheid was echter niet noodzakelijk om de realiteit ervan te kunnen hanteren als een van de elementen in zijn evolutietheorie, net zomin als Mendel kennis nodig had van DNA voor de formulering van zijn erfelijkheidswetten. Bovendien staat helemaal niet vast dat Darwin zou hebben ingezien dat Mendels werk een oplossing biedt voor de problematiek van het ontstaan van variatie, noch dat het erfelijkheid beter verklaart dan zijn eigen opvatting hierover. In onze tijd, na de zogenaamde *evolutionaire* of *moderne synthese*, de verbinding tussen het darwinistische evolutieconcept en de genetica in de jaren twintig van de vorige eeuw, lijkt dat vanzelfsprekend, maar in de tweede helft van de negentiende en de eerste decennia van de twintigste eeuw lag de situatie anders. Ik beperk mij tot de essentie van dit onderwerp, met name in de context van de vraag waarom het zo lang duurde voor darwinisme en mendelisme met elkaar verbonden werden.⁶

DARWIN EN MENDEL: EEN MOEIZAAM HUWELIJK

In 1900 werden Mendels erfelijkheidswetten ‘herontdekt’ door, onafhankelijk van elkaar, Carl Correns, Hugo de Vries en Erich von Tschermak – hoewel de onafhankelijkheid van de laatste twee onder-tussen ter discussie staat. Vandaag lijkt een snelle vereniging van darwinisme en mendelisme (korte tijd later herdoopt tot *genetica*) voor de hand te liggen, maar historisch onderzoek wijst uit dat mendelianen

en darwinisten elkaar in het eerste decennium van de twintigste eeuw eerder vijandig bejegenden. Peter Bowers (1988) stelling dat, indien men het mechanisme van natuurlijke selectie als het belangrijkste aspect van Darwins evolutietheorie beschouwt, de ‘darwinistische revolutie’ pas in de twintigste eeuw heeft plaatsgevonden, is in dit verband verhelderend. Bower wijst erop dat in de negentiende eeuw en in de eerste decennia van de twintigste eeuw slechts weinigen natuurlijke selectie aanvaardden. Ernst Mayr beweert dat de algemene acceptatie van evolutie *op zich*, ten gevolge van Darwins werk, als een revolutie kan worden beschouwd, maar hij is het met Bower eens dat het mechanisme van natuurlijke selectie veel minder navolging kreeg: “Tot de jaren twintig en dertig van de vorige eeuw waren vrijwel alle belangrijke boeken over evolutie – die van Berg, Bertalanffy, Beurlen, Böker, Goldschmidt, Robson, Robson en Richards, Schindewolf, Willis, en die van alle Franse evolutionisten, waaronder Cuénot, Caullery, Vandel, Guyénot, en Rostand – sterk of minder sterk anti-darwinistisch [dat wil zeggen, contra natuurlijke selectie]. Onder niet-biologen was het darwinisme zelfs nog minder populair. Vooral de filosofen waren er nagenoeg unaniem tegen gekant, en die tegenkanting hield tot relatief recent aan” (1982, p. 549).

Men had grote problemen met de vraag hoe variatie en selectie een complex orgaan als het oog kunnen doen ontstaan.⁷ Darwin erkende dat het oog bijzonder sterk de indruk wekt het product van ontwerp te zijn, maar bleef – terecht – volhouden dat ook een dergelijk orgaan evolutionair tot stand kwam, als gevolg van variatie en selectie. Het grote misverstand bij de tegenstanders van natuurlijke selectie was (en is) het volgende. Volgens Darwin zal elke variatie die overleving en/of voortplanting bevordert, door natuurlijke selectie ‘behouden’ worden en erfelijk worden doorgegeven. Dat proces verloopt geleidelijk en blind. Het oog, bijvoorbeeld, was niet voorzien bij het ontstaan van de eerste gespecialiseerde lichtgevoelige cellen waaruit, na vele generaties, een oog zou voortkomen. Critici stellen zich vragen bij de adaptieve functie van elke evolutionaire verandering van een orgaan of eigenschap, voordat de functionaliteit ervan onmiskenbaar is, zoals bijvoorbeeld bij het oog. Ik ga daar later nog dieper op in, maar leg nu de essentie van het misverstand bloot. Behalve door Darwin zelf, die in *Over het ontstaan van soorten* ingaat op de problematiek van het ontstaan van het oog (*Organen van extreme perfectie*, pp. 187–194), laat ik me daarbij sterk inspireren door evolutiebiologen als George Williams, John Maynard Smith, William Hamilton en Richard Dawkins, die het belang en de kracht van natuurlijke selectie beklemtonen. Mijn korte

uiteenzetting over de evolutie van het oog steunt voornamelijk op Dawkins' *Climbing Mount Improbable* (1996, in het bijzonder hoofdstuk 5).

In de evolutie van het oog merken we dat elke 'stap' een duidelijke functionaliteit – en bijgevolg adaptieve waarde – heeft. Wie, zoals de creationist beweert dat 'een half oog' geen selectief voordeel biedt, mist de hele redenering. Ten eerste kan er slechts sprake zijn van 'een half oog' als we kunnen vergelijken met iets dat we een 'heel' of 'afgewerkt' oog noemen. Maar zo werkt evolutie niet; het ontstaan van 'afgewerkte ogen' was niet voorzien. Ten tweede volgt uit Darwins evolutietheorie dat 'afgewerkte ogen' eigenlijk niet bestaan of in elk geval dat dergelijk taalgebruik misleidend is. Elk oog is, op het moment dat het bestaat en functioneel is, 'afgewerkt' – in elk geval vanuit het perspectief van het organisme dat het oog bezit. Richard Dawkins drukt het als volgt uit: "Wat wij misschien beschouwen als een tussenstation op de weg naar een geavanceerder oog, kan voor het dier zelf zijn meest vitale orgaan zijn, en is zeer waarschijnlijk het ideale oog voor zijn eigen specifieke manier van leven" (1996, p. 128).

Dat betekent dat we, achteraf beschouwd, in elk stadium van de evolutie van het oog een bepaalde mate van functionaliteit kunnen toeschrijven aan het orgaan dat we 'oog' noemen. De term 'oog' wordt hierdoor duidelijk relatief. Op welk moment in de evolutie men iets een oog noemt, is een kwestie van afspraak over de vereiste lichtgevoeligheid, het vermogen om visuele informatie te verwerken. Mensen hebben de neiging een menselijk oog als 'afgewerkt' te beschouwen, maar in vergelijking met haviksogen zijn de onze slechts ten dele 'afgewerkt'. Vanuit een darwinistisch perspectief zijn dergelijke uitspraken niet zinvol. Van belang is dat onze ogen, net als die van een havik en net als alle andere soorten 'ogen', in hun specifieke ecologische context een bepaalde adaptieve waarde bezitten.

Hetzelfde geldt voor elk 'stadium' in de evolutie van het oog, en dat reeds vanaf de eerste lichtgevoelige cel. Een organisme dat licht kan detecteren is in het voordeel ten opzichte van organismen die dat niet kunnen. Aangezien lichtgevoeligheid een adaptieve en erfelijke eigenschap is, zal ze hoogstwaarschijnlijk worden doorgegeven aan de volgende generatie. Daarbij treedt echter opnieuw variatie op waarop natuurlijke selectie opnieuw kan inwerken. Een variatie met een ietwat grotere lichtgevoeligheid heeft een grotere overlevings- en reproductiewaarde en zal verspreid geraken over de volgende generatie. Hetzelfde geldt voor andere vermogens als kleurzicht en stereoscopisch zicht. Als dat proces zich vele duizenden keren herhaalt, kan dat leiden

tot wat wij, misleidend, een ‘afgewerkt oog’ noemen.

De kern van de zaak is dat kleine maar functionele wijzigingen gra-dueel geaccumuleerd worden door voortdurende variatie en selectie. Tot op heden vinden velen het moeilijk deze gedachtegang van Darwin te begrijpen en te aanvaarden. Rond de periode van de ‘herontdekking’ van de wetten van Mendel waren enkele evolutietheorieën in omloop die zich afzetten tegen het zopas beschreven darwinistische mechanisme van variatie en cumulatieve selectie, of die er een persoonlijke, niet-darwinistische interpretatie aan gaven. Het voorbeeld van de mutatietheorie van de Nederlander Hugo de Vries (1848-1935) kan tevens duidelijk maken waarom Darwins aanvaarding van het mendelisme allerm minst zeker is. In *Die Mutationstheorie* (twee volumes, 1901-1903) nam De Vries aan dat evolutie schoksgewijs, met discontinue sprongen verloopt, en dit relatief snel. Aan de basis van het hele proces lagen volgens hem mutaties, wat in zijn terminologie het plotseling tot expressie komen van een nieuwe eigenschap of van een grote afwijking van een reeds bestaande eigenschap betekent. Op deze ‘saltationistische’ wijze konden nieuwe (sub)soorten ontstaan. Het bestaan van natuurlijke selectie verwierp hij niet, maar hij nam aan dat dit slechts het mechanisme is dat zorgt voor de eliminatie van niet-levensvatbare mutaties. De ‘productieve’ of ‘creatieve’ kracht ervan begreep hij niet. De evolutiebiologen van het begin van de twintigste eeuw die Darwins werk kenden en begrepen, verwierpen De Vries’ theorie. Ondertussen weten we dat het begrip ‘mutatie’ anders moet worden geïnterpreteerd, maar dat inzicht hadden de eerste genetici of ‘mendelianen’ niet. Bowler merkt hierover op: “Moderne genetici beschouwen mutaties als veranderingen in de structuur van aparte genen, wat nieuwe eigenschappen in de kweekpopulatie introduceert en daardoor de variabiliteit ervan doet toenemen. De genetische theorie van natuurlijke selectie neemt aan dat alleen die mutaties die kleine eigenschapsveranderingen veroorzaken, de kans hebben door selectie behouden te worden, zodat hun frequentie in de populatie toeneemt en ze deelnemen aan de evolutie van de soort. Dat was echter niet hoe de term ‘mutatie’ in het eerste decennium van de twintigste eeuw werd gebruikt. Hugo de Vries populariseerde de term als eerste door hem te gebruiken om er grootschalige genetische veranderingen mee aan te duiden die in staat zijn ogenblikkelijk een nieuwe subsoort of zelfs soort te produceren” (1983, p. 197). Indien Darwin Mendels artikel uit 1866 had gelezen, zou hij de daarin uiteengezette erfelijkheids-theorie wellicht eveneens als ‘saltationistisch’ hebben begrepen – en bijgevolg verworpen.

DE PUBLICATIE VAN 'HET GROTE BOEK'

Omdat de context dat vereiste, maakte ik hierboven een sprong voorwaarts in de geschiedenis. Ik keer nu terug naar de jaren voor de publicatie van *Over het ontstaan van soorten*. In 1856 begon een aantal van Darwins vrienden, waaronder Lyell, Huxley, Hooker en Wollaston,⁸ hem aan te moedigen een tekst te publiceren waarin hij zijn ideeën over evolutie en natuurlijke selectie zou uiteenzetten. Vooral Lyell wees erop dat, indien hij te lang aarzelde, iemand anders met dezelfde opvattingen voor de dag zou kunnen komen. Darwin was er wetenschappelijk klaar voor om zijn ideeën op papier te zetten en te publiceren, maar hij voelde zich overweldigd door de filosofische implicaties van zijn denken en door wat dit kon teweegbrengen. Janet Browne verduidelijkt: "Darwin zag zich geconfronteerd met de zware taak de Victoriaanse kijk op de natuur te heroriënteren. Hij moest hen tonen dat hun standaardideeën van een goedaardige, nagenoeg perfecte natuurlijke wereld, waarin insecten en zaden ontworpen zijn om vogels te voeden en vogels om katten te voeden, en waarin schoonheid aan alle dingen was gegeven met een doel, verkeerd waren – dat de idee van een liefhebbende God die alle levende wezens schiep en mannen en vrouwen deed ontstaan op zijn minst een fabel was. De wereld die Sedgwick en Henslow koesterden, de met morele zin doordrenkte wereld die de mensheid helpt hogere doelen in het leven te zoeken, was niet die van Darwin. Darwins kijk op de natuur was donker – zwart. Op haar meest elementaire niveau vereiste deze theorie een ontstellende heraanpassing van de intellectuele en emotionele focus. Waar de meeste mannen en vrouwen geloofden in een bepaald ontwerp in de natuur – een bepaald soort plan en orde – en de diepgewortelde, veelal onverwoordbare overtuiging bezaten dat hun bestaan zin had, wilde Darwin hen alle leven doen beschouwen als ontstaan van enig goddelijk doel" (1995, p. 542).

Darwin begreep dit alles bijzonder goed. Uit zijn aantekenboekjes blijkt zelfs dat hij de gevolgen van zijn ontdekking van het mechanisme van natuurlijke selectie al tijdens de 'cruciale jaren' inzag. Niettemin zette hij zich in mei 1856 aan het schrijven van wat hij zijn 'grote boek' noemde. De geplande titel was *Natural Selection*. Hij schreef het hele jaar door, evenals in 1857, en in de lente van 1858 kon hij tien hoofdstukken als afgewerkt beschouwen. Indien hij ongestoord verder had kunnen werken, zou hij zijn 'grote boek' vermoedelijk in de vroege jaren zestig hebben gepubliceerd. In juni 1858 ontving hij evenwel een tekst van Alfred Russel Wallace die zijn plannen helemaal in de war stuurde.

Wallace (1823-1913), net als Darwin een geboren naturalist, had aan het einde van de jaren veertig een expeditie naar Zuid-Amerika meegemaakt die zijn interesse in de geografische verspreiding van soorten wekte. Hij had Chambers' *Vestiges* gelezen en was er – anders dan Darwin – sterk van onder de indruk. Ook Lyells *Principles of Geology* kende hij en net als Darwin was hij door de lectuur ervan uniformitarist geworden. In 1854 vertrok hij opnieuw op expeditie, ditmaal naar de eilanden van de Maleise archipel. In zijn eerste wetenschappelijk artikel uit 1855 ontvouwde hij de idee dat een nieuwe soort ontstaat in een omgeving die bewoond is door een of meerdere verwante soorten. Darwin had deze tekst gelezen. Hij begreep dat Wallaces evolutiemodel een 'boomstructuur' vertoonde, maar zag in dat het geen verklaring bood voor het ontstaan van nieuwe soorten. De tekst die hij in juni 1858 van Wallace ontving, getiteld *On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely from the Original Type*,⁹ gaf een dergelijke verklaring wel. Ze leek volgens Darwin als twee druppels water op de verklaring die hij zelf ontwikkeld had. Net als Darwin was Wallace op het mechanisme van natuurlijke selectie gestoten door de lectuur van Malthus' *An Essay on the Principle of Population*. De meeste hedendaagse auteurs zijn het erover eens dat Darwin in paniek raakte toen hij beseftte dat iemand dezelfde theorie had uitgewerkt en die bovendien in een publiceerbaar artikel had uiteengezet. Desmond & Moore bijvoorbeeld merken op: "Op 18 juni, toen de postbode arriveerde, stortte zijn wereld in. Al die jaren van verschrikkelijke beproeving, van mentale destructie, doorstaan in zijn angst voor de reactie en voor zijn respectabiliteit. Al het ziekmakende uitstel, het gewetensonderzoek wanneer hij raakte aan het onaanraakbare, en uiteindelijk, na twintig jaar, zo dicht bij publicatie. Nu, op een rustige vrijdagochtend, kwam een pakje van de andere kant van de wereld. (...) Darwin zag zijn levenswerk in stukjes uiteenvallen. 'Je woorden zijn dubbel en dik waar geworden', riep hij Lyell toe. Iemand was hem voor geweest" (1991, p. 466).

Van alle mogelijke naturalisten had Wallace Darwin uitgekozen om zijn tekst na te lezen en te beoordelen en om, indien goedgekeurd, hem te helpen bij het publiceren ervan. Darwin vroeg Lyell en Hooker om raad. Zij adviseerden hem om snel een publicatie voor te bereiden die zowel Wallaces tekst zou bevatten als uittreksels uit Darwins eigen werk. Het klaargestoomde geheel kreeg als titel *On the Tendency of Species to Form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Selection*. De tekst werd voorgelezen tijdens een bijeenkomst van de *Linnean Society* en gepubliceerd in de *Proceedings* ervan.¹⁰ De publicatie bestaat uit Wallaces tekst, een fragment van Dar-

wins *Natural Selection*-manuscript en een deel van een brief van Darwin aan Asa Gray (5 september 1857), waarin hij kort zijn basisinzichten over evolutie door natuurlijke selectie uiteenzet. De tekst veroorzaakte geen beroering. De president van de *Linnean Society* merkte tijdens de bijeenkomst aan het einde van het jaar zelfs op “...dat het jaar niet gekenmerkt was door enige opvallende ontdekking” (Bowler, 1996, p. 113). Zelf schreef Darwin er in zijn *Autobiografie* over: “Het uittreksel uit mijn manuscript en de brief aan Asa Gray waren niet bedoeld voor publicatie en waren daarom slecht geschreven. De verhandeling van Wallace was echter in prachtige bewoordingen en zeer helder. Niettemin kreeg ons gezamenlijke product weinig aandacht, en de enige gepubliceerde reactie die ik me kan herinneren was afkomstig van Professor Houghton uit Dublin, die stelde dat al het nieuwe onjuist en het juiste oud was. Dit laat zien hoe noodzakelijk het is dat elke nieuwe visie uitvoerig wordt verklaard om de aandacht van de lezers te kunnen trekken” (p. 118). Darwin verwijst hier uiteraard onrechtstreeks naar *Over het ontstaan van soorten*, dat de ‘nieuwe visie’ uitgebreid behandelde en dat wel degelijk op publieke aandacht kon rekenen.

De vraag of Darwins handelwijze tegenover Wallace correct was, is al vaak onderwerp van discussie geweest. Ik ga niet op de details van deze kwestie in. Wel wil ik erop wijzen dat grondig onderzoek aan toont dat de verschillen tussen hun beider opvattingen veel groter waren dan Darwin op dat moment zelf dacht, en dat Darwin met zijn inzicht in en onderzoek naar evolutie, natuurlijke selectie, divergentie van soorten, enzovoort, veel verder stond dan Wallace. Deze laatste heeft in elk geval nooit de indruk gewekt zich onheus behandeld te voelen. Integendeel, ze werden bijzonder goede vrienden, ook al kwamen hun theoretische meningsverschillen later steeds duidelijker naar voren (cf. *infra*).

Darwin liet het niet bij de beknopte bekendmaking van zijn evolutionaire ideeën in de *Proceedings* van de *Linnean Society*, maar begon tegen een hoog tempo zijn *Natural Selection*-manuscript te herwerken en samen te vatten. Het hieruit resulterende boek lag op 24 november 1859 in de boekhandel en heette *On the Origin of Species by Means of Natural Selection: or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, in het Nederlands vertaald als *Over het ontstaan van soorten door middel van natuurlijke selectie, of het behoud van bevoordeelde rassen in de strijd om het leven* (2000). De uitgever was John Murray te Londen, die voorzichtigheidshalve slechts 1250 exemplaren had laten drukken. De eerste druk was echter onmiddellijk uitverkocht. Tijdens Darwins le-

ven zouden er nog vijf telkens bijgeschaafde edities volgen, evenals verschillende vertalingen. In de zesde editie verscheen voor het eerst het woord ‘evolutie’. De vroegere uitgaven gaven wel al het woord ‘geëvolueerd’ te zien, zoals in de beroemde laatste zin van *Over het ontstaan* (die ik citeer op pagina 133). Voor het woord ‘evolutie’ in de zesde editie opdook, had hij het al gebruikt in *The Descent of Man* (1870–1871). De belangrijkste wijziging in de zesde uitgave was evenwel de toevoeging van het nieuwe hoofdstuk VII, getiteld *Miscellaneous Objections to the Theory of Natural Selection*, waarin hij de belangrijkste wetenschappelijke kritieken op zijn theorie bespreekt. Tot vandaag wordt het boek op verschillende plaatsen ter wereld nog steeds gedrukt en verkocht, in verschillende edities. De recente Nederlandse vertaling is gebaseerd op de eerste editie.

HET ONTSTAAN VAN SOORTEN

In wat voorafging werden Darwins belangrijkste inzichten, zoals samengevat en besproken in *Over het ontstaan van soorten*, reeds besproken. Ik kan mij hier dan ook beperken tot een relatief kort overzicht van Darwins “ene lange bewijsvoering” (zoals hij zelf *Over het ontstaan* omschreef), waarbij ik de logische structuur ervan poog bloot te leggen. Ik ga ook beknopt in op de historische aspecten van Darwins inzichten en op enkele hedendaagse opvattingen en discussies erover.

Het boek bestaat in feite uit drie delen. De eerste vijf hoofdstukken behandelen het mechanisme van natuurlijke selectie, de volgende vier nemen de mogelijke bezwaren tegen de theorie onder de loep en de laatste vijf tonen aan hoe verschillende natuurlijke fenomenen die voordien geen of een onbevredigende verklaring kenden, kunnen worden begrepen aan de hand van de in het boek uitgewerkte evolutietheorie.

In het eerste hoofdstuk, *Variatie onder Domesticatie*, legt Darwin uit hoe, gebruikmakend van de in elke generatie opnieuw voorkomende variatie, dier- en plantentelers door voortdurende ‘kunstmatige selectie’ sterk afwijkende variëteiten van gedomesticeerde dier- en plantensoorten hebben geproduceerd. Met betrekking tot de vraag naar het ontstaan van variatie verwijst hij naar het belang van seksuele reproductie. Hij veronderstelt daarbij – verkeerdelijk, zoals we nu weten – dat de effecten van de omgeving op het reproductieproces iets te maken hebben met het ontstaan van variatie. Hij stipt ook het belang van erfelijkheid aan en schrijft: “Iedere variatie die niet is overgeërfd, is

onbelangrijk voor ons” (p. 12). Geselecteerde variaties moeten immers doorgegeven kunnen worden om evolutie mogelijk te maken. Hij gaat uitgebreid in op de verschillende duivenvariëteiten (‘rassen’) en legt uit dat die volgens hem variaties zijn op één soort: de rotsduif (*Columba livia*). Sommige andere naturalisten veronderstelden dit eveneens, maar Darwin begreep hoe de variëteiten waren ontstaan, namelijk door de accumulatie van “lichte verschillen (...) gedurende vele opeenvolgende generaties” (p. 29). Het selecteren en accumuleren van variaties leidt tot adaptaties; in het geval van gedomesticeerde dieren tot adaptaties die een voordeel bieden voor de mens: “De natuur levert opeenvolgende variaties; de mens telt ze bij elkaar op in bepaalde richtingen die voor hem nuttig zijn. In deze betekenis kan men zeggen dat de mens nuttige rassen voor zichzelf maakt” (p. 30).

Darwin toont ook aan dat kunstmatige selectie een zeer oude techniek is, die door tal van volkeren werd en wordt toegepast om planten en dieren beter aan te passen aan de menselijke behoeften. Dit resulteert in organismen met eigenschappen die vroeger niet bestonden, in zoverre zelfs dat we vaak niet langer het verschil kunnen maken tussen een soort en een variëteit (dat wil zeggen een populatie organismen met dezelfde gevarieerde eigenschappen). Zo zijn er bijvoorbeeld duivenrassen die een ornitholoog, mochten we hem vertellen dat het over in het wild gevangen dieren gaat, als afzonderlijke soorten zou beschouwen, hoewel ze allen afstammen van dezelfde soort.

Variatie en selectie bij gedomesticeerde soorten vormt de inhoud van het eerste hoofdstuk, opdat de lezer minder moeite zou hebben met de uiteenzetting over natuurlijke selectie.

In het tweede hoofdstuk, *Variatie in de Natuur*, zet Darwin de stap van het menselijke ingrijpen naar wat in de natuur gebeurt. In tegenstelling tot wat velen denken, stelt hij, komt variatie in individuele organismen van dezelfde soort ook in de natuur veelvuldig voor, en dus niet alleen bij gedomesticeerde dieren en planten. “Deze individuele verschillen zijn voor ons bijzonder belangrijk, aangezien zij de materialen opleveren voor natuurlijke selectie om te accumuleren, op dezelfde wijze waarop de mens de individuele verschillen van zijn gedomesticeerde producten kan accumuleren in iedere bepaalde richting” (p. 45). Vervolgens wijst hij erop dat het, net zoals bij gedomesticeerde soorten, vaak bijzonder moeilijk is om uit te maken of wat wij een soort noemen dat inderdaad is of dat het integendeel een variëteit is. Hierover bestaan vaak grote meningsverschillen onder naturalisten. Zo bijvoorbeeld zijn er minstens 182 in Groot-Brittannië voorkomende planten die sommige naturalisten als soorten beschouwen,

maar anderen als variëteiten. Darwin somt nog een aantal voorbeelden op, daarbij ook zijn eigen waarnemingen op de Galapagos-eilanden aanhalend om aan te tonen dat het door naturalisten gemaakte verschil tussen soorten en variëteiten “volstrekt vaag en willekeurig” is (p. 48). Het begrip ‘soort’ heeft verschillende definities gekregen, schrijft hij, en iedereen meent ongeveer te weten wat het inhoudt, maar toch bestaat er nog steeds geen consensus over het verschil tussen een soort en een subsoort, of tussen subsoorten en variëteiten, of tussen welomlijnde variëteiten en vage variëteiten, enzovoort. “Deze verschillen gaan in elkaar over in een onwaarneembare reeks; en een reeks roept het idee op van een feitelijke overgang” (p. 51).

Darwin verwijst hier in feite impliciet naar de spanning tussen de traditie van het *great chain of being*-denken en de creationistisch-essentialistische traditie. De eerste beklemtoont de continuïteit tussen organismen, variaties, subsoorten en soorten (en eventueel ook de hogere taxa); de tweede benadrukt de onderlinge verschillen. De vele hierdoor opgeroepen moeilijkheden, in het bijzonder met betrekking tot classificatie, kunnen opgelost worden door de theorie die stelt dat verwante groepen een gemeenschappelijke afkomst hebben – iets wat Darwin verder in *Over het ontstaan van soorten* ook aantoonst. Zijn punt is het fundamentele belang van variatie tussen organismen onderling, want hierdoor ontstaan (nieuwe) variaties, waaruit dan weer (nieuwe) subsoorten voortkomen, enzovoort. Hij drukt het zo uit: “Vandaar dat ik individuele verschillen, hoewel de systematicus er weinig interesse voor heeft, van groot belang acht: het zijn de eerste stappen op weg naar die subtiële variëteiten die men nauwelijks het vermelden waard acht in boeken over natuurlijke historie. En ik beschouw variëteiten die enigmater duidelijker en duurzamer zijn, als stappen die leiden naar meer markante en meer duurzame variëteiten; en deze laatste als leidend tot ondersoorten, en tot soorten” (pp. 51–52). Voor het soortbegrip betekent dit “...dat de term soort (...) op willekeurige wijze en gemakshalve wordt gebruikt voor een groep individuen die sterk op elkaar lijken, en dat deze zich niet essentieel onderscheidt van de term variëteit, die wordt gebruikt voor minder verschillende en meer fluctuerende vormen” (p. 52).

Een variëteit is volgens Darwin een soort-in-wording, hoewel ze ook kan verdwijnen voor een naturalist besluit tot het bedenken van een nieuwe soortnaam. Op pagina 55 verwijst hij voor het eerst sinds zijn inleiding naar het creationisme. Hij legt uit dat we in de grote geslachten meer variëteiten kunnen verwachten dan in de kleine, precies omdat, volgens zijn theorie, grote geslachten groot zijn als gevolg van

het veelvuldig optreden van variatie, waaruit nieuwe variëteiten voortkomen. Kleine geslachten zijn klein, omdat ze jong zijn of omdat de omstandigheden minder gunstig zijn voor het ontstaan van variatie en variëteiten. Als we elke soort beschouwen als het resultaat van “een speciale scheppingsdaad”, dan is er geen enkele reden waarom er meer variëteiten zouden voorkomen in een groep die uit vele soorten bestaat dan in een groep die weinig soorten telt. Juist vanwege het feit dat grote geslachten uit veel soorten bestaan, produceren ze meer variëteiten. Het gevolg: “...in de gehele natuur neigen de levensvormen die thans domineren ertoe steeds meer te gaan domineren doordat zij talrijke gemodificeerde en dominante afstammelingen voortbrengen” (p. 59). Maar we zien ook, vervolgt Darwin, dat de grote geslachten blijkbaar in kleine uiteenvallen, en op deze manier “...worden de levensvormen in het gehele universum verdeeld in groepen die ondergeschikt zijn aan andere groepen” (p. 59).

In het derde hoofdstuk maakt Darwin de betekenis van ‘de strijd om het bestaan’ duidelijk, de strijd in de natuur waarop ook andere auteurs al wezen. Wie van het bestaan ervan niet ten volle overtuigd is, zal de hele economie van de natuur verkeerd begrijpen. Voor hij uitlegt wat die strijd precies inhoudt, noteert hij: “Ik moet vooropstellen dat ik de term Strijd om het Bestaan in een ruime en metaforische betekenis gebruik, met inbegrip van de onderlinge afhankelijkheid van het ene wezen van het andere, en met inbegrip van (hetgeen nog belangrijker is) niet alleen het leven van het individu, maar ook zijn succes in het produceren van nageslacht” (p. 62).

Veel misverstanden over Darwin, zijn evolutietheorie en het darwinisme, zouden vermeden worden, indien iedereen die over hem schrijft zich de moeite zou getroosten om zijn werk te lezen. Van in de negentiende eeuw tot op vandaag gebruiken talloze auteurs de term ‘darwinisme’ om te verwijzen naar allerlei zaken die niets met Darwins werk te maken hebben. In het bijzonder geldt dat voor de uitdrukkingen ‘strijd om het bestaan’, ‘natuurlijke selectie’ en ‘overleving van de sterkste’ (of ‘best aangepasten’; *survival of the fittest*). Al te vaak neemt men deze metaforen – en Darwin geeft zelf aan dat het om metaforen gaat – letterlijk of interpreteert men ze verkeerd, om de eenvoudige reden dat men zijn werk niet uit de eerste hand kent. Darwins precieze bedoelingen worden na zorgvuldige lectuur van zijn geschriften volkomen duidelijk. Zoals hij opmerkt, heeft de uitdrukking ‘strijd om het bestaan’ een brede en metaforische betekenis. Zo kunnen dieren van eenzelfde soort in een periode van hongersnood letterlijk strijden voor het weinige voedsel dat voorhanden is. Maar een

plant die aan de rand van de woestijn leeft en afhankelijk is van het weinige water in de bodem, levert eveneens een 'strijd' om in leven te blijven. Ook fruitbomen, die voor hun voortplanting afhankelijk zijn van vogels die hun zaden opeten en bijgevolg verspreiden, leveren een onderlinge 'strijd': elke boom is immers met de andere in 'concurrentie' om zaadetende vogels te 'verleiden'.

In tegenstelling tot wat men vrij algemeen aanneemt heeft Darwin de uitdrukking *survival of the fittest* maar zelden gebruikt. In de eerste editie van *Over het ontstaan* is de term zelfs afwezig; hij werd pas later bedacht door Herbert Spencer. In de zesde editie van *Over het ontstaan* schreef Darwin: "Ik heb dit principe, waardoor elke lichte variatie, indien bruikbaar, behouden wordt, Natuurlijke Selectie genoemd. Maar de uitdrukking *Survival of the Fittest* die Mr. Herbert Spencer vaak gebruikt, is accurater en soms even geschikt" (volume 16, verzameld werk, p. 51). De reden waarom *survival of the fittest* zijn voorkeur genoot, ook al bleef hij *natural selection* gebruiken, is dat die term minder het beeld oproept van een selecterend iets of iemand. In *The Variation of Animals and Plants under Domestication* vermeldt hij eveneens Spencers uitdrukking en voegt eraan toe: "De term Natuurlijke Selectie is in sommige opzichten verkeerd, omdat hij een bewuste keuze lijkt te impliceren; maar dat zal genegeerd worden mits enige vertrouwdsheid. Niemand protesteert ertegen dat chemici spreken over 'aantrekkingskracht tussen elementen'; en een zuur beschikt zeker niet méér over de keuze zich met een base te verbinden dan de levenscondities dat doen in hun bepaling of een nieuwe vorm al dan niet geselecteerd of behouden wordt. (...) Omwille van de beknoptheid spreek ik soms over Natuurlijke Selectie als over een intelligente kracht; op dezelfde manier als waarop astronomen spreken over de aantrekking van de zwaartekracht die de bewegingen van de planeten beheerst..." (1868, volume 19, verzameld werk, p. 5). We kunnen betwijfelen of Spencers uitdrukking minder dubbelzinnig is, in acht genomen de misverstanden die erdoor ontstonden, misschien nog meer dan door 'natuurlijke selectie'. In het Nederlands bijvoorbeeld roept de uitdrukking 'overleving van de sterkste' tot op heden allerlei betekenissen op die weinig of niets te maken hebben met wat (hedendaagse) biologen onder *fitness* verstaan.

De rode draad doorheen deze verschillende vormen van strijd bij dieren en planten, vervolgt Darwin, is het feit dat alle levende wezens ertoe neigen zich sneller voort te planten dan de aangroei van voedsel mogelijk maakt. Hij maakt zijn inspiratiebron voor deze opvatting duidelijk: "Dit is de leer van Malthus in zijn volle betekenis toegepast

op het gehele dieren- en plantenrijk. Want in dit geval is er geen kunstmatig vergroten van de voedselhoeveelheid mogelijk en geen voorzichtige terughoudendheid inzake het huwelijk” (p. 63). Hierop haalt hij verschillende voorbeelden aan van de exponentiële groei van organismen, die indien niet gecontroleerd snel absurde proporties zou aannemen. Aangezien die theoretisch voorspelde enorme aangroei zich niet voordoet, bestaan er klaarblijkelijk bepaalde controlemechanismen. De meest voorkomende en meest directe vorm van controle is eenvoudigweg destructie. Elke soort verliest op sommige momenten vele individuen, bijvoorbeeld doordat ze ten prooi vallen aan andere organismen of omkomen van honger of kou. Belangrijk is hierbij het volgende inzicht. De hoeveelheid organismen van een bepaalde soort is niet afhankelijk van het aantal geproduceerde nakomelingen, maar van het aantal nakomelingen dat lang genoeg in leven kan blijven om zich voort te planten. Dat is uiteindelijk een functie van de aanwezige hoeveelheid voedsel. Sommige organismen verwekken duizenden nakomelingen, maar de soort als geheel blijft beperkt, omdat slechts enkele nakomelingen succesvol zijn in de strijd om het bestaan. Andere soorten planten zich erg traag voort, maar kunnen uit evenveel of meer organismen bestaan dan de zich snel reproducerende soorten.

Darwin stipt aan dat de relaties tussen organismen, zowel binnen een soort als tussen soorten onderling, zodanig complex zijn dat ze in de meeste gevallen ons begrip te boven gaan. Hiermee anticipeerde hij de ecologische opvattingen, zoals uitgewerkt in de eerste helft van de twintigste eeuw, over ecosystemen, voedselwebben en voedselpiramiden. Vooral het beeld van de voedselpiramide verheldert Darwins stelling dat de hoeveelheid organismen en de aangroei van een soort afhankelijk zijn van het beschikbare voedsel. Hij poogt het ontstaan van ecosystemen, dat wil zeggen van complexe interrelaties tussen verschillende soorten, te verklaren vanuit de afhankelijkheid van individuele organismen van andere organismen en van de fysische omgeving. De complexiteit groeit volgens hem van ‘beneden af aan’; er is geen overkoepelend mechanisme dat de werking van een ecosysteem regelt, net zomin als een goddelijk ontwerp de economie van de natuur in goede banen leidt. In de twintigste-eeuwse ecologie, door vele auteurs daarom ‘holistisch’ genoemd, heerste lange tijd het beeld van een ecosysteem als ‘superorganisme’, in het bezit van een denkbeeldig superbrein waardoor het zich instandhoudt. In niet-wetenschappelijke ecologische literatuur duikt dit beeld nog vaak op. Om nogmaals de metafoor van filosoof Daniel Dennett te hanteren: Darwins ecologie werkte met kranen; de ecologie van sommige twintig-

ste-eeuwse auteurs maakt gebruik van – niet-bestaande – hemelha-ken.

De negentiende-eeuwse wetenschappelijke wereld had veel be-wondering voor de manier waarop Darwin de complexiteit van de le-vende natuur aantoonde, ook zij die de strijd om het bestaan en het mechanisme van natuurlijke selectie, Darwins ‘kranen’ ter verklaring van complexiteit, niet aanvaardden – overigens de meerderheid. Even-eens in het derde hoofdstuk wijst hij op de neiging die men heeft om het aantal organismen dat zich in een ingewikkelde relatie tot elkaar op een bepaalde plaats bevindt, evenals de soorten waartoe ze beho-ren, toe te schrijven aan het toeval. Dat is een verkeerde voorstelling van zaken, meent hij. In principe kan men immers het aantal organis-men van elke soort en de onderlinge relaties ertussen exact verklaren, gegeven voldoende informatie over de geschiedenis van het bestu-deerde ‘ecosysteem’. Die verklaring gebeurt aan de hand van natuur-wetten – waartoe hij impliciet de wet van natuurlijke selectie rekent. Het probleem bij uitvoering in de praktijk is de complexiteit. Darwin schrijft: “Werp een handvol veren de lucht in, en ze zullen allemaal naar beneden vallen volgens welbepaalde wetten; maar hoe eenvoudig is dat probleem vergeleken met de actie en reactie van de ontelbare planten en dieren die in de loop der eeuwen het relatieve aantal en de aard van de bomen hebben bepaald, die nu groeien op de oude Indi-aanse ruïnes!” (p. 75).

Aan het einde van het derde hoofdstuk verduidelijkt Darwin dat de strijd om het bestaan het meest intens is tussen soorten van hetzelfde genus, en meer nog tussen organismen van dezelfde soort. Dat komt doordat ze in elkaars onmiddellijke buurt of op dezelfde plaats leven en, bovenal, omdat ze elkaar bekampen voor hetzelfde voedsel, vooral in een periode van schaarste. Aan zijn ideeën over de complexe inter-relaties tussen soorten en organismen en aan zijn opvatting over de strijd om het bestaan voegt hij toe dat: “De structuur van ieder orga-nisch wezen gerelateerd is, op de meest wezenlijke maar vaak verbor-gen wijze, aan die van alle andere organische wezens waarmee het in concurrentie geraakt om voedsel of verblijfplaats, of waaraan het moet ontsnappen, of waarop het aast” (p. 77). Die uitspraak vormt in feite een aanloop naar het volgende hoofdstuk, waarin het mechanisme van natuurlijke selectie centraal staat en waarin Darwin de onderlinge adaptiviteit waarop hij in het citaat alludeert, zal verklaren. Hij besluit het hoofdstuk over de strijd om het bestaan met een ‘optimistische’ opmerking: “Wanneer wij over deze strijd nadenken, mogen wij ons troosten met het vaste geloof dat de oorlog in de natuur niet onop-

houdelijk doorgaat, dat er geen angst wordt gevoeld, dat de dood over het algemeen plotseling komt, en dat de krachtigen, de gezonden en de gelukkigen overleven en zich vermenigvuldigen” (p. 79). Dat hij niet helemaal achter deze woorden stond staat vrijwel vast; eerder liet hij zich immers al sceptisch uit over de onophoudelijke en zinloze wreedheid in de natuur, veelal in zijn aantekenboekjes en brieven. Volgens Bowler (1996, p. 117) en andere auteurs laste Darwin dergelijke passages in *Over het ontstaan* in om de pil voor zijn natuurtheologische tijdgenoten te vergulden. In wat volgt zal ik nog meerdere voorbeelden geven van dergelijke ‘verzachtende’ opmerkingen.

In hoofdstuk vier verklaart Darwin wat hij verstaat onder natuurlijke selectie. Zoals hij in het eerste hoofdstuk uiteenzette, heeft de mens verbazingwekkende resultaten bereikt via kunstmatige selectie. De effecten die de natuur kan bereiken zijn ongetwijfeld veel indrukwekkender, aangezien zij, in tegenstelling tot de mens, op *alles* kan selecteren. “Zij kan inwerken op elk inwendig orgaan, op elk spoortje verschil in lichaamsbouw, op de gehele machinerie van het leven. De mens selecteert alleen in zijn eigen belang; de Natuur alleen in het belang van het wezen waar ze zich om bekommert” (p. 83). Zij heeft ook veel meer tijd gehad om alles voort te brengen wat nu bestaat. Is het dan verwonderlijk dat haar producties dan ook, in vergelijking met die van de mens, “...oneindig veel beter zijn aangepast aan de meest complexe levensomstandigheden, en duidelijk het waarmerk dragen van een veel hoogstaander vakmanschap?” (p. 84).

Die laatste uitspraak is een tweede voorbeeld van de wijze waarop hij probeerde om zijn natuurtheologisch publiek niet voor het hoofd te stoten. Het zijn ook dergelijke uitspraken die Asa Gray ervan overtuigden dat natuurlijke selectie niet inconsistent is met de natuurtheologie, zoals overigens de titel luidt van een van zijn teksten.¹¹ Wat natuurlijke selectie precies inhoudt, drukt Darwin, in één van de belangrijkste passages uit *Over het ontstaan*, als volgt uit: “Is het dan onwaarschijnlijk, gezien het feit dat er variaties zijn opgetreden die zonder twijfel nuttig zijn voor de mens, dat er af en toe andere variaties optreden in de loop van duizenden generaties, die op de een of andere wijze nuttig zijn voor ieder wezen in de grote en complexe strijd om het leven? Als deze inderdaad optreden, kunnen wij dan in twijfel trekken (wanneer wij ons herinneren dat er veel meer individuen geboren worden dan er mogelijkerwijs in leven kunnen blijven) dat individuen die een voordeel, hoe gering ook, ten opzichte van anderen bezitten, de meeste kans hebben om te overleven en zich voort te planten? Anderzijds mogen wij er zeker van zijn dat elke verandering die maar in

de geringste mate schadelijk is, rigoureuus zal worden vernietigd. Dit behoud van gunstige variaties en het verwerpen van schadelijke variaties noem ik Natuurlijke Selectie” (pp. 80–81).

Hij legt er sterk de nadruk op dat natuurlijke selectie inwerkt op *individuele organismen*. Andere naturalisten meenden dat organismen vaak handelen ten nadele van zichzelf, om het voortbestaan van de groep of de soort te verzekeren of zelfs om het voortbestaan van een andere soort mogelijk te maken. Vanuit het geloof in Gods ontwerp is een dergelijk denken begrijpelijk. God verlangt immers een efficiënte regeling van de economie van de natuur, wat vanuit natuurtheologisch oogpunt onder meer inhoudt dat organismen van de ene soort zich opofferen voor het welzijn van de andere soort. Men nam aan dat konijnen bestaan in functie van vossen, dat het gras groeit voor de koeien en dat insecten geschapen zijn als voedsel voor vogels. Sommige auteurs beweerden dat een ratelslang ratelt om de organismen waarop ze jaagt een eerlijke kans tot ontsnappen te geven. Darwin haalt dit voorbeeld aan in het zesde hoofdstuk van *Over het ontstaan*, dat de mogelijke problemen voor de evolutietheorie behandelt: “Als bewezen zou kunnen worden dat een bepaald deel van de structuur van ook maar één soort was gevormd voor het exclusieve welzijn van een andere soort, zou dit mijn theorie tenietdoen, want zoiets zou niet door natuurlijke selectie kunnen zijn geproduceerd. Hoewel er talrijke uitspraken van deze strekking kunnen worden gevonden in werken over natuurlijke historie, kan ik er zelfs niet één vinden die mij van enig gewicht lijkt. Het wordt aanvaard dat de ratelslang een giftand heeft voor haar eigen verdediging en voor het doden van haar prooi; maar sommige auteurs veronderstellen dat deze slang tegelijkertijd in haar eigen nadeel is toegerust met een ratel, namelijk om haar prooi te waarschuwen dat die moet ontsnappen. Ik zou bijna net zo lief geloven dat de kat het einde van haar staart omkrult, wanneer zij zich tot springen gereedmaakt, teneinde de gedoemde muis te waarschuwen” (p. 201).

We kunnen dergelijke natuurtheologische ‘verklaringen’ van de werking van de natuur *Just so Stories* of ‘zo-is-het-gebeurd’-verhaaltjes noemen, naar het werk van Rudyard Kipling (1902, 1995). Kipling schreef verhaaltjes waarin hij bewust allerlei natuurfenomenen op een amusante, maar volstrekt onwetenschappelijke manier ‘uitlegt’. Ter illustratie citeer ik de titels van enkele van zijn *Just so Stories*: *How the Whale got his Throat*, *How the Camel got his Hump*, *How the Rhinoceros got his Skin*, *How the Leopard got his Spots*. Interessant is dat sommige hedendaagse biologen en filosofen de verklaringen van sommige na-

tuurverschijnselen vanuit een darwinistisch perspectief ook *Just so Stories* noemen. Deze kritiek wordt vooral geuit aan het adres van evolutiebiologen die trachten de natuur te verklaren vanuit het zogenaamde *adaptationistische programma*. Dat houdt in dat men, in het spoor van Darwin, zoekt naar de functie van bijvoorbeeld een bepaald orgaan, waardoor men de adaptieve waarde ervan kan begrijpen (zie ook *infra*). Critici van het adaptationistische programma beweren dat hierdoor vaak verklaringen à la Kiplings *Just so Stories* ontstaan, of verklaringen zoals die van Dr. Pangloss in Voltaire's *Candide* voor het feit dat de mens een neus heeft – namelijk opdat we in staat zouden zijn een bril te dragen. In essentie draait de discussie rond de ‘kracht’ of het vermogen van natuurlijke selectie en, bijgevolg, over de aard van adaptaties. Volgens vele hedendaagse darwinisten is het essentieel om na te denken over de levende natuur vanuit het oogpunt van natuurlijke selectie, aangezien dit het centrale mechanisme is dat vorm heeft gegeven – en nog geeft – aan organismen. Hiermee is niet gezegd dat *alles* adaptief is, wel dat complexe functionaliteit het resultaat is van selectie. De critici, waaronder paleontoloog Stephen Jay Gould en populatiegeneticus Richard Lewontin, menen dat allerlei ‘beperkingen’ de werking van natuurlijke selectie afremmen, waardoor niet alles in de natuur verklaarbaar is vanuit een adaptationistisch-functionalistisch oogpunt. De critici van het adaptationistisch programma zijn evenwel niet allemaal over dezelfde kam te scheren, evenmin als de ‘adaptationisten’ allen dezelfde mening delen over de werking van natuurlijke selectie.¹²

Darwin begreep dat sociale dieren, in het bijzonder sociaal levende insecten, problematisch waren voor zijn theorie. Hij schrijft dat natuurlijke selectie de structuur van elk sociaal levend organisme adaptief zal maken in functie van het voordeel dat dit oplevert voor de groep, op voorwaarde dat “...iedereen voordeel heeft van de geselecteerde verandering” (p. 87). Ook hier hield hij dus vol dat natuurlijke selectie inwerkt op kenmerken die een voordeel bieden voor het *individu*. De voordelen voor de groep of de soort worden dan verklaard als een ‘bijverschijnsel’ van wat geselecteerd is. Ook over deze problematiek, die handelt over het niveau waarop natuurlijke selectie inwerkt – op genen, individuele organismen, populaties of soorten? – wordt tot op heden fel gedebatteerd. Ik kom daar later uitvoeriger op terug; hier merk ik al op dat Darwin, om begrijpelijke redenen, zelf niet volkomen consistent was in zijn opvatting dat natuurlijke selectie slechts inwerkt op individuele organismen.

Een volgend thema in hoofdstuk vier is een andere, aan natuurlijke selectie verwante vorm van selectie, namelijk seksuele selectie. Ik leg

kort uit wat dit inhoudt. In de bespreking van *The Descent of Man (De afstamming van de mens)* zal ik er dieper op ingaan, aangezien Darwin in dat werk de aard en de werking van seksuele selectie veel uitgebreider behandelt. Ook hier bespreekt hij eerst gedomesticeerde dieren ter verduidelijking van zijn bedoeling, waarna hij overgaat tot de situatie in de natuur. Bij vele soorten, schrijft hij, bestaan duidelijke verschillen tussen vrouwelijke en mannelijke organismen. Die verschillen zijn vaak teweeggebracht door wat hij seksuele selectie noemt. Bij gedomesticeerde dieren is het de mens die selecteert, in de natuur de natuur zelf – zonder haar als een ‘gepersonifieerde actor’ te beschouwen. Seksuele selectie is niet verbonden met de strijd om het bestaan, maar met de strijd tussen de mannelijke organismen onderling voor de vrouwelijke organismen. Het resultaat ervan is niet zozeer de dood van de verliezer, maar wel dat deze weinig of geen nakomelingen zal voortbrengen. De mannelijke organismen van sommige soorten bezitten ‘wapens’ die ze gebruiken om elkaar te bevechten. De beloning voor de winnaar bestaat erin dat hij, in tegenstelling tot de verliezer, een of meerdere vrouwtjes kan bevruchten. Indien de eigenschappen die zorgden voor de overwinning, erfelijk zijn – en Darwin neemt aan dat dit het geval is – dan worden ze doorgegeven aan de volgende generatie, waarvan de mannetjes opnieuw onderling strijd moeten leveren voor de vrouwtjes, enzovoort. Dat vormt de verklaring voor het bestaan van dergelijke ‘wapens’ bij de mannetjes. Net als bij natuurlijke selectie betreft het de accumulatie van kleine variaties die een voordeel bieden aan een organisme, ditmaal niet in functie van de overleving, wel in functie van de voortplanting. We moeten seksuele selectie evenwel niet altijd in termen van letterlijke strijd begrijpen, stelt Darwin. De differentiatie tussen de geslachten met betrekking tot kleur, zang, gedrag dat we als hofmakerij interpreteren, enzovoort, is eveneens het gevolg van seksuele selectie. Indien vrouwelijke organismen er om een bepaalde reden voor ‘kiezen’ zich te laten bevruchten door een mannetje met een *op zich* niet functioneel kenmerk, dan zal dit kenmerk doorgegeven worden aan de volgende generatie en zich verspreiden in de populatie en de soort. Later zal ik nog andere voorbeelden ter verduidelijking van dit mechanisme aanhalen.

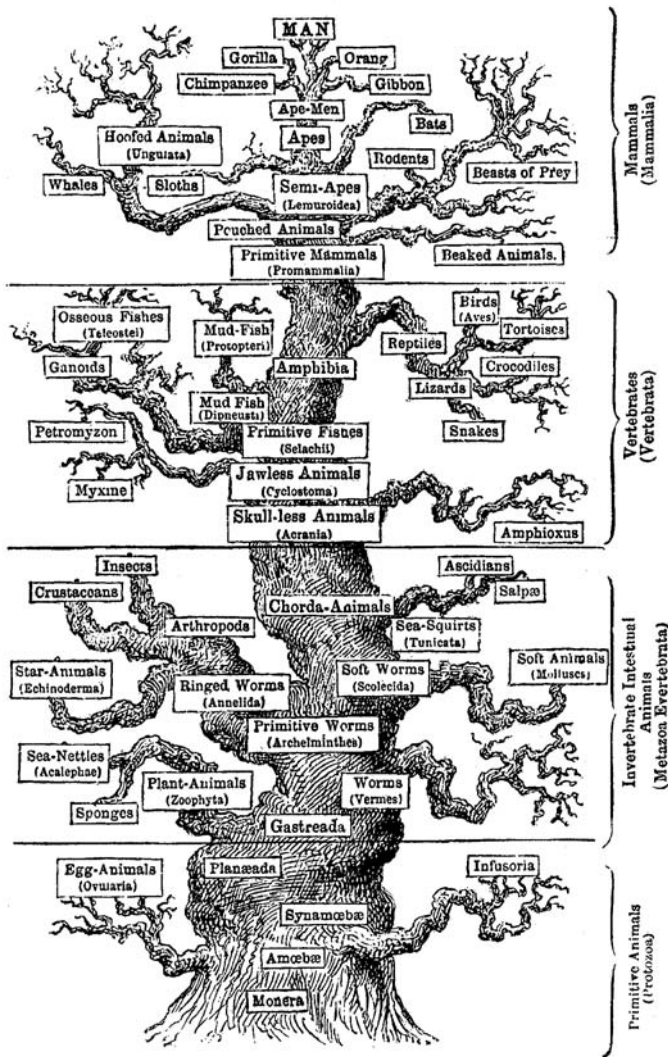
In het vervolg van het vierde hoofdstuk geeft Darwin enkele illustraties van de werking van natuurlijke selectie. Hij gaat verder in op de rol van seksuele reproductie en op de omstandigheden die de werking van natuurlijke selectie bevoordelen, waaronder geografische isolatie. Ten slotte toont hij aan hoe natuurlijke selectie verantwoordelijk is voor het uitsterven van soorten en voor de steeds verdergaande di-

vergentie, of specialisatie van eigenschappen, waardoor variëteiten – soorten-in-wording – na verloop van tijd tot min of meer afgebakende soorten kunnen uitgroeien. Het divergentieprincipe leidt er ook toe dat er, althans in theorie, steeds meer levensvormen kunnen ontstaan.

De geschiedenis van het leven stellen we het best voor door een boom- of struikpatroon, meent Darwin. Met die zienswijze onderscheidt hij zich van vroegere evolutionisten, zoals Lamarck of Chambers, maar evenzeer van latere darwinisten, zoals Ernst Haeckel. Haeckel beschouwde evolutie als een boom die recht omhoog groeit, met aan de top de mens. Darwin dacht veeleer aan een struik waarvan de takken, en de vertakkingen daarvan, enzovoort, in verschillende richtingen uitzwermen. De implicatie voor de mens is dat die zich op een zijtak van een zijtak bevindt en dan ook geen geprivilegieerde positie inneemt in de Boom van het Leven. Het volgende citaat maakt dit duidelijk: “De groene en uitbottende twijgen kunnen bestaande soorten voorstellen; en de twijgen die gedurende alle voorgaande jaren zijn geproduceerd, kunnen de lange opeenvolging van uitgestorven soorten voorstellen. Bij iedere groeiperiode hebben alle groeiende twijgen geprobeerd zich naar alle kanten te vertakken, en uit te steken boven de omringende twijgen en takken en deze te doden, op dezelfde manier als soorten en groepen soorten hebben geprobeerd andere soorten te overmeesteren in het grote gevecht om het leven. De hoofdtakken, verdeeld in grote takken en deze weer in steeds dunnere takken, waren zelf ooit, toen de boom nog klein was, uitlopende twijgen; en dit verband tussen de vroegere en tegenwoordige uitlopers door middel van zich vertakkende takken kan heel goed de classificatie weergeven van alle uitgestorven en levende soorten in groepen ondergeschikt aan groepen. Van de vele twijgen die floreerden toen de boom nog maar een struik was, overleven er nog slechts twee of drie, nu uitgroeid tot grote takken die alle overige takken dragen. Zo is het ook met de soorten die in lang vervlogen geologische tijdperken hebben geleefd; zeer weinige van hen hebben momenteel levende en gemodificeerde afstammelingen (...) Zoals uitlopers door uit te groeien nieuwe uitlopers doen ontstaan, en deze zich, als ze krachtig zijn, uitspreiden en langs alle kanten gaan uitsteken boven menige zwakkere tak, zo geloof ik is het door generaties heen gegaan met de grote Boom van het Leven, die met zijn dode en afgebroken takken de aardkorst opvult en het oppervlak bedekt met zijn zich steeds afsplitsende, mooie vertakkingen” (pp.129-130).

In hoofdstuk vijf, *Wetten van Variatie*, onderneemt Darwin een po-

PEDIGREE OF MAN.



Ernst Haeckels progressistische en antropocentrische visie op de evolutie van het leven (overgenomen uit Haeckel, 1896).



Een tekening van Darwin uit zijn Notebook B, waarbij hij opmerkte: 'Misschien moeten we de boom van het leven eerder de koraal van het leven noemen. De voet van de takken is dood, zodat de overgangen niet zichtbaar zijn.'



Charles Darwins vroegste tekening van de vertakkende, doelloze wijze waarop evolutie verloopt (uit Notebook B, 1837-1838, opgenomen in Darwin, C., 1987a). Merk op hoe sterk Darwins visie verschilt van Ernst Haeckels interpretatie van evolutie.

ging om klaarheid te scheppen in de problematiek van het ontstaan van variatie. Zijn opvattingen hierover zijn eerder al uiteengezet, daarom ga ik op dit hoofdstuk niet dieper in. Bovendien is zijn theorie pre-mendeliaans en niet meer houdbaar.

Het volgende hoofdstuk, *Moeilijkheden met de Theorie*, is veel belangrijker. Hierin anticipeert hij de belangrijkste kritieken die volgens hem tegen zijn evolutietheorie kunnen worden ingebracht. De eerste moeilijkheid is de volgende: indien soorten “via onmerkbaar fijne gradaties” uit andere soorten zijn voortgekomen, hoe komt het dan dat we niet overal overgangsvormen aantreffen? Hij vat de problematiek als volgt samen: “Waarom is de gehele natuur niet in wanorde, in plaats van dat de soorten, zoals wij ze zien, goed gedefinieerd zijn?” (p. 171). Ter verklaring haalt hij vier redenen aan, die ik tot twee argumenten samenvoeg. Ten eerste is het ontstaan van nieuwe variëteiten een bijzonder traag proces, zodat we in een bepaalde regio, op een bepaald tijdstip, een aantal soorten en een aantal variëteiten van deze soorten waarnemen. Ten tweede zijn wat wij ‘soorten’ noemen, onderling (seksueel) geïsoleerde groepen organismen. De groepen organismen, dat wil zeggen de variëteiten, waaruit deze soorten historisch voortkwamen, en de soorten waaruit de variëteiten voortkwamen – de opeenvolgende ‘links’ – zijn uitgestorven. Darwins evolutietheorie maakt met andere woorden duidelijk dat we noch in leven zijnde tussenvormen moeten verwachten tussen de levende soorten onderling, noch tussen de levende soorten enerzijds en de soorten waaruit deze voortkwamen anderzijds.

De boom- of struikstructuur van de evolutie van het leven verheldert wat hij precies bedoelt. De historische intermediaire vormen – de ‘links’ – zijn afgestorven takken, die wel het leven hebben gegeven aan nieuwe knoppen. Daaruit ontwikkelden zich twijgen en vervolgens takken. De toppen van die twijgen en takken stellen nieuwe, nu levende variëteiten of soorten voor. Het struikpatroon toont aan dat men dus geen actuele tussenvormen moet verwachten. Dat betekent dat het principe van continuïteit, een van de pijlers van de *great chain of being*-natuurvisie, de zaken verkeerd voorstelt. Hoewel Darwin op een aantal plaatsen in *Over het ontstaan* instemmend het *chain of being*-gezegde *natura non facit saltum* (de natuur maakt geen sprongen) citeert, is duidelijk dat hij dan verwijst naar de gradualiteit van evolutie in de tijd, dat wil zeggen naar lineaire evolutie – niet naar de verspreiding van soorten in de ruimte, horizontale evolutie. Wél kunnen er actueel levende afstammelingen van tussenvormen bestaan, die dan eveneens een evolutie hebben ondergaan. De tussenvormen zelf zijn echter uit-

gestorven.

Over tussenvormen heerst tot op vandaag verwarring. Veel auteurs zijn van mening dat Darwins theorie inhoudt dat de verschillen tussen mensen en andere diersoorten ‘slechts gradueel’ zijn, niet ‘principiële’, en dat menselijke eigenschappen daarom ook bij onze evolutionaire verwanten kunnen worden teruggevonden. Deze betwistbare interpretatie van Darwins ‘gradualisme’ ligt bijvoorbeeld aan de basis van het onderzoek in de voorbije en huidige eeuw naar taal bij niet-menselijke primaten. De achterliggende gedachte is, zoals gezegd, dat er gradualiteit bestaat tussen alle soorten onderling. Dat zou betekenen dat het menselijk taalvermogen ook aanwezig is bij onze dichtste evolutionaire verwanten zoals de chimpansees, in het bijzonder bij de dwergchimpansees of bonobo’s, zij het in een ‘minder ontwikkelde’ vorm. Dit is echter een verkeerde voorstelling van zaken. Taal kan een menselijke adaptatie zijn die is ontstaan, *nadat* de vertakking gebeurde die heeft geleid tot respectievelijk de mens en de chimpansee. Bovendien, stel dat de chimpansees zouden uitsterven, moeten we dan aannemen dat het taalvermogen dan aanwezig is in onze meest nabije evolutionaire verwanten die op dat moment zullen bestaan? Stel dat alle primaten, behalve de mens, zouden uitsterven, moeten we ook dan nog veronderstellen dat onze, op dat moment, dichtste verwanten taal bezitten? Het is duidelijk dat dit niet het geval is. De conclusie is dat, in ons voorbeeld, taal aanwezig *kán* zijn in chimpansees, maar dat dit niet *a priori* het geval is. Zoals Darwin duidelijk maakt, moeten we dergelijke ‘gradualiteit’ niet verwachten in de levende natuur.¹³

Het tweede probleem met zijn theorie dat Darwin in het zesde hoofdstuk behandelt, is het ontstaan en de ontwikkeling van organismen en soorten met “bijzondere gewoonten en structuur” (p. 179). Vleermuizen bijvoorbeeld. Hoe kan er uit een zoogdier dat niet kan vliegen een zoogdier met bijzonder functionele vleugels ontstaan? Critici zullen opmerken dat dit onmogelijk is en dat ofwel vleermuizen afzonderlijk geschapen zijn, of dat hun vleugels plots en niet gradueel totstandgekomen zijn. Wat is immers het nut van een ‘halve vleugel’, luidt traditioneel de vraag van de creationist. Een dergelijk orgaan is nutteloos, dus kan natuurlijke selectie het niet hebben behouden. Ik behandelde dezelfde discussie al met betrekking tot het ontstaan van het oog. Voor de ontwikkeling van vleugels bij zoogdieren geeft Darwin in essentie hetzelfde argument. Uitdrukkingen als een ‘halve vleugel’ of een ‘kwart van een vleugel’ zijn misleidend. Waar het om gaat is dat ook vleugels die minder efficiënt zijn dan bijvoorbeeld de vleugels van een arend of een kolibrie, toch een voordeel

kunnen bieden aan het organisme dat dergelijke vleugels bezit. Darwin verwijst naar de vliegende eekhoorns, die van de ene boom naar de andere kunnen zweven, maar die toch geen ‘echte’ vleugels hebben. Dat voorbeeld toont aan dat intermediaire vormen tussen organismen met alleen poten en de hieruit ontwikkelde organismen met vleugels, hebben kunnen bestaan in de evolutionaire geschiedenis van de vleermuis (en van andere vliegende dieren). Dat houdt ook in dat de functie van organen in de loop van de evolutie kan veranderen: poten waarmee wordt gelopen kunnen gradueel evolueren tot vleugels waarmee wordt gevlogen. Het is wellicht niet overbodig om opnieuw op te merken dat we vleermuisvleugels niet mogen beschouwen als het perfecte eindpunt van een bepaalde evolutionaire ontwikkeling: in elk stadium ervan beschikten organismen over een orgaan – waaruit uiteindelijk vleermuisvleugels voortkwamen – dat een adaptief onderdeel opleverde.

Meestal beschikken levende wezens niet over het best denkbare orgaan in om het even welke omstandigheden. Alleen binnen een bepaalde ecologische context op een bepaald moment kan soms sprake zijn van een volledige optimalisatie. Sommige kikkers bijvoorbeeld maken sprongen met een hoek van 45° ten opzichte van de aarde. Fysisch kan dit niet geperfectioneerd worden, aangezien de spronglengte voor een gegeven energie-input maximaal is onder een ‘springhoek’ van 45° . Maar over het algemeen kan een orgaan dat op ons een perfecte indruk maakt in de toekomst misschien nog meer aangepast worden door natuurlijke selectie of, indien de omgeving verandert, veel minder adaptief worden. Darwin wijst hier op het historische van de evolutie (en van de biologie). Hij schrijft: “Wie gelooft dat elk wezen zo is geschapen zoals wij het nu zien, moet nu en dan verbazing hebben gevoeld wanneer hij een dier tegenkwam met gewoonten en structuur die helemaal niet met elkaar overeenstemden” (p. 185). Vanuit het perspectief van de evolutietheorie wordt dit volkomen begrijpelijk. Uit een soort met een bepaald functioneel orgaan kan een soort ontstaan waarbij hetzelfde orgaan, of een variatie ervan, een andere of beperktere functie krijgt. Zo bestaan er ganzen die zich nooit in het water begeven, maar toch over dezelfde poten beschikken als ganzen die hun tijd voortdurend in het water doorbrengen. Voor een creationist is dat hoogst eigenaardig, maar voor een darwinist is het een eenvoudig voorbeeld van een evolutionaire adaptatie gekenmerkt door een historisch gegroeide situatie. (Terzijde: dat hoeft niet te betekenen dat dergelijke organen geen functie meer hebben. De zwemvliezen van de ganzen kunnen bijvoorbeeld adaptief geworden zijn in

een drassige bodem. In zulke gevallen – die in de loop van de evolutie erg vaak voorkomen – spreekt men van een ‘functieshift’.¹⁴⁾

In het verlengde van deze problematiek bespreekt Darwin ook het ontstaan van extreem geperfectioneerde en ingewikkelde organen. Omdat ik al ingegaan ben op het oog, beperk ik mij tot het citeren van de essentie: “Ik beken volmondig dat het in de hoogst mogelijke mate absurd lijkt om te veronderstellen dat het oog, met zijn weergaloze inrichtingen om scherp te stellen op verschillende afstanden, om verschillende hoeveelheden licht toe te laten, en om sferische en chromatische aberratie te corrigeren, zou kunnen zijn gevormd door natuurlijke selectie. Toch zegt het verstand mij dat als aangetoond kan worden dat er talrijke gradaties bestaan tussen een perfect en complex en een zeer onvolmaakt en eenvoudig oog, waarbij iedere gradatie nuttig is voor de bezitter; als verder het oog ook maar enigermate varieert, en de variaties erfelijk zijn, hetgeen zeker het geval is; en als een bepaalde variatie of modificatie van het orgaan ooit nuttig is voor een dier onder veranderende levensomstandigheden – dat dan de moeilijkheid om te geloven dat een perfect en complex oog door natuurlijke selectie gevormd zou kunnen worden, ondanks dat ze onoverkomelijk lijkt voor ons voorstellingsvermogen, nauwelijks meer als reëel kan worden beschouwd” (pp. 186-187).

Hij gaat in dit verband in op de klassieke vergelijking door natuurtheologen tussen het oog en de telescoop. Hij pakt het voorzichtig aan; hij poneert niet eenvoudigweg dat de idee dat God ogen maakte zoals de mens telescopen maakt verkeerd is, en dat we God niet langer nodig hebben ter verklaring van dergelijke verschijnselen. Het levert opnieuw een voorbeeld van de omzichtigheid waarmee hij zijn evolutietheorie presenteerde, in het bijzonder wanneer kwesties met religieuze implicaties ter sprake kwamen. We weten, schrijft hij, dat “...dit instrument [de telescoop] geperfectioneerd is door de lang aanhoudende inspanningen van de grootste menselijke intellecten; en we leiden daar natuurlijk uit af dat het oog door een ietwat analoog proces is gevormd. Maar is deze gevolgtrekking niet aanmatigend? Hebben we enig recht om te veronderstellen dat de Schepper werkt met vergelijkbare intellectuele krachten als de mens?” (p. 188). Daarop herhaalt hij hoe, als gevolg van de accumulatie van adaptieve variaties door natuurlijke selectie, een levend optisch instrument tot stand kan komen dat superieur is aan een kunstmatig instrument, net zoals “de werken van de Schepper” superieur zijn aan “die van de mens” (p. 189).

Ook het omgekeerde probleem, het bestaan van “organen die schijnbaar van weinig belang zijn” (p. 195), komt in het zesde hoofd-

stuk ter sprake. Darwin wijst erop dat onbelangrijke organen vroeger, in een andere omgeving, misschien het hoogste belang hadden. Daarnaast kan een ogenschijnlijk onbelangrijk orgaan in werkelijkheid van het grootste belang zijn voor het organisme. Zo kunnen we veronderstellen dat de staart van een giraf nauwelijks functionaliteit bezit. De wetenschap echter dat het voortbestaan van koeien in Zuid-Amerika afhangt van de mate waarin deze dieren er met behulp van hun staart in slagen insecten van zich af te houden, plaatst de giraffenstaart in een nieuw daglicht. Zonder staart zou het dier misschien bezwijken aan de voortdurende aanvallen van insecten op zijn lichaam. Dat betekent niet dat *alles* functioneel is. Darwin waarschuwt, in hedendaagse termen gesteld, voor het uitvinden van *Just so Stories*. Wellicht zijn sommige organen die er onbelangrijk uitzien inderdaad onbelangrijk, dat wil zeggen dat ze niet rechtstreeks adaptief of functioneel zijn, maar eenvoudig te wijten aan erfelijkheid, bijvoorbeeld de zwempoten van ganzen die zich nooit in het water begeven. Niettemin kunnen dergelijke organen niet nadelig zijn, want anders zou natuurlijke selectie deze organismen al uitgeschakeld hebben. Hij schrijft: “Natuurlijke selectie zal nooit iets produceren in een wezen dat schadelijk is voor hemzelf, want natuurlijke selectie werkt alleen door en voor het goed van ieder” (p. 201).

In dat verband verklaart hij ook dat soorten nooit een eigenschap kunnen bezitten die uitsluitend positief is voor een andere soort. Hoewel hij geregeld beweert dat natuurlijke selectie inwerkt op individuele organismen en eerder al aanstipte dat dit ook geldt voor sociaal levende dieren, maakt hij op deze plaats toch een uitzondering voor het gedrag van sommige sociaal levende insecten. Natuurlijke selectie werkt met wat voorhanden is. Hierdoor is in principe niets ooit volkomen geperfectioneerd. Hij haalt het geval aan van sommige bijen die, wanneer ze aanvallen, hun angel niet meer kunnen intrekken, met de dood als gevolg. Dat ziet hij als een voorbeeld van natuurlijke selectie in functie van het nut voor de gemeenschap: bij een aanval op de korf zullen, ter verdediging, sommige insecten hun angel achterlaten in de aanvaller en hierdoor sterven, maar dat is in het voordeel van de korf. Zoals we nu weten, was die interpretatie verkeerd. Zijn eerder gegeven stelling dat dergelijk gedrag slechts kan ontstaan als het op een of andere manier, hoe paradoxaal dat ook mag klinken, in het voordeel is van het individu dat dit gedrag vertoont, is meer correct, maar nog niet helemaal. Ik zal later toelichten hoe natuurlijke selectie zelfopofferend gedrag heeft doen ontstaan, niet in functie van de soort of van de groep, en strikt genomen ook niet in het voordeel van het individuele

organisme, maar van het genetisch materiaal. De hedendaagse theorie hierover maakte een eind aan de vooral in de twintigste eeuw populaire opvatting dat selectie kan inwerken op groepsniveau (in het voorbeeld van bijen: op het niveau van de korf).¹⁵

Hoofdstuk zeven behandelt instincten. Ook hiervoor ziet Darwin de verklaring in het mechanisme van natuurlijke selectie. Net zoals fysische eigenschappen kunnen variëren, zijn ook instincten aan variatie onderhevig. Daarop kan selectie inwerken. Gegeven het feit, volgens Darwin, dat instincten en hun variaties erfelijk zijn, kunnen ze evolueren. De evolutietheorie kan zo indrukwekkende en vreemde instincten verklaren, bijvoorbeeld het feit dat de koekoek zijn eieren in het nest van vogels van een andere soort legt, dat sommige mieren er slaven op nahouden, dat bijen cellen maken om honing in te bewaren die vanuit wiskundig en praktisch oogpunt volmaakt zijn, en dat *Ichneumonidae* (sluipwespen) hun eieren in levende rupsen deponeren. Ook in dit hoofdstuk maakt Darwin noodgedwongen gebruik van de hypothese van groepsselectie, ter verklaring van het bestaan van geslachtsloze of onvruchtbare sociaal levende insecten. Als voorbeeld behandelt hij steriele mieren. Hij erkent dat steriele insecten een probleem vormen voor de theorie van natuurlijke selectie en schrijft: “Hoe de werkers steriel zijn gemaakt is een moeilijkheid; maar niet veel groter dan die van iedere andere opvallende modificatie in structuur; want het kan worden aangetoond dat sommige insecten en andere gelede dieren in de vrije natuur zo nu en dan steriel worden; en als zulke insecten sociaal waren, en het voordelig was voor de gemeenschap dat er jaarlijks een aantal geboren werd dat geschikt was om te werken, maar ongeschikt voor de voortplanting, zie ik er geen grote moeilijkheid in dat dit bewerkstelligd zou zijn door natuurlijke selectie” (p. 236).

Hij neemt aan dat vruchtbare mieren die een gedeeltelijk vruchtbaar en een gedeeltelijk onvruchtbaar nakomelingschap hebben, deze voortplantingswijze kunnen doorgeven via hun vruchtbaar nakomelingschap (dat op hun beurt weer zowel vruchtbare als onvruchtbare nakomelingen produceren), op voorwaarde dat de onvruchtbare nakomelingen gedrag vertonen – zoals de steriele werkmieren doen – dat een voordeel oplevert voor de gemeenschap of voor de groep. Ook dit probleem – en het is indrukwekkend dat Darwin het problematische van het bestaan van steriele insecten goed inzag – vond een oplossing in onze tijd, op basis van dezelfde theorie die ook verklaart waarom bijen zich soms opofferen, ogenschijnlijk in functie van het welzijn van de gemeenschap (zie *infra*).

In het achtste hoofdstuk bespreekt Darwin hybriditeit. Daarover kan ik hier kort zijn; in de bespreking van zijn meningsverschil met Wallace ga ik dieper op dit thema in. Als Darwins opvatting correct is dat soorten vaak niet van variëteiten te onderscheiden zijn, en dat daarom het gebruik van de notie 'soort' veelal op afspraak berust, dan moet de – in Darwins tijd – vrij algemeen aanvaarde opvatting dat kruisingen tussen organismen van verschillende soorten altijd een onvruchtbaar nakomelingschap voortbrengen, foutief zijn. Onder meer op basis van eigen experimenten toont Darwin aan dat dit klopt. Bovendien groeit de kans op onvruchtbare nakomelingen, helemaal zoals te verwachten was vanuit het perspectief van de evolutietheorie, naarmate de organismen waarmee wordt gekruist tot soorten behoren die zich verder van elkaar bevinden op de Boom van het Leven. Hierbij dient opgemerkt dat dit hoofdstuk, zoals een aantal andere in *Over het ontstaan van soorten*, enkele typisch foutieve uitspraken bevat, te wijten aan Darwins gebrek aan kennis van de oorzaak van variatie en van het mechanisme van erfelijkheid. Niettemin betekent zijn inzicht dat organismen van verschillende soorten onderling soms wél vruchtbare nakomelingen voortbrengen, een fundamentele breuk met het essentialistische soortbegrip, volgens hetwelk dat per definitie onmogelijk was. Het bewerkstelligen van deze breuk was noodzakelijk om het evolutionisme aanvaardbaar te maken.

Over de volgende hoofdstukken kan ik eveneens kort zijn. In het negende hoofdstuk legt Darwin uit hoe het te verklaren valt dat de fossiele data op discontinuïteit lijken te wijzen, dat wil zeggen op het plotse uitsterven van sommige soorten en het plotse ontstaan van nieuwe soorten. Indien organismen beter gefossiliseerd werden, dan zou men er volgens hem de graduele ontwikkeling van het leven probleemloos uit kunnen afleiden. Fossilisatie is evenwel zeldzaam; bovendien zijn voorlopig slechts weinig fossielen opgegraven. In dat laatste zag hij reden tot hoop voor de toekomst: verdere opgravingen zouden de gradualiteit van evolutie, met soorten die langzaam maar zeker evolueren uit andere soorten, verduidelijken. Darwin had ook oog voor de mogelijkheid van verschillende evolutionaire ontwikkelings-tempo's. Op een wijze die herinnert aan Stephen Jay Goulds en Niles Eldredges *punctuated equilibrium*-opvatting merkt hij op dat "...het een lange opeenvolging van eeuwen kan vergen om een organisme aan te passen aan een bepaalde nieuwe en speciale manier van leven, bijvoorbeeld aan het vliegen door de lucht; maar dat zodra dit is gebeurd, en enkele soorten dus een groot voordeel boven andere organismen hebben verworven, een verhoudingsgewijs korte tijd nodig zal zijn om

veel divergerende vormen te produceren, die in staat zullen zijn zich snel en ver te verspreiden over de wereld” (p. 303).¹⁶

De vondst van een fossiel reptiel met veren en tanden in januari 1863 betekende een triomf voor Darwin. De paleontoloog Richard Owen, zijn grootste tegenstander na de publicatie van *Over het ontstaan van soorten*, beschreef het fossiel en gaf het de naam *Archaeopteryx*. Owen hield vol dat het een vogel betrof uit de tijd van de dinosaurussen (die hij eveneens hun naam had gegeven). Hij weigerde de stelling van Darwin en zijn medestanders dat het om een overgangsvorm tussen reptielen (dinosaurussen) en vogels ging, te aanvaarden. Niet alleen leverde de *Archaeopteryx* volgens de darwinisten een bewijs voor evolutie zoals Darwin die zag, maar de vondst toonde ook de onvolledigheid aan van de fossiele data die de wetenschap ter beschikking had. Als men een fossiel zoals de *Archaeopteryx* kon vinden, bevonden zich wellicht meerdere belangrijke fossielen onder het aardoppervlak. Uiteraard vermeldde Darwin de *Archaeopteryx* in de daaropvolgende edities van *Ontstaan*. Ik citeer uit de zesde uitgave: “Niet lang geleden hielden paleontologen vol dat de hele klasse van vogels plots ontstond gedurende de Eocene periode; maar nu weten we, op grond van de autoriteit van Professor Owen, dat er zeker een vogel leefde gedurende de afzetting van het boven-groenzand; en nog recenter werd die rare vogel, de *archaeopteryx*, met een lange hagedisachtige staart, een paar veren aan elk gewricht, en met zijn vleugels voorzien van twee vrije klauwen, ontdekt in de oölitische leisteën van Solenhofen. Vrijwel geen enkele recente ontdekking toont overtuigender aan dan deze, hoe weinig we tot hiertoe weten van de vroegere bewoners van de wereld” (p. 297).

Dat Darwin niet rechtstreeks ingaat op zijn meningsverschil met Owen, maar hem integendeel zelfs het krediet toekent de *Archaeopteryx* te hebben beschreven en (verkeerd) te hebben geclassificeerd, is typerend. Hij ging nooit publiekelijk, noch mondeling noch in publicaties, de rechtstreekse discussie met zijn tegenstanders aan. Dat deden anderen voor hem, in het bijzonder Thomas Huxley. Niettemin had hij ondertussen een afkeer van Owen, een afkeer die trouwens wederzijds was. Nicolaas Rupke wijst er evenwel op dat het beeld van Owen als een jaloers en verbitterd man ten gevolge van Darwins succes, een overtrokken constructie van de negentiende-eeuwse darwinisten (waaronder Huxley) is. Owen was een evolutionist (zij het, uiteraard, geen darwinist), maar al te vaak werd en wordt hij afgeschilderd als een creationist om het contrast met Darwin te vergroten. Recent onderzoek zorgde voor een sterke nuancering van dat beeld (zie Rupke,

1994).

In het tiende hoofdstuk gaat Darwin dieper in op de voorhanden zijnde fossiele data. Ondanks de onvolledigheid ervan wijzen ze volgens hem toch op de juistheid van de evolutietheorie. Paleontologen zoals Richard Owen tonen aan dat uitgestorven diersoorten blijkbaar tussen bestaande groepen ‘inpassen’. De theorie van “afstamming met modificatie door natuurlijke selectie” kan dergelijke en andere feiten probleemloos verklaren (p. 343).

Hoofdstukken elf en twaalf hebben als onderwerp de geografische distributie van het leven op aarde; hoofdstuk dertien behandelt classificatie vanuit evolutionair perspectief.

Ik start met een korte bespreking van enkele van Darwins uitspraken in het veertiende en laatste hoofdstuk, *Recapitulatie en Conclusie*. Op pagina 459 drukt hij zijn belangrijkste inzicht als volgt uit: “In eerste instantie lijkt niets moeilijker te geloven dan dat de meer complexe organen en instincten niet zijn geperfectioneerd door middelen die superieur zijn aan de menselijke rede, hoewel daaraan analoog, maar door de accumulatie van ontelbare geringe variaties, die telkens ten goede zijn gekomen aan de individuele bezitter.” Dat niets moeilijker te geloven leek is niet verwonderlijk, aangezien Darwin met die stelling inging tegen een meer dan tweeduizend jaar oude traditie. Orde, in het bijzonder de biologische orde, werd vóór hem vrijwel altijd verklaard vanuit de hypothese van ‘een geestelijke kracht’ die deze orde oplegt aan de materie. Darwin verving deze ‘geest’ door een volstrekt geestloos, blind mechanisme, ook al schreef hij dat niet met zoveel woorden. Sommige negentiende-eeuwse auteurs hadden dit, na lectuur van *Over het ontstaan*, goed begrepen en konden deze consequentie van Darwins evolutietheorie niet aanvaarden. Een anonieme recensent van *Over het ontstaan* drukte dat aspect van de darwinistische transitie uitstekend uit: “In de theorie waarmee we te maken hebben, is Absolute Onwetendheid de schepper; zodat we als fundamenteel principe van het hele systeem mogen verkondigen dat het, om een perfecte en mooie machine te maken, niet nodig is te weten hoe ze te maken. Bij nauwkeurig onderzoek zal bevonden worden dat deze stelling, in gecondenseerde vorm, de essentiële bewering van de theorie uitdrukt, en in een paar woorden de hele bedoeling van Mr. Darwin weergeeft, die, door een vreemde omkering van de redenering, lijkt te denken dat Absolute Onwetendheid volmaakt gekwalificeerd is om de plaats van Absolute Wijsheid in alle verwezenlijkingen van creatieve vaardigheid in te nemen” (in Morowitz & Singer, eds., 1995, p. 222, geciteerd uit Dennett, *Evolution as an Algorithm – the Ultimate In-*

sult?).

Wat de recensent beschrijft is inderdaad precies waar het om gaat. Uit een blind, onwetend, gedachteloos en doelloos proces kunnen orde en complexiteit ontstaan, inclusief die van de menselijke geest. Deze orde en complexiteit zijn zo indrukwekkend dat men zich vele eeuwen lang niet kon voorstellen dat God er geen rol in speelde. Ook vandaag nog kunnen velen zich dat trouwens niet voorstellen. Daarnaast vinden sommige hedendaagse auteurs de strikt darwinistische verklaring voor de natuurlijke orde en complexiteit ontoereikend. Ze menen dat er natuurkrachten aan het werk zijn die tot nog toe onvoldoende onderzocht zijn; ik denk onder meer aan sommige onderzoekers werkzaam binnen de zogenaamde 'wetenschappen van de complexiteit'. Stuart Kauffman (1993, 1995) neemt bijvoorbeeld het bestaan aan van een nog niet ontdekte pendant van de tweede wet van de thermodynamica (de entropiewet). Deze wet, of de kracht die ze uitdrukt, zou moeten kunnen verklaren hoe orde, ook in de natuur, ontstaat *ondanks* de entropiewet. Kauffman vindt Darwins verklaring van het ontstaan van orde en complexiteit tekortschieten (ook de moderne, neo-darwinistische versie ervan). Ze moet volgens hem worden aangevuld met een theorie die zelforganiserende processen beklemtoont. Auteurs als Kauffman zijn in geen geval te verwarren met degenen die het darwinisme verwerpen of onvolledig vinden om theologische of religieuze redenen (zie ook *infra*).

Ernst Mayr (1982, p. 515) schrijft dat de natuurtheologie als vruchtbaar concept stierf op 24 november 1859, de dag waarop *Over het ontstaan van soorten* verscheen. Ik ben het volmondig met hem eens. Dat neemt evenwel niet weg dat het natuurtheologische ontwerp-denken vandaag nog altijd sterk aanwezig is, niet meer zozeer in de biologie, maar wel in de kosmologie.¹⁷ Ter illustratie een citaat uit *Serious Talk. Science and Religion in Dialogue*, een recent werk van John Polkinghorne, een theoretisch fysicus en anglicaans priester: "Ons universum begon heel eenvoudig, vijftien miljard jaar geleden. Het was dan slechts een uniforme, uitdijende bal energie. Vandaag is het rijkelijk gevarieerd, boeiende en complexe gevolgen zoals jij en ik bevattend. Het verhaal van de kosmische evolutie is er een van een verbazingwekkende vruchtbaarheid. (...) Veronderstel dat de zwaartekracht wat sterker was geweest dan ze is, of elektromagnetisme wat zwakker. Ik veronderstel dat men zou verwachten dat zulke wijzigingen dingen zouden veranderen, maar niet op een drastische wijze. Het is daarom verrassend vast te stellen dat in feite geringe wijzigingen van een van die fysische basiswetten de kosmische geschiedenis vervelend en steriel zou-

den hebben gemaakt. Een vruchtbare wereld – een wereld die in staat is antropoiden te ontwikkelen – is een zeer speciaal universum. Zijn verfijnd afgestelde wetten maken het tot een kosmos uit het triljard” (1996, pp. 38–39). Eerder in zijn boek merkt Polkinghorne op: “Er is één universum, een creatie waarvan de verfijnde afstelling de expressie is van de vruchtbare wil van zijn Schepper” (p. 7). Ik kan in dit boek niet uitvoerig ingaan op de twintigste-eeuwse auteurs die weiger(d)en zich met de darwinistische transitie te verzoenen. Toch zal ik de levendigheid van het conflict tussen Darwins gedachtegoed en sommige pre-darwinistische opvattingen, in moderne vorm, nog proberen aan te tonen, zij het dat dit vaak binnen andere dan strikt biologische domeinen uitgevochten wordt, zoals Polkinghorne's uitspraken aantonen. Alleen al daarom is het nuttig om de historische context van de darwinistische transitie te begrijpen.

In het slothoofdstuk presenteert Darwin zijn onverbloemde opvatting over de kracht van natuurlijke selectie: “Ik kan geen limiet zien voor die kracht, bij het traag en prachtig aanpassen van iedere vorm aan de meest complexe relaties van het leven” (p. 469). Deze uitspraak is op twee aan elkaar verwante manieren interpreteerbaar. Vooreerst zet Darwin zich af tegen de natuurtheologische opvatting dat alleen God de natuurlijke orde tot stand kan brengen. Hij kon verwachten dat sommige lezers de kracht van natuurlijke selectie ten dele zouden erkennen, maar zich voor bepaalde fenomenen toch nog op God zouden beroepen. Voorbeelden daarvan zijn extreem geperfectioneerde organen zoals het oog; indrukwekkende instincten zoals die van bijen die, alsof ze architecten zijn, perfect geometrische honingraten bouwen; sublieme adaptaties zoals de vorm van orchideeën en de manier waarop insecten ze bevruchten; mentale eigenschappen zoals bewustzijn; de oorsprong van het leven.

Het bestaan van mentale eigenschappen gold van oudsher als een sterk bewijs van het bestaan van een ‘supergeest’, namelijk God. Uit materie kan geen ‘geest’ ontstaan, luidde de gedachte, dus werd ‘geest’ door een ‘Geest’ aan materie opgelegd. Enkele van de belangrijkste auteurs vóór Darwin die twijfelden aan de juistheid hiervan waren onder meer de evolutionist Lamarck, de materialist Julien Offray de Lamettrie, de empirist David Hume en de Franse Verlichtingsfilosoof Denis Diderot. In *Over het ontstaan* gaat Darwin hier slechts in één zin expliciet op in, en wel in het slothoofdstuk. Hij schrijft: “De psychologie zal op een nieuw fundament worden geplaatst, dat van de noodzakelijke verwerving van alle mentale krachten en vermogens door middel van geleidelijke overgang” (p. 488). Zoals hij opmerkte, is er geen

grens aan de kracht van natuurlijke selectie: ook “mentale krachten” kunnen erdoor ontstaan. In zijn latere werken *De afstamming van de mens* en *Het uitdrukken van emoties bij mens en dier* zal hij dat thema verder uitdiepen.

Zoals ik reeds eerder aanstipte, is Darwin, niet alleen in *Over het ontstaan*, maar in heel zijn verzameld werk en in zijn briefwisseling, eerder kort over de problematiek van het ontstaan van het leven. Hij schrijft in algemene bewoordingen over het probleem, bijvoorbeeld dat “waarschijnlijk alle organische wezens die ooit op deze aarde hebben geleefd, afstammen van één bepaalde primordiale vorm, waarin voor het eerst leven was geblazen” (p. 484). Op andere plaatsen benadrukt hij onze totale onwetendheid over de oorsprong van de eerste levensvorm of -vormen. Het is evenwel duidelijk dat hij veronderstelde dat ook voor dit probleem geen *hemelhaken*, of niet-materialistische en niet-mechanische oorzaken, moeten worden bedacht. Steeds op zoek naar feiten begreep hij dat het vraagstuk van de oorsprong van het leven, en bijgevolg van de *aard* van het leven, geen oplossing kon vinden in zijn tijd wegens een gebrek aan feiten – dit in tegenstelling tot de vraag naar de oorsprong van soorten. Aangezien hij zich niet in staat achtte dit probleem te bespreken, kon hij ook hier, zoals op een aantal andere plaatsen in *Over het ontstaan*, ruimte laten voor vage, theïstische opmerkingen, om ten dele tegemoet te komen aan de natuurtheologische lezers. De beroemde laatste zin, die ook Darwins newtoniaanse denken uitdrukt, luidt als volgt: “Er is grandeur in deze visie op het leven, met zijn verschillende krachten die oorspronkelijk zijn ingeblazen in een paar vormen, of in één vorm alleen; en in de visie dat, terwijl deze planeet is blijven rondcirkelen volgens de vaste wet van de zwaartekracht, er uit zo een eenvoudig begin een eindeloze reeks vormen, prachtig mooi en schitterend, zijn geëvolueerd en onophoudelijk evolueren” (p. 490). In de zesde editie bracht Darwin in deze zin een kleine, maar belangrijke wijziging aan: “Er is grandeur in deze visie op het leven, met zijn verschillende krachten die oorspronkelijk zijn ingeblazen *door de Schepper* in een paar vormen of in één vorm alleen...” (mijn cursivering). Critici die hem van atheïsme beschuldigden, werden hiermee de mond gesnoerd.

Ook dient opgemerkt te worden dat Darwin in verband met de problematiek van het ontstaan van het leven niet verwijst naar ‘spontane generatie’, de opvatting dat levende organismen zich spontaan kunnen ontwikkelen uit niet-levende voorwerpen. Andere, strikt materialistische auteurs voor hem, bijvoorbeeld Lamarck, deden dat wel.

Het geloof in spontane generatie ontstond ten dele als reactie op de vitalistische of uitgesproken theologische opvattingen over de oorsprong van het leven. Darwin wilde niet alleen vermijden zijn gelovige lezers onnodig voor het hoofd te stoten, maar na de eerste editie van *Over het ontstaan* had hij ook een wetenschappelijke reden om spontane generatie niet te vermelden. Hij kende namelijk het werk van Louis Pasteur, die in 1862 definitief had aangetoond dat spontane generatie niet voorkomt in de natuur. In een fles die steriel was gemaakt en nauwgezet steriel werd gehouden plaatste Pasteur een kweekbodem waarop zich normaal gezien micro-organismen ontwikkelen. Er ontstond geen leven in de fles, waaruit Pasteur terecht concludeerde dat spontane generatie niet bestaat. Niettemin luidt de huidige visie dat het fenomeen zich, in zekere zin, vermoedelijk één keer heeft voorgedaan, waarna uit die eerste levensvorm de volledige verscheidenheid van het leven op aarde volgens darwinistische principes evolueerde. Overigens schreef Darwin al in de eerste editie van *Over het ontstaan* dat zijn natuuropvatting een meer verheven beeld van “de Schepper” inhield dan de klassieke creationistische visie – iets wat een positieve indruk maakte op natuurtheologen als Asa Gray. “Auteurs met het hoogste aanzien lijken volkomen tevreden te zijn met de visie dat iedere soort onafhankelijk is geschapen. Voor mijn verstand is het beter in overeenstemming te brengen met hetgeen wij weten van de wetten die de Schepper de materie heeft ingeprent, dat de productie en de extinctie van de vroegere en de tegenwoordige bewoners van de wereld zouden dienen te worden geweten aan secundaire oorzaken. (...) Wanneer ik alle wezens niet als bijzondere scheppingen beschouw, maar als de afstammelingen in de rechte lijn van slechts een paar wezens die hebben geleefd lang voordat de eerste laag van het silurische systeem werd afgezet, dan lijken ze in mijn ogen te zijn geadeld” (pp. 488–489). Hoewel het mogelijk is dat Darwin hier letterlijk meende wat hij schreef, neem ik toch aan, samen met Peter Bowler en anderen, dat dergelijke uitspraken de pil moesten vergulden.

We kunnen Darwins hierboven geciteerde uitspraak over de kracht van natuurlijke selectie ook op een tweede manier interpreteren. Ze verwijst namelijk ook naar het idealistisch gedachtegoed in de biologie, met name in de morfologie, dat ik in hoofdstuk twee uiteenzette. De meeste auteurs namen aan dat de ‘bouwplannen’ of ‘archetypen’ van organismen en soorten onveranderlijk zijn, tenzij alle onderdelen van het bouwplan in één keer zouden veranderen. Darwin nam aan dat evolutie gradueel verloopt, zodat een plotse verandering van bouwplannen onmogelijk is. Hij stelde dan ook dat zogenaamde

bouwplannen geleidelijk moeten zijn ontstaan. In tegenstelling tot zijn latere idealistische critici, waaronder Owen, zag Darwin met andere woorden ook voor de morfologie geen grens aan de mogelijkheden van natuurlijke selectie. Dat betekent nog niet dat hij meende dat selectie *alles* kan teweeebrengen, zoals blijkt uit zijn debat hierover met Alfred Russel Wallace (zie *infra*).

Een laatste bemerking over het slothoofdstuk: Darwin doet hierin ook zijn bekende uitspraak dat er “licht zal worden geworpen op het ontstaan van de mens en zijn geschiedenis” (p. 488). Het is een vaak gehoorde opmerking dat dit de enige regel is in *Over het ontstaan van soorten* waarin Darwin zich uitlaat over de mens. Dat klopt niet helemaal. Eerder in het boek wijst hij erop dat de verschillen tussen de menselijke ‘rassen’ misschien hun verklaring vinden in het mechanisme van seksuele selectie (p. 199), en in het hoofdstuk over classificatie vestigt hij de aandacht op de morfologische gelijkenissen tussen “...de hand van de mens, gevormd om iets te grijpen, die van de mol, om te graven, het been van het paard, de zwempoot van de bruinvis, en de vleugel van de vleermuis...” (p. 434). Niettemin is het juist dat hij in *Over het ontstaan* zijn evolutietheorie niet expliciet op de mens toepast, ook al maakt hij duidelijk dat hij voor onze soort geen uitzondering wil maken.

DE STAART VAN DE PAUW

In een brief van 3 april 1860 schreef Darwin aan Asa Gray: “Ik herinner me goed de tijd waarin het me bij de gedachte aan een oog helemaal koud werd, maar ik ben over die fase van het beklag heen, en nu maken geringe, banale structuurdetails me vaak zeer oncomfortabel. Het beeld van een pauwenstaart, wanneer ik ernaar kijk, maakt me ziek!” Bij organen met een hoge graad van perfectie, zoals het oog, ziet iedereen het voordeel ervan voor het organisme in. Bijgevolg kan men vanuit adaptationistisch perspectief elke stap van de evolutionaire geschiedenis van het oog begrijpen. Maar wat met een fenomeen zoals de staart van een pauw? Wie ooit aandachtig het schouwspel bestudeerde van een pauw die zijn staart openwaaiert, de veren laat trillen en danspassen uitvoert voor een ogenschijnlijk ongeïnteresseerde hen, komt daar onvermijdelijk van onder de indruk. Men kan zich terecht vragen stellen bij het adaptieve voordeel van een dergelijke staart en van de hele vertoning. Natuurlijke selectie werkt in op eigenschappen die een voordeel bieden in de strijd om het bestaan, maar de staart van

een pauw, zo kan men met reden veronderstellen, lijkt eerder nadelig. De aangroei ervan kost immers veel energie en het lichaamsdeel is ongetwijfeld hinderlijk wanneer zijn bezitter bijvoorbeeld moet ontsnappen aan een aanval van een belager. Bovendien valt een pauw door zijn staart ook bijzonder op, waardoor hij zich meer blootstelt aan gevaar dan wanneer hij, zoals de hennen, het pronkstuk niet zou bezitten. Dat laatste duidt een tweede probleem aan: hoe komt het dat dergelijke grote geslachtsverschillen bestaan?

In *Over het ontstaan* stelde Darwin kort het mechanisme van seksuele selectie voor als oplossing van dat probleem. Hij werkte jaren aan de uitwerking ervan, om in 1871 zijn bevindingen te boek te stellen. Voor het eerst in twee volumes verschenen in 1870-1871, luidt de volledige titel van het werk *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Het gaat in feite, zoals de titel aangeeft, om twee verschillende boeken die niet samen gepubliceerd hoefden te worden. De enige directe link is Darwins veronderstelling dat een aantal eigenschappen van de mens zijn verklaring vindt in het mechanisme van seksuele selectie. Het eerste deel behandelt de evolutionaire herkomst van de mens, waarbij zowel anatomische, fysiologische, antropologische, mentale als culturele onderwerpen aan bod komen. Darwin maakt ook verschillende vergelijkingen met aan de mens verwante diersoorten. Het tweede deel behandelt seksuele selectie als een structuur- en gedragsvormend mechanisme, naast natuurlijke selectie, voornamelijk bij niet-menselijke dieren. Pas in het laatste deel gaat Darwin in op de verklarende waarde van seksuele selectie voor menselijke kenmerken en menselijk gedrag.

Ik beperk mij hier tot de algemene idee van het mechanisme, zonder in te gaan op Darwins bespreking ervan in relatie tot de mens. Daarvoor baseer ik mij op Darwins eigen uiteenzetting en op Helena Cronins bijzonder gedetailleerde historisch overzicht van de interpretaties van het mechanisme van seksuele selectie, getiteld *The Ant and the Peacock* (1991). De basisidee is de volgende. Volgens Darwin evolueerden mannelijke ornamenten, bijvoorbeeld een pauwenstaart, doordat vrouwelijke organismen ervoor *kiezen* te paren met het mannetje met de meest indrukwekkende ornamenten. In verband met seksueel gedifferentieerde kenmerken die voor de mannetjes adaptief lijken, zoals hoorns en klauwen, nam hij aan dat die grotendeels ontstonden als gevolg van concurrentie om de vrouwtjes tussen de mannetjes onderling. Niet zozeer natuurlijke selectie is met andere woorden verantwoordelijk voor de ontwikkeling van het gewei van een hert, maar wel seksuele selectie. De mannetjes vechten met elkaar om de vrouw-

tjes en de hinden worden bevrucht door de herten met het grootste gewei. Ook in dit geval kiezen de vrouwtjes. Ze zouden zich immers kunnen laten bevruchten door de verliezer, maar ze opteren algemeen voor de winnaar.

Ik kom terug op het voorbeeld van de pauwenstaart ter verduidelijking van het mechanisme. Veronderstel dat door – wat we nu noemen – een mutatie een mannelijke pauw een staart krijgt die langer is dan de gemiddelde lengte van de staarten van de andere hanen in de groep. Veronderstel bovendien dat de hennen om een of andere onbekende reden (zie *infra*) verkiezen zich te laten bevruchten door de eigenaar van de langere staart. Indien het speciale kenmerk van die staart, namelijk zijn bijzondere lengte, erfelijk is, dan zullen in de volgende generatie hanen opduiken met gemiddeld langere staarten. Ook hier zal weer variatie optreden, eventueel door mutaties. Dat betekent dat er ook in deze generatie een pauw zal zijn met een langere staart dan het groeps-gemiddelde of, eenvoudig gezegd, één pauw zal de langste staart hebben. Veronderstel opnieuw dat de hennen verkiezen zich door deze haan te laten bevruchten, dan brengt de volgende generatie hanen voort met gemiddeld een langere staart dan de vorige generaties. Na vele generaties kan zo de ‘abnormaal’ lange staart van mannelijke pauwen ontstaan. Hetzelfde mechanisme verklaart de ontwikkeling van andere opvallende of ‘abnormale’ kenmerken, bijvoorbeeld de kleurenrijkdom van diezelfde staart. Het woord ‘abnormaal’ wijst in Darwins visie op het ontbreken van een adaptief voordeel in de strijd om het bestaan. Integendeel zelfs, mannetjes met een lange staart kunnen het moeilijker hebben om te overleven dan de eigenaars van een korter exemplaar. Men zou verwachten dat natuurlijke selectie daarop inwerkt, met als resultaat een staart waarvan de lengte, gezien de specifieke omgevingsomstandigheden, het ideale evenwicht tussen voor- en nadelen voor de overleving biedt. Darwin begreep echter dat overleving niet het enige is waarmee we rekening moeten houden. Even belangrijk of nog belangrijker is voortplanting. Het begrip *fittest* in de uitdrukking *survival of the fittest* slaat dan ook niet uitsluitend op overleving, maar evenzeer op reproductie. De *fitness* van een organisme is een functie van de mate waarin dat organisme het haalt in de strijd om het bestaan, maar minstens evenzeer van de mate waarin het erin slaagt zich succesvol voort te planten.

Natuurlijke en seksuele selectie maken volgens Darwin – vanzelfsprekend metaforisch – gezamenlijk een kosten-batenanalyse, waarbij de nadelen van een eigenschap voor de overleving worden afgewogen

tegen de voordelen ervan voor de reproductie. Vanuit evolutionair perspectief baat het niet dat een organisme probleemloos de leeftijd van honderd of duizend jaar bereikt indien het zich niet voortplant. Een individu van dezelfde soort dat slechts tien jaar oud wordt maar zich ondertussen heeft voortgeplant, is *fitter* dan elk ander organisme dat zich niet voortplant, hoe lang het ook mag leven.

Zoals duidelijk blijkt uit het voorbeeld van de ontwikkeling van de pauwenstaart, kunnen we stellen dat de mannetjes van die soorten waarbij seksuele selectie een belangrijke rol speelt, de gevangenen zijn van de vrouwtjes. Om zich voort te kunnen planten moeten de hanen over een lange staart beschikken, moeten ze in concurrentie treden met de andere hanen in de groep en de hennen het hof maken door te pronken met hun ornamenten. In het geval van pauwen is het begrip 'concurrentie' ten dele relatief. De mannetjes dansen voor de vrouwtjes en waaiëren hun staart open, waarop de vrouwtjes na verloop van tijd hun keuze maken. Er treedt slechts zelden een rechtstreekse, lijfelijke confrontatie op tussen de hanen onderling. Bij andere soorten is die concurrentie wel rechtstreeks fysiek, zoals bijvoorbeeld bij herten en zeeolifanten. Vooral bij deze laatste soort zijn de gevechten tussen de mannetjes vaak zeer heftig en agressief. Dat komt doordat er bijzonder veel te winnen én te verliezen valt. Een verliezer zal geen enkel vrouwtje bevruchten, een winnaar meerdere. Liever dan oud te worden zonder nageslacht brengen de mannetjes hun overleving in het gedrang door te vechten, in functie van de reproductie.

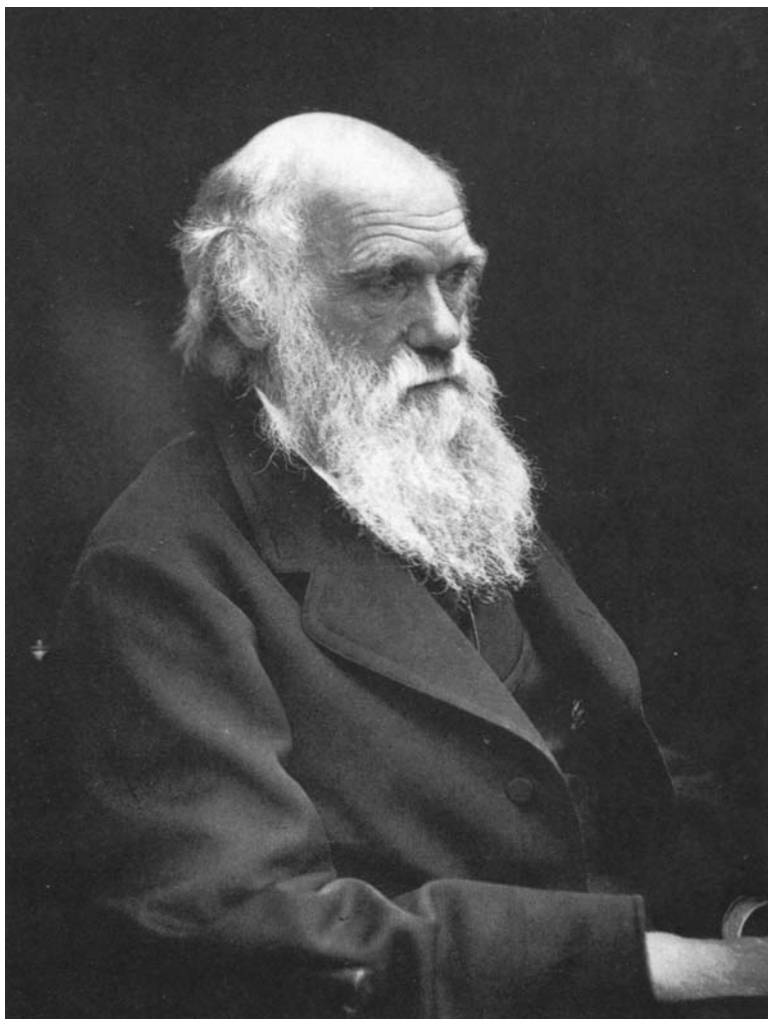
Men kan zich nu afvragen waarom vrouwtjes verkiezen zich te laten bevruchten door mannetjes met de langste staart, de mooiste kleuren of het grootste gewei. Hiermee samenhangend dringt zich de vraag op hoe dit hele proces ontstaan is. Met betrekking tot ornamentale eigenschappen meende Darwin dat vrouwtjes esthetische criteria hanteren. De vraag waarom dat zo is of wat het precies betekent kon hij niet beantwoorden. Pas in de twintigste eeuw is hierop door de Britse wiskundige en geneticus Ronald Fisher een bevredigend antwoord geformuleerd.¹⁸ Fisher ging niet rechtstreeks in op Darwins 'esthetische argument', maar maakte de logica van het proces duidelijk. Allereerst is er geen bijzondere reden nodig waarom vrouwtjes mannetjes met 'speciale' eigenschappen verkiezen. Indien *een meerderheid* van de vrouwtjes deze keuze maakt, volstaat dat als verklaring. Vrouwtjes die deze voorkeur niet delen, zullen immers worden bevrucht door een mannetje met bijvoorbeeld, in het geval van pauwen, een korte staart. Hun mannelijke nakomelingen zullen dan eveneens een korte staart hebben, maar zullen zich niet of zeer moeilijk kunnen

voortplanten, aangezien de meeste vrouwtjes, die de voorkeur voor lange staarten erfdén, zich laten bevruchten door een mannetje met een lang exemplaar. Bijgevolg zijn alle vrouwtjes ‘verplicht’ zich te laten bevruchten door een haan met een lange staart. Dat zet een proces in werking dat ertoe leidt dat mannetjes een steeds langere staart krijgen. Helena Cronin drukt de basisidee als volgt uit: “In een populatie waarin er een meerderheidsvoorkeur voor om het even wat bestaat, doet een vrouwtje er beter aan de trend te volgen, hoe willekeurig en absurd ook, want de volgende generatie dochters zal hun moeders voorkeur erven, terwijl haar zonen hun vaders aantrekkelijke kenmerken erven” (1993, p. 201).

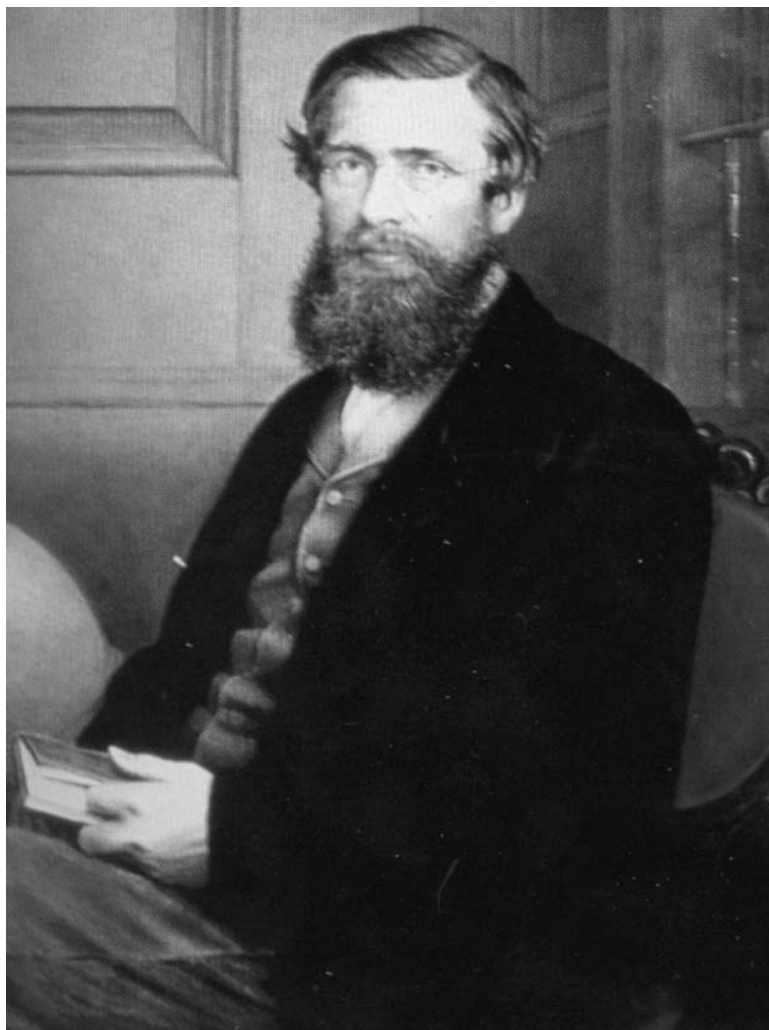
Ik beschreef de mannetjes al als de gevangenen van de vrouwtjes, maar we kunnen de vrouwtjes eveneens als gevangenen beschouwen, zij het van elkaar. De vraag naar het ontstaan van het hele proces beantwoordde Fisher eveneens, hierbij in essentie Darwins argumentatie herhalend. Veronderstel dat mannelijke pauwen oorspronkelijk allemaal korte staarten hebben, opperde Fisher. Het steeds weer optreden van variatie, hetzij door seksuele reproductie, mutaties of andere oorzaken, zal er ongetwijfeld voor zorgen dat regelmatig één staart duidelijk langer is dan de andere staarten. Als enkele vrouwtjes zich door de eigenaar daarvan laten bevruchten, verspreidt deze eigenschap zich over de populaties van de verschillende generaties, waarbij het lichaamsdeel in kwestie steeds in lengte toeneemt.

DARWIN EN WALLACE

Ik wees er al op dat Darwin en Wallace het over een aantal zaken oneens waren. Sommige auteurs verwijzen tot vandaag naar ‘de evolutietheorie van Darwin en Wallace’ om te beklemtonen dat Darwin niet de enige ontdekker ervan was. Ik ben het ermee eens dat Wallace onafhankelijk van Darwin het mechanisme van natuurlijke selectie inzag, maar ik vind het niet zo’n goed idee om over ‘de evolutietheorie van Darwin én Wallace’ te spreken. De verschillen tussen hun opvattingen over een aantal belangrijke onderdelen van de evolutietheorie zijn te groot om hun theorieën aan elkaar gelijk te stellen. Omdat hun meningsverschillen in essentie te herleiden zijn tot hun discussie over de potentiële rol van seksuele selectie en de verhouding hiervan tot natuurlijke selectie, behandel ik ze hier kort. Later zal ik nog uiteenzetten dat dé evolutietheorie niet bestaat: in werkelijkheid gaat het om een aantal theorieën. Dat inzicht en het hieraan



Darwin omstreeks 1874, gefotografeerd door zijn zoon Leonard.



Alfred Russel Wallace, kort na zijn terugkeer uit Zuidoost-Azië (1854-1862).

gerelateerde feit dat er verschillende vormen van darwinisme bestaan, kan vele, ook hedendaagse, moeilijkheden omtrent wat 'de evolutietheorie' wordt genoemd oplossen.

Ik geef een voorbeeld ter verduidelijking. Sommige auteurs interpreteren de *punctuated equilibrium*-hypothese van Stephen Jay Gould en Niles Eldredge, die we eerder reeds vermeldde, als anti-darwinistisch en bijgevolg als anti-evolutionair. Dit berust op een misverstand: Gould beschouwt zichzelf, terecht, als een darwinist en als een pleitbezorger van het evolutionisme. Hij is het echter niet eens met tenminste één theorie van Darwin, een onderdeel van diens globale evolutietheorie, namelijk de opvatting dat evolutie gradueel verloopt. Gould veronderstelt dat zich 'sprongen', die niettemin miljoenen jaren duurden, hebben voorgedaan in de loop van de evolutie, waartussen er lange perioden waren van evolutionaire 'stilstand', dat wil zeggen perioden waarin weinig verandering plaatsvond, voorzover dit tenminste blijkt uit de fossiele data die we ter beschikking hebben. Darwin daarentegen merkte regelmatig op dat het gezegde *natura non facit saltum* correct is. Indien men alleen dit aspect van zijn denken confronteert met Goulds opvatting, lijkt Gould inderdaad een anti-darwinist. Om een oordeel te kunnen vellen moet men evenwel alle aspecten van Darwins evolutietheorie vergelijken met de opvattingen van andere auteurs.

Darwins centrale opvatting omtrent seksuele selectie luidde dat vrouwelijke organismen de mannetjes met de 'mooiste' kenmerken kiezen om zich te laten bevruchten. Hun ultieme criterium is met andere woorden esthetisch. Wallace hield daarentegen vol dat pauwenstaarten en andere bijzondere eigenschappen te verklaren zijn door natuurlijke selectie. Seksuele selectie verwierp hij. Hij wilde de keuze van vrouwelijke organismen utilitaristisch verklaren: hun voorkeur moet volgens hem een functie zijn van overlevings- en reproductie-*fitness*. In het geval van pauwen betekent dit dat hennen zich niet laten bevruchten door een haan, omdat hij de langste staart heeft of met de mooiste kleuren pronkt, maar omdat deze eigenschappen wijzen op gezondheid en sterkte. De hennen kiezen dus niet voor dergelijke kenmerken *op zich*, maar omdat ze die zien als de uiterlijke tekenen van eigenschappen die de *fitness* van hun nakomelingen garanderen.

Het meningsverschil tussen beiden is tientallen jaren gelaten voor wat het was, tot Ronald Fisher (zie ook noot 18) het thema van seksuele selectie opnieuw behandelde. Hij verzoende de opvattingen van Darwin en Wallace, een verzoening die eigenlijk min of meer voor de hand lag. Vrouwelijke organismen maken inderdaad een keuze op ba-

sis van esthetische criteria, maar dit gebeurt niet arbitrair. Het is bijzonder zinvol om dat te doen. Natuurlijke selectie ‘zorgt’ ervoor dat seksuele selectie optreedt zoals ze optreedt. Ze limiteert de mogelijkheden van seksuele selectie. De mogelijke lengte van een pauwenstaart bijvoorbeeld kent een grens, ondanks de evolutionaire wapenwedloop waardoor staarten steeds langer worden. Fisher omschreef het ontstaan van pauwenstaarten en dergelijke als een proces dat wordt gekenmerkt door feedback en daardoor op hol slaat: een meerderheid van vrouwtjes laat zich bevruchten door een haan met een wat langere staart, waardoor hetzelfde scenario in elke generatie opnieuw wordt uitgevoerd, wat onvermijdelijk steeds langere staarten oplevert.

Het debat over seksuele selectie tussen Darwin en Wallace gaat echter strikt genomen minder over het al dan niet bestaan van dit mechanisme dan over de mogelijkheden en beperkingen van natuurlijke selectie – de hoeksteen van Darwins theorie. Ik vat de voornaamste punten samen, daarbij verwijzend naar enkele actuele debatten binnen de evolutiebiologie en de filosofie van de biologie.¹⁹ Het algemene meningsverschil tussen beiden uitte zich in het bijzonder in hun discussies over de aard en oorsprong van steriliteit, seksueel dimorfisme en de evolutie van de mens. Daarnaast waren ze het ook oneens over enkele biogeografische aspecten en over de vraag naar de erfelijkheid van verworven eigenschappen. We zagen al dat Darwin aannam dat dit laatste soms het geval is. Wallace twijfelde. Een van de redenen waarom Darwin erin geloofde, was dat het een gedeeltelijke verklaring bood voor de productie van natuurlijke variatie.

Het was de Duitse darwinistische bioloog August Weismann (1834-1914) die al vóór 1900 de onmogelijkheid van de erfelijkheid van verworven eigenschappen aantoonde en uiteenzette, in eerste instantie in *On Heredity* (1883). Het zou echter nog tot de evolutionaire synthese van de jaren veertig van de twintigste eeuw duren voor Weismanns inzicht vrij algemeen aanvaard werd in de (evolutionaire) biologie. Pas in de jaren vijftig, met de verwoording van het ‘centrale dogma’ van de moleculaire biologie – dat stelt dat informatie die bevat is in de somatische eiwitten niet kan worden overgebracht naar de nucleïnezuuren van het DNA – werd het zogenaamd lamarckistische principe betreffende de overerving van verworven eigenschappen door het merendeel van de biologen verworpen.²⁰ Wallace had dit reeds in de jaren tachtig van de negentiende eeuw gedaan, toen hij Weismanns werk leerde kennen.

De drie thema’s waarover beide evolutionisten het oneens waren draaien in essentie rond het vraagstuk van de kracht van natuurlijke se-

lectie. In hun debat hierover kan men weer drie thema's onderscheiden: de vraag naar het adaptationisme (is elke eigenschap functioneel?), de vraag naar het bestaan van beperkingen aan de kracht van natuurlijke selectie, en ten slotte de vraag naar het niveau waarop selectie inwerkt (individueen of groepen?). In tegenstelling tot wat Darwin eerder geciteerde uitspraak – "Ik kan geen limiet zien voor die kracht" – suggereert, nam hij niet aan dat natuurlijke selectie alles tot stand kan brengen, noch dat we met het mechanisme van natuurlijke selectie alles kunnen verklaren. Hij stelde met andere woorden zelf zekere grenzen aan het 'adaptationistisch programma', ook al beklemtoonde hij dat natuurlijke selectie het belangrijkste mechanisme van evolutionaire verandering is.

Wallace was in hogere mate een adaptationist dan Darwin, behalve wat bepaalde menselijke eigenschappen betreft (zie *infra*). Hij ging uit van de rechtstreekse impact van natuurlijke selectie op de ontwikkeling van pauwenstaarten. Met betrekking tot de oorsprong van steriliteit nam hij hetzelfde standpunt in. Hij redeneerde sterk adaptationistisch én stelde natuurlijke selectie voor (bijna) alles verantwoordelijk. Die combinatie van adaptatie en natuurlijke selectie moet niet noodzakelijk worden gemaakt, hoewel ze in het post-darwinistische tijdperk min of meer vanzelfsprekend is. Men kan een adaptationist zijn zonder in natuurlijke selectie te geloven – alle natuurtheologen waren adaptationisten, maar geen 'selectionisten' – en men kan het mechanisme van natuurlijke selectie aanvaarden zonder aan te nemen dat alles vanuit adaptationistisch oogpunt kan verklaard worden. Wallace beschouwde steriliteit als een adaptatie die door natuurlijke selectie is ontstaan. Dat leidde vrijwel automatisch tot het aanvaarden van groepsselectie, want steriliteit kan voor een individueel organisme moeilijk een adaptatie zijn. Volgens Wallace is in dit geval niet het individu het niveau van selectie, maar de groep. Vanuit die optiek kan steriliteit inderdaad als een door natuurlijke selectie veroorzaakte adaptatie worden verklaard.

Nieuwe soorten ontstaan, zo meende ook Darwin, vanuit variëteiten. Een variëteit – een groep organismen met 'gevarieerde' kenmerken – zal blijven bestaan en zich tot een afzonderlijke soort ontwikkelen als ze erin slaagt zich af te zonderen van verwante variëteiten of soorten. Zonder isolerende mechanismen zal ze opnieuw versmelten met andere variëteiten of soorten en nooit evolueren tot een nieuwe soort. Wallace beschouwde de steriliteit van hybriden als een dergelijk isolerend mechanisme. De organismen van een bepaalde variëteit kunnen misschien wel nakomelingen voortbrengen door te paren met

organismen van een andere variëteit of soort, maar die nakomelingen zijn vaak onvruchtbaar. Zo blijft de kloof tussen een nieuwe variëteit en de moedersoort of andere variëteiten bestaan en wordt ze groter. Dat draagt er volgens Wallace in hoge mate toe bij dat een variëteit na verloop van tijd tot een afzonderlijke soort uitgroeit. Hiervoor moest hij aannemen dat steriliteit een adaptatie in functie van de isolatie van de groep is en bijgevolg dat natuurlijke selectie steriliteit heeft veroorzaakt – zij het niet doelgericht – in het voordeel van de groep.

Darwin was het daar niet mee eens. Volgens hem werkt natuurlijke selectie in op individuele organismen. Iets dat functioneel blijkt voor het voortbestaan van de groep is een toevallig bijverschijnsel van iets wat functioneel is voor een organisme. Hij maakte hierop een uitzondering om het bestaan te verklaren van steriele, ‘altruïstische’ sociale insecten en de ontwikkeling van het menselijk ‘moreel gevoel’. Voor de verklaring van steriliteit in het algemeen hield hij evenwel vast aan de basisidee dat natuurlijke selectie inwerkt op individuen. Steriele organismen zijn vanuit dat perspectief toevallige nevenverschijnselen van de divergentie van variëteiten. In het begin van het divergentieproces is onderlinge kruising nog mogelijk zonder onvruchtbare nakomelingen. In een later stadium levert de voortplanting van twee organismen van verschillende variëteiten echter een onvruchtbaar nakomelingschap op (zij het niet altijd – dat was een van Darwins argumenten om de relativiteit van het soortbegrip aan te tonen). Samengevat luidt Darwins standpunt aldus: als twee organismen van verschillende variëteiten ‘weten’ dat hun onderlinge voortplanting onvruchtbare nakomelingen oplevert, zouden ze zich niet voortplanten, aangezien dit vanuit darwinistisch evolutionair perspectief zinloos is. Het is immers niet adaptief voor individuele organismen. In de loop van de divergentie van variëteiten bestaat er een tijd een grijze zone. Organismen van verschillende variëteiten ‘weten’ dan niet of ze onderling al dan niet vruchtbaar zijn en sommigen wagen de gok – soms met, vaak zonder succes.

Deze discussie duurt tot op vandaag voort. Darwin en Wallace begrepen heel goed dat steriliteit een probleem is en beiden stelden een oplossing voor. Net zoals voor seksuele selectie werd pas in de twintigste eeuw een meer bevredigende oplossing voor de steriliteitsproblematiek naar voren geschoven. Ze sluit aan bij Darwins opvatting van steriliteit als bijverschijnsel van het divergeren van variëteiten. De essentie van de belangrijkste huidige oplossing voor het probleem van steriele sociale insecten luidt dat niet groepen of individuen, maar genen het niveau zijn waarop natuurlijke selectie inwerkt. Steriele insecten

ten hebben een deel van hun genetisch materiaal gemeenschappelijk met vruchtbare exemplaren, die binnen dezelfde gemeenschap leven. 'Daarom' zetten ze zich in voor het welzijn van hun genetische verwanten. Hoewel hun gedrag een altruïstisch effect heeft, is het met andere woorden toch te verklaren vanuit de idee dat het ten goede komt aan de reproductie van 'hun' genetisch materiaal, ook al bevindt dat zich in andere organismen. De steriliteit van sociale insecten wordt dan ook, vanuit dit genetisch perspectief, beschouwd als een adaptatie, in tegenstelling tot steriliteit in het algemeen. Ze is immers functioneel voor de reproductie van genetisch materiaal. Darwin meende dat ze functioneel is voor de groep; moderne darwinisten discussiëren over de vraag of ze in functie is van de organismen of van hun genetisch materiaal.²¹

De discussie tussen Darwin en Wallace omtrent seksuele selectie besprak ik al, maar ik herhaal de essentie ervan met betrekking tot de problematiek van het adaptationisme. Sommige dieren vallen op door hun kleuren. Hoewel de natuurtheologen overwegend adaptationistisch dachten, veronderstelden ze dat God voor die natuurlijke kleurenpracht had gezorgd om tegemoet te komen aan de esthetische behoeften van de mens of om zichzelf te plezieren. Volgens Darwin zijn kleuren veroorzaakt door natuurlijke of door seksuele selectie. Als kleuren zorgen voor camouflage, zodat het dier meer kans heeft om te ontkomen aan predators, kan de oorzaak natuurlijke selectie zijn. Het bezit van een schutkleur is een adaptatie, ontstaan door voortdurende variatie waarop natuurlijke selectie inwerkte. De 'overleving van de best aangepaste' houdt hier in dat het organisme met de minst opvallende kleur ten opzichte van de achtergrond het meest 'fit' of 'aangepast' is en daarom de grootste kans op overleving en voortplanting heeft.

In dit verband haalt Richard Dawkins in *De blinde horlogemaker* het in 1985 verschenen *The Probability of God* van Hugh Montefiore, de bisschop van Birmingham, aan. Montefiore aanvaardt de realiteit van evolutie, maar verwerpt het mechanisme van natuurlijke selectie en de daaruit resulterende adaptaties. Zo schrijft hij: "Wat camouflage betreft is dit niet altijd even gemakkelijk te verklaren op grond van neo-darwinistische uitgangspunten. Als ijsberen in het noordpoolgebied de dominante soort zijn, waarom hebben ze dan een witte camouflagekleur ontwikkeld?" (geciteerd in Dawkins, 1988, pp. 56-57). Dawkins geeft hierop als commentaar: "Aan het feit dat ook de jager er gebaat bij is verborgen te blijven voor zijn prooi, wordt voorbijgegaan. Ijsbe-

ren besluipen zeehonden die uitrusten op het ijs. Als de zeehond de ijsbeer vroeg genoeg in de gaten krijgt, kan hij ontsnappen. Als de bischop zich een donkere grizzlybeer voorstelt, die over de sneeuw sluipend een zeehond probeert te besluipen, dan denk ik dat hij onmiddellijk het antwoord op zijn probleem zal vinden” (p. 57).

Verschillende soorten vertonen in hun kleuren echter seksuele differentiatie. Vaak hebben vrouwtjes sobere en onopvallende kleuren, maar springen die van mannetjes sterk in het oog, ook bij predators. Darwin veronderstelde dat seksuele selectie aan de basis daarvan ligt. De opvallende kleuren – in de meeste gevallen van de mannelijke organismen – zijn hier geen adaptaties. Wallace nam daarentegen aan dat alle kleuren, opvallend en onopvallend, adaptaties zijn, veroorzaakt door natuurlijke selectie. Hij toonde aan dat de kleuren van sommige insecten functioneel zijn als afschrikkingsmiddel, bijvoorbeeld de ‘ogen’ op de vleugels van vlinders. Verder gaf hij ook voorbeelden van de wijze waarop sommige soorten andere, bijvoorbeeld giftige, soorten nabootsen (*mimicry*), terwijl ze de door de kleuren aangeduide eigenschap – giftig zijn – in werkelijkheid niet bezitten. Seksuele differentiatie stelde hem echter voor grotere problemen. Zijn veronderstelling luidde dat natuurlijke selectie verschillende vormen van druk uitoefent naargelang het geslacht. In zijn boek *Darwinism* schreef hij: “Er is een algemeen argument, dat uit de actie van natuurlijke selectie zelf voortkomt, dat het vrijwel onvoorstelbaar maakt dat vrouwelijke voorkeur doeltreffend zou kunnen zijn geweest op de manier die Darwin suggereerde. (...) De extreem strenge actie van natuurlijke selectie moet elke poging tot het selecteren van louter ornament totaal onbeduidend maken, tenzij de meest geornamenteerde altijd samenvalt met de best aangepaste in elk ander opzicht. (...) De actie van natuurlijke selectie weerlegt inderdaad het bestaan van de vrouwelijke selectie van ornament als ornament niet, maar ze maakt ze totaal inefficiënt” (1889, p. 295).

Geslachtelijke differentiatie van kleuren ontstaat volgens Wallace door de verschillende functionaliteit naargelang het geslacht. Mannelijke organismen hebben opvallende kleuren, omdat die hun *fitness* uitdrukken. Natuurlijke selectie zorgde ervoor dat de meest aangepaste mannelijke organismen de meest kleurrijke zijn. Op vrouwelijke organismen oefent natuurlijke selectie een andere druk uit: zij hebben onopvallende kleuren, omdat het belangrijker is *niet* op te vallen dan dat wel te doen. Helena Cronin (1993) heeft de tegenstrijdigheden van Wallaces theorie uiteengezet. De kern van de zaak is dat hij er niet in slaagde zijn adaptationisme volledig te koppelen aan zijn pansselectio-

nisme, zoals hij zich had voorgenomen. Natuurlijke selectie zou verantwoordelijk moeten zijn voor opvallende én voor onopvallende kleuren, en in beide gevallen zou dat volkomen adaptief moeten zijn. Wallace beseftte de moeilijkheden die zijn positie inhield. Op bepaalde momenten verklaarde hij de opvallende kleuren van mannelijke organismen *niet* door natuurlijke selectie, maar als neveneffecten van fysiologische factoren.

Ik wil het onderwerp seksuele selectie besluiten met enkele opmerkingen over de huidige opvattingen en discussies. De belangrijkste vaststelling is dat er tot op vandaag over verschillende aspecten van het mechanisme van seksuele selectie geen consensus bestaat. Sommige auteurs nemen net als Wallace aan dat eigenschappen die velen beschouwen als het resultaat van seksuele selectie, in werkelijkheid door natuurlijke selectie ontstonden. Verder bestaat er onder degenen die het bestaan van seksuele selectie aanvaarden (de meerderheid) discussie over de vraag of ze werkzaam is binnen elk geslacht of tussen de geslachten onderling. Strijden mannetjes tegen andere mannetjes omwille van de vrouwtjes? Bekampen de vrouwtjes elkaar onderling om een partner? Strijden de mannetjes gezamenlijk tegen de andere sekse en omgekeerd? Of vinden al deze vormen van concurrentie tegelijkertijd plaats? Ik wil hierbij benadrukken dat uitdrukkingen zoals 'omwille van' uiteraard geen doelgerichtheid impliceren. Het gaat om een blind proces, maar intentioneel taalgebruik kan gebruikt worden in het besef dat het beeldspraak is.

Deze vragen worden steeds meer aangepakt vanuit het perspectief van de 'zelfzuchtige' genen. Het centrale inzicht is dat genen zich reproduceren door 'gebruik te maken' van de organismen waarin ze zich bevinden. De bekende boutade dat de kip de manier is waarop het ei zich voortplant, drukt de basisidee goed uit. Organismen zijn 'geprogrammeerd' door hun genetisch materiaal om zich in leven te houden enerzijds en om zich voort te planten anderzijds. Genen proberen 'hun' organisme lang genoeg in stand te houden tot het zich heeft voortgeplant – of ze helpen andere organismen bij het overleven en de reproductie, als zich in die organismen identiek genetisch materiaal bevindt. Dit laatste aspect verklaart het bestaan van de steriele insecten waarover Darwin zich het hoofd brak. In navolging van William Hamilton, die het mysterie oploste, spreekt men in dit verband over *inclusive fitness*; deze vorm van *fitness* is niet gekoppeld aan een organisme, maar aan een cluster van genen die zich in verschillende organismen bevinden. Met behulp van de speltheorie en andere wiskundige technieken zijn recent modellen ontwikkeld waarmee men de door de ge-

nen en 'hun' organismen gevolgde strategieën in de concurrentie voor succesvolle voortplanting kan onderzoeken. Die modellen houden rekening met de specifieke gedragsvormen van verschillende soorten met betrekking tot voortplanting (zoals monogamie of polygamie), met de omgevingsfactoren, met de mate waarop het bezit van een nageslacht invloed uitoefent op de reproductiestrategie, met de mate van investering van de ouders in de nakomelingen en met nog andere variabelen. Deze aanpak geeft aanleiding tot nieuwe inzichten en hypothesen. Zo is bijvoorbeeld, wat seksuele selectie betreft, de gedachte van Wallace dat organismen die de grootste *fitness* bevatten het meest kleurrijk zijn uitgedost, in onze tijd opnieuw opgedoken onder de vorm van het zogenaamde *handicapprincipe*. De gedachte is dat ornamenten zoals een pauwenstaart afbreuk doen aan de *fitness* van het organisme en precies daarom een goede *fitness*-indicator zijn. In niet-wetenschappelijke bewoordingen uitgedrukt: een pauw kan zich zo iets nutteloos, kostelijk en gevaarlijk als een lange staart permitteren, omdat hij gezond en sterk is, wat indruk op de hennen maakt. Het onderzoek naar seksuele selectie is in de negentiende en twintigste eeuw sterk verwaarloosd, maar de voorbije tien à vijftien jaar is het principe als het ware herontdekt en lijkt het onderzoek in een stroomversnelling te zijn terechtgekomen. Het laatste woord erover is duidelijk nog niet gezegd.²²

HET NUT VAN MENTALE VERMOGENS

Het laatste aspect van het debat tussen Darwin en Wallace dat ik bespreek, handelt over de evolutie van de mens, in het bijzonder de oorsprong van mentale eigenschappen. Oorspronkelijk waren beiden het eens over de menselijke evolutie. Wallace publiceerde zelfs als eerste een uitgebreide toepassing van de evolutietheorie op de mens, *The Origin of Human Races and the Antiquity of Man Deduced from the Theory of Natural Selection* (1864). Darwin was opgetogen over deze tekst. Hij was het eens met Wallaces hoofdidee dat natuurlijke selectie gedurende de vroege ontwikkeling van de mens had ingewerkt op zowel lichaam als geest. Toen de menselijke geest zich genoeg had ontwikkeld om gecontroleerd ingrijpen in de natuurlijke omgeving mogelijk te maken, veranderde volgens Wallace het lichaam niet meer. De mens had in dit stadium van zijn evolutie immers de omgeving aangepast aan zijn eigen fysieke toestand, zodat natuurlijke selectie niet meer op het lichaam kon inwerken. Op de geest bleef selectie evenwel druk

uitoefenen, waardoor later de moderne mens ontstond. In 1869 begon Wallace zijn opvattingen te herzien. In een brief van 24 maart van dat jaar bracht hij Darwin op de hoogte van zijn veronderstelling dat er “grenzen aan de kracht van natuurlijke selectie” bestaan en dat hij hierover binnenkort een artikel zou publiceren. Darwin reageerde: “Ik hoop dat je jouw en mijn kind niet te volledig hebt vermoord” (geciteerd in Kottler, 1985, p. 420). “Maar”, schrijft Kottler, “dat was net wat Wallace had gedaan.” Hij vervolgt: “Wallace was tot de conclusie gekomen dat natuurlijke selectie bepaalde zuiver fysieke kenmerken niet kan verklaren, evenmin als de hogere intellectuele en morele eigenschappen van de mens. Hij beweerde dat ‘een Hogere intelligentie’ de wetten van de organische ontwikkeling ‘in een welomschreven richting en met speciale doeleinden’ had gestuurd, om zo de mens te produceren” (p. 420).

Darwin was het hiermee totaal oneens. Natuurlijke selectie werkt niet doelgericht en maakt bovendien geen uitzondering voor de mens, voor zijn lichaam noch voor zijn geest. Precies dit standpunt echter, maar strenger toegepast, bracht Wallace ertoe voor de mens een uitzondering te maken, zoals ik straks zal uitleggen. In *De afstamming van de mens* (1871) en *Het uitdrukken van emoties bij mens en dier* (1872) zou Darwin later uiteenzetten dat zijn evolutietheorie het ontstaan en de ontwikkeling van mentale en morele eigenschappen van mens en dier verklaart. Hij erkende de sterkere ontwikkeling van de menselijke mentale en morele vermogens, maar beklemtoonde de gradualiteit van dat verschil; mensen en dieren hebben immers een gemeenschappelijke afkomst. In *De afstamming van de mens* schrijft hij: “Het is slechts onze aangeboren vooringenomenheid en die arrogantie die onze voorvaderen ertoe bracht te verklaren dat zij van halfgoden afstamden, die ons bezwaar laten maken tegen deze conclusie” (facsimile-uitgave eerste druk, pp. 22-23).

Wallaces redenen om de mens als bijzonder te beschouwen hadden evenwel niet zozeer met arrogantie te maken, maar wel ten dele met zijn geloof, vanaf 1866, in het spiritualisme. Darwin stond sceptisch tegenover het zogenaamde paranormale, maar weigerde, typerend voor zijn karakter en handelwijze, hierover een publiek standpunt in te nemen. In 1876 bijvoorbeeld had de jonge zoöloog Edwin Ray Lankester een ‘spiritueel medium’, Henry Slade, ontmaskerd en voor het gerecht gesleept. Darwin stuurde Lankester een felicitatiebrief en schonk hem tien pond, ongeveer het toenmalige gemiddelde arbeidersmaandloon, om de gerechtskosten te betalen. De Engelse wet stipuleerde immers dat wie iemand voor de rechter daagde, daarvoor geld

moest ophoesten. Een van de getuigen ten voordele van Henry Slade was Wallace. Anders dan Darwin sprak hij zich vaak in het openbaar over verschillende kwesties uit, en zijn standpunt in deze zaak luidde dat Slade waarschijnlijk geen bedrieger was, maar over echte bovennatuurlijke krachten beschikte. Darwin steunde Lankester privé, niet in het openbaar, maar hij verzocht zijn sceptische vrienden, onder wie Thomas Huxley, zich te verzetten tegen de verspreiding van dergelijk bijgeloof. Het proces in 1876 maakte pijnlijk duidelijk dat de meningen van Darwin en Wallace over een aantal zaken sterk uiteenliepen. Slade kreeg drie maanden dwangarbeid, maar werd in beroep vrijgesproken.

Ik zet kort de wetenschappelijke redenen uiteen voor Wallaces geloof in de schepping van de menselijke geest door een hogere intelligentie.²³ Paradoxaal genoeg brachten juist zijn adaptationisme en panselectionisme hem ertoe om voor de menselijke geest een uitzondering te maken. Hij beschouwde mentale capaciteiten als een functie van het brein en nam aan dat de grootte en de vorm van het brein en van de schedel de mate van de ontwikkeling van mentale vermogens bepalen. Wallace geloofde dan ook in frenologie, die uit de vorm van de schedel het bezit van bepaalde eigenschappen meende te kunnen afleiden. Fossielen van prehistorische mensen, aldus Wallace, tonen aan dat hun brein en schedel niet verschilden van die van de hedendaagse 'wilden' (zoals de Vuurlanders), noch van die van de 'beschaafde' mensen (zoals de Engelsen). Aangezien mentale vermogens samenhangen met het fysieke brein, moeten ook de 'wilden', zowel in de prehistorie als nu, in staat zijn geweest tot hogere wiskunde, het maken van abstracte redeneringen, de ontwikkeling van complexe morele opvattingen, enzovoort. Zijn adaptationisme bracht hem echter met deze conclusie in de problemen. Dergelijke mentale vermogens zijn voor de 'wilden' immers volstrekt nutteloos. Hij schreef: "De mentale vereisten van de laagste wilden staan zeer weinig boven die van vele dieren. De hogere morele eigenschappen en die van het zuivere intellect en verfijnde emoties zijn nutteloos voor hen, manifesteren zich zelden of nooit, en hebben geen verband met hun behoeften, verlangens of welzijn. Natuurlijke selectie zou de wilde slechts kunnen hebben uitgerust met een brein dat licht superieur is aan dat van een aap" (geciteerd in Kottler, 1985, p. 422).

Met andere woorden, alles moet in principe aan de hand van het mechanisme van natuurlijke selectie kunnen worden verklaard en als een adaptatie geïnterpreteerd. Aangezien dit, dacht Wallace, blijkbaar niet opgaat voor de mentale en morele vermogens van mensen (met

name van de prehistorische en de huidige ‘wilden’), vormen die een uitzondering. Hier moet dus een hogere intelligentie aan het werk zijn geweest. Darwin noteert hierover in het eerste deel van *De afstamming van de mens*: “De mens in de ruwste toestand waarin hij nu bestaat, is het meest dominante dier dat ooit op aarde is verschenen. Hij heeft zich wijder verspreid dan iedere andere hoog georganiseerde vorm; en alle andere hebben plaatsgemaakt voor hem. Hij heeft deze immense superioriteit duidelijk te danken aan zijn intellectuele vermogens, aan zijn sociale gewoontes die hem ertoe brengen zijn vrienden te helpen en te verdedigen, (...) Door de vermogens van zijn verstand is gearticuleerde spraak geëvolueerd; en hierop vooral berustte zijn schitterende vooruitgang. Hij heeft wapens, werktuigen, vallen etc. uitgevonden en weet ze te gebruiken (...). Hij heeft vloten of kano’s gemaakt om te vissen of om naar naburige vruchtbare eilanden over te steken. Hij heeft de vaardigheid van het vuurmaken ontdekt, (...). Deze laatste ontdekking (...) dateert van voor de dageraad van de geschiedenis. Deze verschillende ontdekkingen waardoor de mens in de ruwste toestand zo uitzonderlijk is geworden, zijn de directe resultaten van de ontwikkeling van zijn vermogens van waarneming, herinnering, nieuwsgierigheid, verbeelding en redeneren. Ik kan daarom niet begrijpen hoe het komt dat dhr. Wallace volhoudt dat ‘natuurlijke selectie de wilde alleen maar kan hebben begiftigd met hersenen een beetje superieur aan die van een mensaap’ (facsimile-uitgave eerste druk, hoofdstuk IV, pp. 136–137).

Net als Wallace ontwaart Darwin voor een aantal mentale eigenschappen geen adaptieve functie in de strijd om het bestaan. Ze kunnen dus niet zonder meer door natuurlijke selectie verklaard worden. Maar aangezien hij, anders dan Wallace, geen pan-adaptationist was, zag hij zich niet verplicht om het bovennatuurlijke in te roepen waar natuurlijke selectie blijkbaar te kort schoot. In plaats daarvan schoof hij een aantal andere – natuurlijke – mogelijke verklaringen naar voren, zoals seksuele selectie, de overerving van verworven eigenschappen en het correlatieprincipe, volgens hetwelk bepaalde eigenschappen een toevallig bijverschijnsel kunnen zijn van door natuurlijke selectie ontstane kenmerken. Zo bijvoorbeeld taal. Het taalvermogen, dat een duidelijke adaptieve functie heeft, ontstond wellicht door natuurlijke selectie, veronderstelde Darwin. Eenmaal ontwikkeld konden echter ook zaken ontstaan die vanuit evolutionair perspectief niet-functioneel en niet-adaptief zijn.

Concluderend kunnen we stellen dat Darwin zich pluralistischer op-

stelde dan Wallace wat betreft de kracht van natuurlijke selectie en de mate waarin we de levende natuur vanuit functionalistisch en adaptationistisch oogpunt kunnen begrijpen. Wallace hield, ondanks zijn panselectionisme en -adaptationisme, nog vast aan pre-darwinistische opvattingen, zoals het geloof in groepsselectie, in spiritualisme, in de werking van een hogere intelligentie in de natuur en in een teleologische werking van natuurlijke selectie.

De evolutionaire ordening van de natuurlijke diversiteit en de plaats van de mens in de kosmos

“De meeste auteurs menen dat classificatie een poging is om de wetten te ontdekken die de schepper in zijn goedheid heeft gebruikt om georganiseerde wezens te creëren. Maar hoe hol en hoogdravend zijn deze zinnen... ze betekenen eigenlijk niets. Volgens mij (...) bestaat classificatie erin wezens volgens hun werkelijke relatie, dat wil zeggen hun bloedverwantschap, of afstamming van dezelfde stam, te groeperen. (...) Natuurlijk blijft ook voor mij de moeilijkheid bestaan om de werkelijke verwantschap, dat wil zeggen een natuurlijke classificatie, vast te stellen – maar ik weet waarnaar ik zoek.”

CHARLES DARWIN, brief van 26 juli 1843 aan George Waterhouse, *Correspondence*, volume 2, pp. 375-376.

DE NATUUR ALS BOOMSTRUCTUUR

In de voorgaande hoofdstukken gaf ik alle informatie voor een goed begrip van classificatie vanuit evolutionair perspectief. Ondanks de verschillende aanpak van taxonomen in de periode voor Darwin, namen de meesten aan dat de organisatie van de natuur op een of andere manier de orde uitdrukt die de schepper daarin aanbracht. Nog in 1859 schreef Louis Agassiz: “De indeling van dieren volgens tak, klasse, rang, familie, geslacht en soort (...) vormt de hoofdvraag met betrekking tot elk zoölogisch systeem, en lijkt mij de aandacht van alle betrekkelijke geesten te verdienen. (...) Het lijkt mij onbetwistbaar dat

deze orde en rangschikking in werkelijkheid niets anders zijn dan de vertaling in mensentaal van de gedachten van de Schepper” (geciteerd in Moore, 1993, p. 183).

Vanuit darwinistisch perspectief vervalt die opvatting, wat niet betekent dat met de publicatie van *Over het ontstaan van soorten* alle vroegere classificaties plots verkeerd bleken. Ook vanuit een niet-darwinistische invalshoek kan men immers de natuur correct indelen in soorten en hogere taxa. De fundamentele verandering was dat men dankzij Darwin voor het eerst een naturalistische – in plaats van een theologische of metafysische – verklaring kon geven voor het bestaan van ‘natuurlijke groepen’. Darwin beschouwde evolutionaire divergentie als de basis van de – te classificeren – natuurlijke diversiteit. Als de evolutietheorie klopte, moest de ontwikkeling van het leven blijken uit de manier waarop men aan classificatie deed. Dat was inderdaad het geval. Ter verduidelijking van zijn visie op classificatie ga ik dieper in op het dertiende hoofdstuk van *Over het ontstaan*, dat hieraan is gewijd. Het opent met de woorden: “Sinds de eerste dageraad van het leven blijken alle organische wezens in afnemende mate op elkaar te lijken, zodat zij kunnen worden gerangschikt in groepen onder groepen. Deze classificatie is duidelijk niet willekeurig zoals de groepering van sterren in sterrenbeelden” (p. 411). We zien dat de loop van de evolutionaire geschiedenis van het leven een boom- of struikpatroon vertoont, schrijft Darwin. De toppen van de takken vertegenwoordigen soorten. De takken afkomstig van een andere tak kunnen we groeperen in een geslacht of *genus*. Nog lager in de boom – dat wil zeggen verder terug in de tijd – vinden we de takken waarvan de *genera*-takken zich afsplitsten. De *genera* die van eenzelfde tak zijn afgesplitst, vormen samen een (sub)familie, enzovoort. Hij besluit zijn uiteenzetting over de wijze waarop het struikpatroon toont hoe men met de evolutietheorie aan classificatie kan doen aldus: “[Wij hebben] hier veel soorten (...), die van een enkele stamouder afstammen, gegroepeerd in geslachten; en de geslachten zijn opgenomen in, of ondergeschikt aan onderfamilies, families en orden, alle verenigd in één klasse. Aldus is dat grote feit van de natuurlijke historie, de rangschikking van groep onder groep, dat vanwege zijn betrouwbaarheid niet altijd voldoende indruk op ons maakt, naar mijn oordeel volledig verklaard” (p. 413).

Velen denken, merkt hij op, dat het zogenaamde ‘Natuurlijk Systeem’ het plan van de schepper aantoont. De uitspraak van Linnaeus dat “niet de kenmerken het geslacht maken, maar het geslacht de kenmerken” lijkt te veronderstellen dat classificatie iets meer inhoudt dan alleen de gelijkenissen tussen organismen. Hierop schrijft hij: “Ik ge-

loof inderdaad dat zij iets meer behelst; en dat gemeenschappelijkheid van afstamming – de enige bekende oorzaak van de gelijkenis van organische wezens – de band is, die, verhuld als zij is door verschillende maten van modificatie, gedeeltelijk aan ons wordt geopenbaard door onze classificaties” (pp. 413–414).

Daarop komen de verschillende wijzen aan bod waarop men in de loop van de geschiedenis praktisch aan classificatie deed. De oudste pogingen, waarbij men levende wezens indeelde op basis van hun gedragsovereenkomsten, waren uiteraard foutief. Het is niet omdat walvissen zwemmen en op vissen lijken dat we ze bij de vissen mogen indelen. Dergelijke analogieën moeten we als adaptaties beschouwen en die leveren geen basis voor classificatie. De meeste naturalisten beseften dat, waardoor ze de klemtoon legden op overeenkomsten tussen organen die van groot vitaal of fysiologisch belang zijn (zie bijvoorbeeld Linnaeus’ ‘seksueel systeem’). Deze invalshoek voor classificatie levert meestal – maar niet altijd – goede resultaten op, afhankelijk van de mate van constantheid van de gekozen kenmerken binnen grote groepen soorten, schrijft Darwin. In dat verband verwijst hij naar de zogenaamde rudimentaire organen, bijvoorbeeld melkklieren bij mannelijke zoogdieren, of tanden bij foetale walvissen, die, als ze volwassen zijn, geen tanden hebben. Hoewel dergelijke ‘organen’ geen vitale of fysiologische betekenis hebben, kunnen ze toch van het grootste belang zijn voor classificatie. Hetzelfde geldt voor ogenschijnlijk onbelangrijke organen. Hun belang hangt vooral af van hun relatie met andere organen – wat overigens ook geldt voor organen die we als bijzonder belangrijk beschouwen. “Daarom ook, is gebleken, dat een classificatie gebaseerd op één enkel kenmerk, hoe belangrijk dat ook moge zijn, altijd een mislukking was; want geen enkel deel van de organisatie is universeel constant” (p. 417).

Vervolgens merkt hij op dat de kenmerken van embryo’s vaak de belangrijkste basis voor betrouwbare classificatie zijn. Een aantal auteurs merkte dat al op, maar besepte de precieze oorzaak daarvan niet. Een evolutionair perspectief maakt dat echter duidelijk. Ten slotte constateert hij dat de indeling van soorten in hogere taxa vrijwel willekeurig lijkt, gezien het gebrek aan consensus hierover bij nagenoeg alle taxonomen. Alle moeilijkheden die men in de loop der geschiedenis heeft ondervonden bij classificatie verdwijnen evenwel vanuit het gezichtspunt dat het ‘natuurlijk systeem’ gebaseerd is op ‘afstamming met modificatie’. Daarbij moet men inzien dat de eigenschappen waarvan naturalisten aannemen dat ze de ‘ware affiniteit’ tussen soorten aantonen, diegene zijn die erfelijk zijn doorgegeven door een

gemeenschappelijke voorouder. Duidelijk is dan ook dat ‘iedere echte classificatie’ genealogisch is. Het ‘verborgen verband’ waar naturalisten zo lang naar zochten, is geen onbekend plan van de schepper, maar het resultaat van de evolutionaire geschiedenis van het leven (p. 420). Even duidelijk is het dat soorten die men in één *genus* indeelt, *genera* die men in één familie onderbrengt, families die tot één orde behoren, enzovoort, onderling toch sterk kunnen verschillen – omdat ze verschillende veranderingen hebben ondergaan, naargelang hun adaptaties aan de omgeving. Van belang is het feit dat ze een gemeenschappelijke afkomst hebben. Of dat het geval is blijkt niet uit het uiterlijk van hun organen of uit de manier waarop ze die gebruiken, maar uit hun structuur.

Darwin wijst erop dat men in het verleden voortdurend het criterium van een gemeenschappelijke afkomst hanteerde om aan classificatie te doen, namelijk bij het indelen van organismen in soorten, en dit ondanks het vaak grote verschil tussen de vrouwelijke en de mannelijke organismen. Daarop vraagt hij zich af of men vroeger bij de indeling van soorten in *genera* en van deze in hogere groepen, niet eveneens – onbewust – al de geschiedenis van soorten gebruikte. Hij schrijft: “Ik geloof dat het aldus op onbewuste wijze is gebruikt; en alleen zo kan ik de verschillende regels en richtlijnen begrijpen die door onze beste systematici worden gevolgd” (p. 425).

We bezitten geen geschreven geschiedenis van het leven. Bijgevolg moeten we ons baseren op onze waarnemingen om haar te reconstrueren, waarbij we het al dan niet bestaan van een gemeenschappelijke afkomst moeten bepalen op basis van de vastgestelde gelijkenissen. “Daarvoor kiezen wij die kenmerken, waarvan het, voorzover wij kunnen oordelen, het minst waarschijnlijk is dat zij zijn gemodificeerd in relatie tot de levensomstandigheden waaraan iedere soort recentelijk was blootgesteld”, noteert hij (p. 425).

Een kenmerk dat bij verschillende soorten voorkomt, in het bijzonder bij soorten met sterk uiteenlopende leefgewoonten, heeft een grote taxonomische waarde. We mogen ervan uitgaan dat het afstamt van een gemeenschappelijke voorouder en erfelijk is doorgegeven. Dergelijke kenmerken zijn homoloog – een term waarvoor Darwin de uitdrukking ‘ware affiniteit’ gebruikt: uiterlijk en functie ervan kunnen verschillend zijn bij verschillende soorten, maar de afkomst is gemeenschappelijk. Analoge kenmerken hebben een (min of meer) gemeenschappelijk uiterlijk en een (min of meer) gemeenschappelijke functie, maar geen gedeelde genealogische afkomst. “Hoewel van het grootste belang voor het welzijn van het wezen” zijn analoge kenmer-

ken “bijna waardeloos (...) voor de systematicus” (p. 427). We begrijpen nu ook de paradox dat kenmerken die analoog zijn wanneer we de ene klasse met een andere vergelijken, toch op een ‘ware affiniteit’ kunnen wijzen bij de vergelijking van diezelfde klasse met een derde. Zo is de vorm van een dolfijn analoog aan die van een vis, maar homoloog aan die van een walvis. Darwin besluit het eerste deel van het hoofdstuk als volgt: “Wij kunnen duidelijk zien hoe het komt dat alle levende en uitgestorven soorten in een groot systeem kunnen worden samengebracht; en hoe de verschillende leden van iedere klasse met elkaar zijn verbonden door de meest complexe en uiteenlopende lijnen van affiniteiten. Wij zullen waarschijnlijk nooit het ingewikkelde netwerk van affiniteiten tussen de leden van een klasse kunnen ontwarren; maar wanneer wij een helder doel voor ogen hebben, en niet zoeken naar een of ander onbekend scheppingsplan, mogen wij hopen om langzaam maar zeker vooruitgang te boeken” (pp. 433–434). Het vervolg van hoofdstuk dertien behandelt de gevolgen van de evolutietheorie voor de morfologie en de embryologie, waarop ik al eerder inging.

ORDE UIT CHAOS

De classificatieproblematiek brengt ons bij het eeuwenoude wijsgerige vraagstuk van de plaats van onze soort in de natuur en in de kosmos. Neemt de mens een unieke plaats in? Zo ja, is hij daardoor geprivilegieerd of is het eerder een reden tot eenzaamheid en angst, zoals de Franse filosoof Blaise Pascal het uitdrukte in zijn *Pensées*? In tegenstelling tot wat vaak wordt aangenomen ontstond het geloof in buitenaards intelligent leven niet recent. In de Oudheid waren sommige auteurs al van mening dat de mens niet het enige schepsel in de kosmos is dat zich bewust is van zichzelf en dat kan nadenken over zijn plaats in het geheel. In de loop van de Middeleeuwen en de Renaissance, en dit tot in de achttiende eeuw, waren velen, onder invloed van het *great chain of being* of ‘grote ketting van het bestaan’-natuurconcept, overtuigd van het bestaan van buitenaardse wezens. De redenering luidde dat God alles wat mogelijk is heeft geschapen, aangezien zijn schepping anders onvolledig zou zijn. We nemen talloze sterren waar, en onze zon, zelf een ster, onderhoudt het leven op aarde. Mogen we dan niet veronderstellen dat er planeten bestaan die leven bevatten, ook al kunnen we ze niet waarnemen? En kunnen wij ons geen verstandiger wezens dan de mens inbeelden, die een plaats innemen tussen ons en

de spirituele wezens in 'de grote ketting van het bestaan'? Ligt het niet voor de hand om aan te nemen dat deze wezens leven op andere planeten, zonder welke de sterren in de kosmos nutteloos zouden zijn? Aangezien het zeker tot Gods mogelijkheden behoorde om dergelijke wezens te scheppen, mogen we dan niet veronderstellen dat hij dat ook daadwerkelijk heeft gedaan? Tal van auteurs beantwoordden deze vragen bevestigend, niet om wetenschappelijke of empirische, maar om metafysische en theologische redenen.¹

De huidige meningen over het al dan niet bestaan van buitenaards leven lopen uiteen van 'bijzonder onwaarschijnlijk' tot 'zo goed als zeker'. In zijn boek *The Biological Universe. The Twentieth-Century Extraterrestrial Life Debate and the Limits of Science* (1996) geeft Steven J. Dick een overzicht van de verschillende twintigste-eeuwse auteurs die een van beide standpunten verdedigden. Een interessante vaststelling is dat God voor beide partijen ofwel een belangrijke rol speelt, ofwel in het geheel niet aan de orde is. Sommigen menen dat het ontstaan van leven zo onwaarschijnlijk is dat het geen geplande gebeurtenis kan zijn geweest, maar louter toeval. Anderen leiden uit die onwaarschijnlijkheid van het leven juist de ingreep van een 'hogere intelligentie' af. Van hen die aannemen dat het leven op verschillende plaatsen is ontstaan, denken sommigen dat het heelal toevallig de eigenschappen bezit die het ontstaan van het leven waarschijnlijk maken, zonder dat men hierom moet geloven in een of ander soort van goddelijk ontwerp. Anderen wijzen erop dat de waarschijnlijkheid van het leven juist wijst op het bestaan van "een kosmische intelligentie", om de woorden van astronoom Fred Hoyle te gebruiken (geciteerd in Dick, 1996, p. 383).

Voor ik inga op de meningen die hierover in het spoor van Darwin zijn ontwikkeld, wil ik kort de ogenschijnlijke paradox belichten tussen het ontstaan van het leven en de biologische evolutie enerzijds, en wat de thermodynamica ons leert over de aard van het universum anderzijds. 'Thermodynamica' betekent 'beweging van warmte'. Rond het eind van de achttiende en het begin van de negentiende eeuw groeide het inzicht dat er een verband bestaat tussen arbeid en de beweging van warmte. Men vroeg zich in het spoor van de ontwikkeling van de stoommachine bijvoorbeeld af hoeveel arbeid de warmte van een bepaalde hoeveelheid hout of koolstof kan opleveren. Men zag het bestaan in van een soort 'eenheidsmunt' die alle vormen van arbeid en warmte weergeeft, namelijk energie. Behalve warmte of hitte kunnen ook elektriciteit, magnetisme, licht en beweging arbeid leveren. Die verschijnselen zijn, evenals arbeid zelf, vormen van energie, concludeerde men.

Het eerste hieruit afgeleide inzicht is dat de hoeveelheid energie in een gesloten systeem – of in het hele heelal – behouden blijft, iets wat Newton overigens al vermoedde. Er kan geen energie worden ‘bijgemaakt’, niets ontstaat uit niets. Evenmin kan energie worden vernietigd. Dit is de eerste wet van de thermodynamica. De ene vorm van energie kan wel in een andere vorm worden omgezet, maar, zo luidde het tweede inzicht, daarbij wordt steeds een deel omgezet in een niet langer omzetbare gedaante. Dat wil zeggen dat energie altijd verandert van een ‘bruikbare’ naar een ‘minder bruikbare’ vorm. Ze verdwijnt niet, noch wordt ze vernietigd – zie de eerste wet – maar ze verandert in een vorm waarmee geen arbeid meer kan worden geleverd, namelijk warmte. In 1850 noemde de Duitse fysicus Rudolf Clausius die ‘onbruikbare’ energie *entropie*, of wanorde. Clausius begreep dat entropie ontstaat of toeneemt telkens wanneer een bepaalde vorm van energie omgezet wordt in een andere vorm, dat wil zeggen, telkens wanneer arbeid wordt ‘geleverd’. Dit is de tweede wet van de thermodynamica. In het heelal neemt de entropie of wanorde voortdurend toe. De ultieme consequentie daarvan zal de zogenaamde warmtedood van het heelal zijn, een toestand waarin niets meer kan gebeuren omdat geen arbeid meer kan worden geleverd.

De thermodynamica introduceerde een tijdsrichting in de fysica. Voorheen speelde de richting van de tijd geen rol in de wetenschappelijke benadering van de natuur, omdat men uitging van de tijdloosheid van de natuurwetten: ze golden zowel voor het verleden, het heden als de toekomst. Newtons dynamica laat ons bijvoorbeeld toe zowel gebeurtenissen uit het verleden te ‘voorspellen’ als gebeurtenissen die zich nog moeten voordoen. Zijn fysica kent met andere woorden geen ‘pijl van de tijd’. In de thermodynamica daarentegen is dit duidelijk wel het geval. Processen waarbij energie wordt omgezet zijn onomkeerbaar. Door de entropiewet komt men, indien men een energetisch proces in de tijd zou omkeren, nooit bij dezelfde hoeveelheid aanvangsenergie uit. Toename van de wanorde is onvermijdelijk. Men kan plaatselijk orde scheppen door de toevoeging van energie, maar dan zal op de plaats waar die energie vandaan komt, de entropie stijgen. Dat sluit aan bij wat de waarschijnlijkheidsrekening ons toont. Stel dat men in een doos een ordelijke toestand creëert van twee lagen knikkers: een rode laag met daarop een groene laag. Bij het door elkaar schudden van de knikkers ontstaat wanorde: de rode en de groene knikkers raken onderling verspreid. Als men de ordelijke toestand weer tot stand wil brengen door met de doos te schudden, is het bijzonder onwaarschijnlijk dat de twee

lagen knikkers zich inderdaad opnieuw netjes zullen ordenen.

De paradox is nu dat er in de levende natuur voortdurend orde ontstaat. Bij wijze van spreken kan men stellen dat evolutie telkens lagen groene knikkers op lagen rode legt, zonder dat hiervoor een bewuste vorm van arbeid wordt geleverd. De meest eenvoudige oplossing voor die paradox is erop te wijzen dat het de zonne-energie is die het evolutionair, orde-genererend proces op gang houdt. De entropie neemt niet toe op aarde, omdat de aarde geen gesloten systeem is. Op de plaats van herkomst van de energie zal de wanorde wel degelijk toenemen. Zolang de zon energie levert, kan het leven op aarde blijven bestaan. Uiteindelijk zal die energiebron uitgeput zijn, waarna alle aardse leven zal ophouden te bestaan en de natuurlijke orde zal desintegreren.

Velen vinden deze verklaring voor de ogenschijnlijke tegenstelling tussen evolutie en thermodynamica bevredigend. Toch beschouwen sommigen tot vandaag deze 'klassieke' verklaring als onvoldoende. Binnen de zogenaamde 'complexiteitswetenschappen', die de laatste jaren steeds meer aandacht krijgen, wordt het bestaan geopperd van een pendant van de tweede wet van de thermodynamica, dus van de entropiewet. Zo niet, stelt men, dan valt het voortdurende ontstaan van orde, zowel op aarde als in het hele universum, niet geheel te begrijpen.² De auteur die deze gedachte het meest uitgesproken naar voren brengt is Stuart Kauffman. Hij ziet in zelforganisatie de sleutel tot het begrijpen van die hypothetische 'ordewet'. Kauffman wijst er terecht op dat door Darwins evolutietheorie een natuurbeeld groeide dat de orde als gedeeltelijk toevallig beschouwt. Ook de mens, die deel uitmaakt van die orde, is een gedeeltelijk contingent product van de evolutie. Mocht het leven op aarde uitsterven en daarna opnieuw ontstaan, dan zou de mens naar alle waarschijnlijkheid niet opnieuw evoluëren. Kauffman heeft het moeilijk met de filosofische implicaties van dit inzicht. Hij wijst erop dat het darwinisme velen met een "spirituele honger" achterlaat (1995, p. 4). Volgens hem kunnen de recente ontwikkelingen in het kader van de wetenschappen van complexiteit – die wijzen op het spontane ontstaan van orde – het darwinisme hervormen, vooral met betrekking tot de klemtoon op contingentie ervan. Organismen, stelt hij, komen niet zonder meer voort uit de inwerking van natuurlijke selectie op variatie, maar zijn expressies van diepere natuurwetten. Hij schrijft: "Als (...) dat waar is, wat een herziening van het darwinistische wereldbeeld wacht ons dan! Niet wij de toevalligen, maar wij de verwachten" (1995, p. 8).

Kauffman is geen anti-darwinist. Hij wil het darwinisme aanvullen

met een theorie over zelforganisatie. Niettemin vertonen het klassieke (neo-)darwinisme en Kauffmans versie ervan grote verschillen. Volgens de auteur zijn het de zelforganiserende processen die biologische orde creëren, waarop natuurlijke selectie vervolgens inwerkt. Hij dringt de rol van natuurlijke selectie dan ook sterk terug, vooral in *The Origins of Order. Self-Organization and Selection in Evolution* (1993). Het universum is volgens hem niet in evenwicht; er bestaat een bijzonder grote hoeveelheid vrije energie voor het leveren van arbeid. Het leven moet het resultaat zijn van de verbinding tussen vrije energie en materie. Hoe dat precies verlopen is weet niemand. Kauffman voegt daaraan toe: "Dit is geen louter wetenschappelijke zoektocht. We botsen hier op een mystiek verlangen, een heilige kern waarnaar voor het eerst werd gezocht rond dat kleine kampvuur in de voorbij 3 miljoen jaar. Die kant uit ligt de zoektocht naar onze wortels. Indien wij, op manieren die we nog niet beseffen, natuurlijke expressies van materie en energie zijn, samengekoppeld in niet-evenwichtssystemen, indien het leven in zijn overvloed moest ontstaan, niet als een onnoemelijk onwaarschijnlijk toeval, maar als een verwachte voltrekking van de natuurlijke orde, dan zijn we werkelijk thuis in het universum" (ibid., p. 20).

Kauffman gaat in op de twintigste-eeuwse opvattingen over het ontstaan van het leven en vermeldt onder meer het werk van filosoof Henri Bergson en embryoloog Hans Driesch. Beiden waren vitalisten, die veronderstelden dat levende wezens fundamenteel verschillen van levenloze materie, omdat het leven, in tegenstelling tot de niet-levende materie, doordrongen is van een 'onstoffelijke essentie'. Bergson had het over een 'élan vital', Driesch over 'entelechieën'. Kauffman koestert voor dergelijke opvattingen veel sympathie. Ze sluiten immers aan bij zijn hypothese over het bestaan van een natuurkracht die materie spontaan organiseert, met als voorbeeld het ontstaan van het leven. De klassieke visies in het spoor van Darwin en de moderne genetica beschouwen die gebeurtenis als bijzonder onwaarschijnlijk. Dat het zich minstens één keer afspeelde, hier op aarde, is ontzettend toevallig. Kauffman betwist die opvatting en stelt dat men tot nog toe de rol van zelforganisatie sterk onderschatte. Hij schrijft: "Als dat correct is (...), moeten metabolische netwerken niet component voor component opgebouwd worden; ze kunnen volledig uitgebouwd ontspringen aan de oersoep. Gratis orde noem ik dat" (ibid., p. 45).

Men kan zich afvragen in hoeverre Kauffman zich niet vooral laat leiden door zijn "spirituele honger", meer dan door feiten en wetenschap. Hij kán het natuurlijk bij het rechte eind hebben. Het is moge-

lijk dat het neo-darwinisme tekortschiet in de verklaring van evolutie en orde. Misschien valt het ontstaan van het leven niet zonder meer te begrijpen als een langdurig proces van gissen en missen tot een zelfreproducerende molecule ontstond. Maar voorlopig bestaat daarover geen zekerheid en blijft het wachten op feiten, al dan niet afkomstig van experimenten.

Wat mij hier het meest interesseert is de vaststelling dat velen een zekere onvrede voelen met het neo-darwinistische natuur- en mensbeeld. Men wil méér. Men verlangt naar het bestaan van een *élan vital* (Bergson), een entelechie (Driesch), een kosmische intelligentie (Hoyle), een pendant van de entropiewet (Kauffman). Men wil thuis zijn in het universum, verwacht zijn, men wil dat er een ultiem doel, een 'omegapunt' (Teilhard de Chardin) bestaat.

Daarmee bedoel ik niet dat al die auteurs over één kam te scheren zijn. Kauffman staat bijvoorbeeld ver af van theoloog Teilhard de Chardin en Fred Hoyle is geen volgeling van Henri Bergson. Wat hen met elkaar verbindt is de opvatting dat de moderne evolutietheorie tekortschiet als verklaring van het ontstaan van het leven en van de natuurlijke orde. Men kan zich niet verzoenen met de gedeeltelijke contingentie ervan. Kortom, om opnieuw met Daniel Dennett te spreken: men vindt een verklaring aan de hand van kranen onvoldoende en blijft zoeken naar hemelhaken. De klassieke visie waar de kritiek op gericht is, bespreek ik in het volgende onderdeel.

BUITENAARDSE INTELLIGENTIE?

Ik merkte al op dat Darwin het, gegeven de wetenschappelijke kennis van zijn tijd, onmogelijk achtte het ontstaan van het leven op aarde te verklaren. Een duidelijke opvatting over de waarschijnlijkheid of onwaarschijnlijkheid ervan had hij dan ook niet. Toch ging hij niet uit van de uniciteit ervan. In *Essay of 1844* luidt het: "Het is kleinerend dat de Schepper van talloze Universums de myriaden kruipende parasieten en wormen, die sinds de vroegste tijden het land en de diepten van de oceaan bevolken, zou hebben gemaakt door individuele wilsbeslissingen" (volume 10, verzameld werk, pp. 189-190). De passage gaat in tegen de creationistische positie, maar de verwijzing naar 'talloze universums' is veelzeggend. Ze heeft niet alleen betrekking op planeten, maar ook op het mogelijke bestaan van levensvormen daarop. Darwin had geen redenen om het wijdverspreide geloof in buitenaards leven te betwisten. Integendeel zelfs, want een verwerping van het creatio-

nisme houdt ook een verwerping in van de hieraan gerelateerde opvatting van het leven als een door God teweegebracht verschijnsel, dat uitsluitend op de aarde is ontstaan. Niettemin impliceert dit niet noodzakelijk het bestaan van leven elders in de kosmos.

Darwin en vrijwel alle – ook hedendaagse – darwinisten beschouwen het leven als toevallig, in die zin dat de eerste zelfreproducerende moleculen weliswaar ontstonden door de werking van de natuurwetten, maar dat ze niet tot stand *hoefden* te komen.³ Hun ontstaan kan worden begrepen als *noodwendig*, dat wil zeggen als een proces dat volkomen gereguleerd is door natuurwetten, maar niet als *noodzakelijk* – het was niet gepland of voorzien.

Ik kan hier ook een tweede betekenis van het begrip ‘toeval’ ter sprake brengen. Het leven op aarde ontstond, doordat een aantal ‘causale lijnen’ elkaar kruisten. De baan van de hemellichamen ligt vast, maar als twee hemellichamen met elkaar in botsing komen, kunnen we dat omschrijven als een toevallige gebeurtenis. De omstandigheden die het ontstaan van leven mogelijk maakten waren gedetermineerd, maar het feit dat de samenloop ervan het leven voortbracht, kunnen we toeval noemen. Er is geen enkele reden om het bestaan van leven op andere planeten a priori te verwerpen, maar de waarschijnlijkheid ervan is bijzonder klein. De omstandigheden op andere planeten verschillen immers van die op aarde zoals ze waren toen het leven ontstond, ongeveer 3,5 miljard jaar geleden. Ernst Mayr, een van de belangrijkste twintigste-eeuwse darwinisten, merkt in zijn artikel *The Probability of Extraterrestrial Intelligent Life* op: “Wij die op aarde leven, beseffen niet ten volle hoe ongestuurd de meeste planeten moeten zijn. Om in staat te zijn leven voort te brengen moeten ze zich op de juiste afstand van hun zon bevinden, de juiste temperatuur hebben, een voldoende hoeveelheid water, een voldoende dichtheid om een atmosfeer te kunnen behouden, een bescherming tegen beschadigende ultraviolette straling, enzovoort. Bovendien verandert elke planeet in de loop van haar geschiedenis, en de opeenvolging van veranderingen moet precies goed zijn” (1988, p. 68).

Het ontstaan van leven is met andere woorden vrij onwaarschijnlijk. Het is één keer gebeurd, maar de kans dat zelfreproducerende moleculen ontstonden op andere planeten is eerder klein. En zelfs als dat toch gebeurde is het weinig waarschijnlijk dat ze erin slaagden om in ‘leven’ te blijven, dat wil zeggen zich blijvend te reproduceren. Laten we echter veronderstellen dat dit toch het geval is. Hoe groot is dan de kans op *intelligent* leven? Vanuit evolutionair oogpunt wijst niets erop dat het ontstaan van intelligentie onvermijdelijk was. De feitelijkheid

van onze intelligentie, die ons toelaat vast te stellen dat intelligente levensvormen langzaam evolueerden, bewijst niet dat ze noodzakelijk moest ontstaan. Het toont alleen aan dat evolutie intelligentie heeft geproduceerd, op zich een triviale vaststelling. De aanhangers van het zogenaamde ‘sterke antropisch principe’ leiden uit de aanwezigheid van de *voorwaarden* voor intelligent leven (in de kosmos en op aarde) en het *bestaan* ervan af dat intelligent leven vooraf gepland is en *moest* ontstaan.⁴ Analoge opvattingen – dat wil zeggen misverstanden – bestaan omtrent de evolutie van de mens. Daniel Dennett omschrijft de redenering en de reden waarom ze foutief is als volgt: “Darwin leidt af dat mensen moeten zijn geëvolueerd uit een gemeenschappelijke voorouder van de chimpansee en dat al het leven moet zijn voortgekomen uit één begin, en sommige mensen maken uit deze afleidingen op dat mensen een noodzakelijk product van de evolutie zijn en dat het leven een noodzakelijk kenmerk van onze planeet is. Maar niets van dat alles volgt uit de deducties van Darwin als die op de juiste wijze geformuleerd worden. Wat het geval moet zijn, is niet dat we er zijn, maar dat, omdat we er zijn, wij geëvolueerd zijn uit de primaten” (1995, p. 168 van de Nederlandse vertaling).

Noch het leven op zich, noch intelligent leven of welke levensvorm ook, moest noodzakelijk ontstaan. De meeste darwinistische evolutiebiologen schatten de kans op de ontwikkeling van intelligent leven op andere planeten – gesteld dat daar leven is ontstaan – in als uitermate gering. Voornamelijk fysici gaan uit van het tegendeel. Zij schatten de kans in als eerder groot. Ernst Mayr legt uit waarom dat geen toeval is: “Waarom staan biologen die de grootste ervaring hebben met evolutionaire waarschijnlijkheden vrijwel unaniem zo sceptisch tegenover de waarschijnlijkheid van buitenaardse intelligentie? Het lijkt me dat dit grotendeels komt door de tendens van natuurkundigen om deterministisch te denken, terwijl biologen weten hoe opportunistisch en onvoorspelbaar evolutie is” (1988, pp. 68–69).

Dat Mayr er niet als enige darwinist een dergelijke visie op nahoudt, spreekt voor zich, aangezien de evolutietheorie de contingentie van intelligentie (en van mensen) impliceert. Ter illustratie een uitspraak van Alfred Russel Wallace, uit diens *Man's Place in the Universe*: “De bewering (...) dat zich een wezen ontwikkeld kan hebben dat de intellectuele en morele natuur van de mens bezit, gecombineerd met een andere dierlijke vorm, is geheel waardeloos. We hebben er geen bewijs voor, terwijl het feit dat geen ander dier dan de mens zijn speciale eigenschappen zelfs maar in mindere mate ontwikkeld heeft, een sterk tegenbewijs is” (1904, geciteerd in Dick, 1996, p. 390).

Niets in de geschiedenis van het leven op aarde wijst op een tendens tot de ontwikkeling van intelligentie. Dat ik tot hertoe uitsluitend menselijke intelligentie besprak, betekent niet dat ik het bestaan ervan in niet-menselijke soorten ontken. Maar zelfs als we rekening houden met de intelligentie van zoogdieren en van een aantal andere soorten, stellen we vast dat de overweldigende meerderheid van soorten – tientallen miljoenen – *niet* intelligent is. Het kost het leven duidelijk geen moeite om zonder intelligentie te bestaan, te evolueren en te diversifiëren – en dit geldt ook voor bewustzijn, zelfbewustzijn en andere mentale eigenschappen. Bovendien ontstond intelligentie, en zeker menselijke intelligentie, pas laat in de evolutie. De Amerikaanse schrijver Mark Twain vergeleek de late verschijning van de mens op het evolutionaire toneel met het laagje verf op de top van de Eiffeltoren. De toren is de geschiedenis van het leven op aarde, het verlaagje is die van de mens. Men interpreteert de late verschijning van onze soort als een bewijs dat het leven evolueerde in functie van het ontstaan ervan, net zoals wanneer men de Eiffeltoren zou hebben gebouwd om bovenaan een likje verf te kunnen aanbrengen, ironiseerde Twain.

Als men ervan uitgaat dat het evolutionaire patroon van het leven eruitziet zoals de Eiffeltoren, is die – overigens nog steeds wijdverspreide – gedachte niet eens zo verwonderlijk (cf. E. Haeckels illustratie, p. 120). Maar zoals we zagen, neemt dat patroon veeleer de vorm van een boom of struik aan (cf. C. Darwins illustratie, p. 121). De mens bevindt zich op een tak die er evengoed niet kon zijn. Intelligentie vinden we op een aantal takken terug, maar ook die konden evengoed nooit hebben bestaan. Ernst Mayr: “In tegenstelling tot het denken van degenen die een rechte lijn ontwaren van het ontstaan van het leven tot de intelligente mens, denk ik dat er op elk niveau van de evolutionaire weg honderden (...) vertakkingen en zich onafhankelijk ontwikkelende fylogenetische lijnen waren, waarvan er telkens maar één de voorouderlijke stamlijn vormde die uiteindelijk aanleiding gaf tot de mens” (1988, p. 71).

Daaraan knoopt Mayr de gedachte vast dat de kans op het bestaan van buitenaardse intelligente wezens waarmee wij kunnen communiceren, vrijwel nihil is. De waarschijnlijkheid van het ontstaan en van de verdere evolutie van leven op andere planeten is klein. De kans op intelligent leven is nog kleiner. Dat die levensvormen daarenboven de technologie zouden hebben ontwikkeld om met intelligente levensvormen op andere planeten te communiceren is nog veel onwaarschijnlijker. De mens ontwikkelde, als enige intelligente soort, dat type

technologie pas heel recent. Vele hoogontwikkelde beschavingen deden het zonder. Men moet bovendien over de kennis en de middelen beschikken om die technologie te vervaardigen. We kunnen hier bijvoorbeeld aan dolfijnen denken, ter verduidelijking van Mayrs gedachtegang. Zowel hun anatomie als hun leven in het water maakt het deze bijzonder intelligente zoogdieren onmogelijk om technologie te ontwikkelen zoals de mens dat heeft gedaan. Dolfijnen hebben geen handen en ze beheersen het vuur niet – twee voorwaarden voor de ontwikkeling van geavanceerde technologie. Als de buitenaardse wezens al interplanetair kunnen en willen communiceren, moet dat ook nog lukken: wij of zij moeten in staat zijn de uitgezonden signalen te ontvangen en te ontcijferen. Mayr concludeert: “De veronderstelling dat intelligent buitenaards leven de technologie en denkwijze van de laat-twintigste-eeuwse mens zal hebben, is ongelooflijk naïef” en “volgens mij is SETI een betreurenswaardige verspilling van het geld van belastingbetalers, dat nuttiger voor andere doeleinden gebruikt zou kunnen worden” (ibid., p. 73).

Het acroniem SETI staat voor *Search for Extraterrestrial Intelligence*, een geruchtmakend NASA-project dat in 1992 officieel van start ging. Ik ga akkoord met Mayrs stelling dat SETI een vrij zinloze onderneming is. Door serendipiteit kan het project uiteraard tot waardevolle wetenschappelijke ontdekkingen leiden, maar die zullen weinig met intelligente buitenaardse wezens te maken hebben. Mayrs argumenten zijn overtuigend, maar toch beschouwen velen SETI als waardevol. De reden daarvoor is niet zozeer wetenschappelijk, maar veeleer ‘religieus’, bij gebrek aan een betere term. Velen menen blijkbaar dat de ontdekking van buitenaardse intelligente wezens de contingentie van ons bestaan zou weerleggen. Fysicus Paul Davies, die bekend dat ook voor hem SETI om die reden waardevol is, drukt dat als volgt uit: “De belangstelling voor SETI bij het brede publiek komt voort (...) uit de behoefte een ruimere context voor ons leven te vinden dan deze aardse existentie ons geeft. In een tijd waarin het traditionele geloof een grote achteruitgang kent, kan het geloof in supergeavanceerde buitenaardse wezens ergens in het universum een bepaalde mate van troost en inspiratie bieden aan mensen wier leven anders vervelend en futiel zou lijken” (1995, p. 89).

Ik rond deze bespreking van de contingentieproblematiek af met een uitspraak van de Franse geneticus en Nobelprijswinnaar Jacques Monod (1910-1976) uit zijn boek *Le hasard et la nécessité*, waarmee ik volkomen kan instemmen: “Wij willen noodzakelijk zijn, onvermijdelijk, altijd al gepland. Alle religies, bijna alle filosofieën, zelfs een deel

van de wetenschap, getuigen van de onafatende, heroïsche inspanning van de mensheid om wanhopig haar eigen contingentie te loochenen" (1970, p. 63).

VOORUITGANG EN COMPLEXITEIT

De voorgaande thema's sluiten aan bij de problematiek rond de notie vooruitgang. Hoewel we hierop reeds eerder zijn ingegaan, is het onderwerp belangrijk genoeg om het nog even te hernemen. Hoe kan er, vanuit darwinistisch perspectief, sprake zijn van vooruitgang? Levende wezens reproduceren zich en er ontstaat variatie. Adaptieve variaties brengen een grotere reproductieve *fitness* teweeg, non-adaptieve verdwijnen. Dit proces herhaalt zich telkens weer opnieuw. Er valt geen gerichtheid in de geschiedenis van het leven te bespeuren. Waar toe evolutie zal leiden is geheel onvoorspelbaar. In een evolutionair kader kan het begrip 'vooruitgang' dan ook alleen zinvol worden gebruikt op basis van relatieve criteria.

Evolutie denkt niets, wil niets en streeft nergens naar. Het is een volstrekt blind proces, voortkomend uit het feit dat een bepaalde molecule, DNA, organismen opbouwt en zichzelf reproduceert door middel van die organismen. Eigenschappen die het verloop van dat proces vergemakkelijken blijven bewaard – nadelige eigenschappen verdwijnen, en het is om het even welke eigenschappen dat zijn. Mensen hebben de neiging de ontwikkeling van bewustzijn te interpreteren als het voorbeeld bij uitstek van evolutionaire vooruitgang. Bewuste wezens, in het bijzonder mensen, zouden zich hoger op de zogenaamde – in feite onbestaande – 'evolutionaire ladder' bevinden dan organismen zonder bewustzijn. Maar bewustzijn is 'slechts' een eigenschap die de reproductie van het DNA van die organismen bevordert. Het bezit van een slurf is een unieke eigenschap ter bevordering van de reproductie van het DNA van olifanten. De staart van een pauw is een – voor pauwenhennen en toevallig ook voor mensen – indrukwekkend fenomeen dat het DNA van een pauwenhaan kan helpen door te reizen naar de volgende generatie.

We kunnen natuurlijk *afspreken* dat we bijvoorbeeld de mogelijkheid tot informatieverwerking over de buitenwereld als een criterium van vooruitgang beschouwen. De ontwikkeling van zintuigen en breinen betekent dan duidelijk vooruitgang in de geschiedenis van het leven. Dat criterium kan echter alleen maar slaan op datgene waarop het – volgens afspraak – van toepassing is. Andere criteria hebben be-

trekking op andere eigenschappen en leveren een ander beeld op, waarbij mensen helemaal niet meer zo hoog staan in de evolutionaire 'rangorde'. Doordat evolutie geen einddoel heeft, kan er geen sprake zijn van evolutionaire vooruitgang in de betekenis van 'het doel naderen' en zijn de begrippen 'hoger' en 'lager' in wezen betekenisloos.

Ik wil daar nog twee opmerkingen aan toevoegen. Ten eerste kan men, zoals ook geldt voor de evolutie van het leven in het algemeen, niet zonder meer stellen dat bepaalde organen of eigenschappen een progressieve fylogenetische ontwikkeling kennen. Indien men bijvoorbeeld mobiliteit als criterium voor vooruitgang neemt, dan zijn de vleugels van de albatros 'beter' dan de vleugels van de *Archaeopteryx*. Maar voor de *Archaeopteryx* zelf waren zijn vleugels misschien optimaal. Als we dat extrapoleren naar de verschijningsvormen van het leven in het algemeen, is duidelijk dat het mobiliteitscriterium niet zinvol kan ingevuld worden. Vele plantensoorten doen het uitstekend zonder mobiel te zijn, terwijl sommige diersoorten, hoewel bijzonder mobiel, dreigen uit te sterven.

Ten tweede wil ik nogmaals de aandacht vestigen op de wetenschappen van complexiteit. Men probeert het vooruitgangsbegrip te operationaliseren door de formulering van objectieve criteria die de evolutionaire toename van complexiteit zouden kunnen kwantificeren.⁵ Dergelijke objectieve criteria zijn echter nog niet gevonden; een wetenschappelijke consensus erover bestaat niet. Op basis van sommige criteria stelt men zelfs eerder een vermindering van complexiteit in de loop van de evolutie vast. Vanuit een strikt darwinistisch perspectief verwondert dat laatste overigens niet, ondanks het wijdverspreide geloof in het tegendeel. Een toename van complexiteit (hoe men dit begrip ook invult) zal onder bepaalde omstandigheden immers adaptief zijn en blijven bestaan, maar onder andere omstandigheden niet-adaptief zijn en verdwijnen. Darwin merkte dit reeds op. In zijn boek *Variation of Animals and Plants under Domestication*, bijvoorbeeld, drukt hij het als volgt uit: "Een zeer eenvoudige levensvorm, die is aangepast aan een zeer eenvoudige leefwereld, kan voor altijd onveranderd en onverbeterd blijven; wat zou bijvoorbeeld (...) een worm die in de ingewanden leeft erbij gebaat zijn om bijzonder georganiseerd te worden? Leden van meer ontwikkelde groepen kunnen zelfs, en dit heeft zich blijkbaar verschillende keren voorgedaan, aangepast geraken aan meer eenvoudige levensomstandigheden; in dat geval zal natuurlijke selectie de mate van organisatie doen verminderen, aangezien ingewikkelde mechanismen voor eenvoudige gedragsvormen zinloos zijn of zelfs nadelig" (volume 19, verzameld werk, p. 7).

In navolging van Darwin maakte Thomas Huxley hetzelfde punt als volgt duidelijk in zijn tekst *Evolution and Ethics*: “In de kosmische natuur (...) hangt wat het ‘fitst’ is af van de omstandigheden. (...) Als onze hemisfeer weer zou afkoelen, zou het overleven van de best aangepasten in het plantenrijk misschien een populatie van altijd onvolgroeider en nederiger organismen voortbrengen, tot de ‘fitsten’ die overleven niets anders zijn dan korstmossen, kiezelwieren en microscopische organismen” (1893, 1989, pp. 138–139).

DE MORELE ONVERSCHILLIGHEID VAN DE NATUUR

Een laatste thema dat ik in dit hoofdstuk wil bespreken betreft de ‘welwillendheid’ versus ‘vijandigheid’ van de natuur voor de mens. Beide opvattingen hebben in de loop van de geschiedenis bestaan. De Anglicaanse predikant en historicus Thomas Burnet bijvoorbeeld omschreef aan het eind van de zeventiende eeuw in *Telluris Theoria Sacra* de aarde (en de natuur) als een ruïne die vijandig staat tegenover het leven, in het bijzonder tegenover het menselijk leven (Gould, 1987, 1990). Natuurtheologen gingen daarentegen uit van een ons welwillend gezinde natuur. Zij veronderstelden dat God de wereld zo heeft geschapen dat hij adaptief is aan de menselijke noden en behoeften (en omgekeerd: de mens is aangepast aan de omstandigheden waarin hij moet leven).

We zagen eveneens dat Darwin, zich baserend op Malthus, een totaal ander natuurbeeld naar voren bracht. Thomas Huxley leidde daar in *Evolution and Ethics* (1893, 1989) voor het eerst de filosofische consequenties uit af met betrekking tot de problematiek van de welwillendheid of vijandschap van de natuur. Het werk bestaat in feite uit twee essays, getiteld *Prolegomena* en *Evolution and Ethics*. Malthus had in zijn *Essay on Population* gewezen op de grimmigheid en het verkwispende van de natuur. Hij beschouwde de mens als eveneens onderhevig aan de natuurwetten. Wie moreel wil leven kan de natuur dus niet als voorbeeld nemen, maar moet proberen de natuurlijke omstandigheden te overstijgen, inclusief zijn eigen instincten. Ook Darwin toonde, met grotere kracht dan Malthus, aan dat de natuur niet is wat de natuurtheologen er onder begrepen. Ik citeer opnieuw een belangrijke passage uit *Over het ontstaan van soorten* die dit duidelijk maakt: “Wij aanschouwen het gelaat van de natuur als schitterend van vreugde, wij zien vaak grote overvloed aan voedsel; maar wij zien niet, of

wij vergeten, dat de vogels die zo onbekommerd rond ons zingen, vooral leven van insecten of zaden en dus onophoudelijk leven vernietigen; of wij vergeten hoeveel van die zangvogels, of van hun eieren of jongen, vernietigd worden door roofvogels en roofdieren; wij denken er niet altijd aan dat hoewel er nu een grote overvloed aan voedsel mag zijn, dit niet ieder seizoen en ieder jaar opnieuw het geval is” (p. 62).

Net als Malthus trok Huxley uit dit inzicht de conclusie dat we de menselijke moraal niet op de natuur kunnen baseren. Anders dan de eerste geloofde hij evenwel sterk in sociale en morele vooruitgang. Huxley schreef bijna honderd jaar na Malthus. Hij had de industriële revolutie meegemaakt en was bovendien heilig overtuigd van de noodzaak en de mogelijkheid van sociale hervorming. In *Evolution and Ethics* klinkt het: “Laat ons voor eens en altijd begrijpen dat de ethische vooruitgang van de maatschappij niet afhangt van de imitatie van het kosmische proces [dat wil zeggen van de werking van de natuurwetten en van natuurlijke selectie], nog minder van het wegvluchten ervan, maar van de strijd ertegen” (p. 141). Malthus nam aan dat het kwade een functie heeft. Huxley verwierp dergelijk teleologisch redeneren: het kwade is zinloos, het is een, voor mensen, volstrekt ongewenst bijproduct van de werking van natuurlijke selectie en het moet tot elke prijs bestreden worden. Huxley was vertrouwd met David Humes opvatting dat we geen sprong kunnen maken van ‘wat is’ naar ‘wat zou moeten’; van het *zijn* naar het *behoren*. Hij ging daar volledig mee akkoord. Ethiek kan geen “toegepaste Natuurlijke Historie” zijn (p. 132). Mensen moeten hun eigen normen en waarden bepalen, onafhankelijk van de natuur. Als blijkt dat de natuur of ‘het kosmisch proces’ indruist tegen onze moraal, dan moeten wij dat waar mogelijk bestrijden. Het probleem daarbij is dat de mens – zelf een evolutionair product – dat moet willen en kunnen.

Darwin had niet alleen het goedaardige natuurbeeld afgebroken, maar ook het natuurtheologische mensbeeld en de daaraan verwante visie op de menselijke natuur, zie bijvoorbeeld Rousseau. Ik wees er al op dat hij geen hoge dunk had van de zogenaamde ‘wilden’, zoals bijvoorbeeld van de Vuurlanders. In het derde hoofdstuk van zijn *The Descent of Man (De afstamming van de mens*, eerste editie; in de tweede editie Hfdst. IV) onderzoekt hij het ontstaan en de aard van ons moreel gevoel of ‘moreel zintuig’ en geeft hij enkele anekdotische voorbeelden van moreel gedrag bij dieren. In het besluit van *De afstamming van de mens* schrijft hij: “[De Vuurlanders die ik zag] beschikten nauwelijks over vaardigheden en leefden als wilde dieren van wat zij konden

vangen; zij hadden geen bestuur en waren genadeloos voor iedereen die niet tot hun eigen kleine stam behoorde. Wie een wilde in zijn geboorteland heeft gezien, zal niet veel schaamte voelen wanneer hij moet toegeven dat het bloed van een of ander bescheidener schepsel door zijn aderen vloeit. Ik voor mijn part zou liever afstammen van die heldhaftige kleine aap die zijn gevreesde vijand trotseerde om het leven van zijn verzorger te redden, of van die oude baviaan die uit de bergen kwam en zijn jonge kameraad uit een menigte verbaasde honden in triomf wegvoerde – dan van een wilde die behagen schept in het folteren van zijn vijanden, die bloedige offers brengt, die meedogenloos kindermoord bedrijft, die zijn vrouwen als slaven behandelt, die geen fatsoen kent en die wordt gekweld door de afschuwelijkste bijgelovigheden” (facsimile-uitgave eerste editie, hoofdstuk XXI, pp. 404-405).

Darwin laat er geen twijfel over bestaan dat de voorouders van mensen van ‘beschaafde’ culturen zich in eenzelfde toestand bevonden als de Vuurlanders. Dat blijkt tot op vandaag, ondanks de morele, sociale en andere vooruitgang van ‘beschaafde’ culturen: “(...) wij moeten erkennen (...) dat de mens met al zijn nobele kwaliteiten, met sympathiegevoel voor de meest verlaagden, met welwillendheid die zich uitstrekt niet alleen tot andere mensen maar tot het bescheidenste levende schepsel, met zijn goddelijke intellect dat de bewegingen en de aard van het zonnestelsel heeft doordrongen – dat de mens niettegenstaande al deze verheven vermogens nog steeds in zijn lichamelijke opbouw de onuitwisbare stempel draagt van zijn eenvoudige afkomst” (ibid., hoofdstuk XXI, p. 405).

Hoe kan de mens, hetzij een Vuurlander of een Engelsman (een Vuurlander met een laagje cultuur en beschaving erop), een ethiek ontwikkelen die losstaat van de natuur, die de natuur overstijgt en haar wanneer nodig zelfs tegenwerkt? Darwin zag een reden tot hoop in het feit dat de mens onmiskenbaar over een morele zin (of een geweten) beschikt – volgens hem het grootste verschil tussen de mens en (andere) dieren. Een moreel wezen “...is er een dat in staat is om zijn vroegere en toekomstige daden of beweegredenen te vergelijken, en om deze goed te keuren of af te keuren” (ibid., hoofdstuk III, p. 88).

Dat goed- of afkeuren van daden gebeurt in functie van wat de groep of maatschappij waartoe men behoort hierover denkt. Mensen, die net als sommige andere soorten sociale instincten bezitten, zijn in staat plezier te ervaren in het samenleven met anderen, waardoor ze ook sympathie voor hun medemensen kunnen ontwikkelen. Dankzij hun taal en hun sterk ontwikkelde mentale vermogens kunnen ze zich

baseren op de denkbeelden van de maatschappij als geheel en hun gedrag daarop afstemmen. Vuurlanders houden bijvoorbeeld alleen rekening met de beperkte groep, zoals de familie en andere stamleden. Men kan de groep evenwel uitbreiden. Men kan de hele maatschappij of zelfs de hele mensheid als referentiepunt nemen. Ondanks de “eenvoudige afkomst” van de mens is Darwin toch voorzichtig optimistisch over de morele progressie die onze soort kan doormaken. In het hoofdstuk van *De afstamming van de mens* waarin het morele gevoel aan bod komt, schrijft hij: “Terwijl de mens vooruitgaat in beschaving, en kleine stammen tot grotere gemeenschappen worden verenigd, geeft de simpelste redenering ieder individu de aanbeveling om zijn sociale instincten en sympathieën uit te breiden tot alle leden van dezelfde natie, hoewel ze hem als persoon onbekend zijn. Als dit punt eenmaal is bereikt, is er nog slechts een kunstmatige barrière die verhindert dat zijn sympathieën zich uitbreiden tot de mensen van alle naties en rassen. (...) Het idee zelf van menselijkheid (...), de nobelste [deugd] waarmee de mens is begiftigd, lijkt terloops te ontstaan doordat onze sympathieën meer teder worden en wijdere verspreiding krijgen, totdat zij zich tot alle sensibele wezens [inclusief dieren] uitstrekken. Zodra deze deugd door enkele weinige mensen in ere wordt gehouden en in praktijk wordt gebracht, verspreidt zij zich door les en voorbeeld voor de jongeren, en uiteindelijk door de publieke opinie” (ibid., hoofdstuk III, pp. 100-101).

Huxley neemt Darwins opvatting in essentie over. Alle mensen zijn volgens hem geboren met “de kosmische natuur” in zich, dat wil zeggen met alles wat niet-moreel is. Het zou naïef zijn te denken dat snel te kunnen veranderen. De natuur heeft zich in de loop van vele miljoenen jaren ontwikkeld tot iets wat volkomen onverschillig staat tegenover wat mensen als moreel beschouwen. Toch vertrouwt Huxley op het vermogen van de menselijke wil en intelligentie om in te gaan tegen de morele onverschilligheid van de natuur, die we naargelang onze eigen morele standaard als amoreel dan wel als immoreel kunnen beschouwen (wat niet wegneemt dat er in de natuur ook gedrag bestaat dat we als moreel kunnen beschouwen, bijvoorbeeld het feit dat dieren soms samenwerken en elkaar helpen – Darwin wees daar reeds op in *The Descent of Man*. Huxley ziet zulks echter meer als uitzondering dan als regel).

De mens moet de natuurlijke omgeving veranderen om de kans op het ontstaan, de ontwikkeling en de toepassing van morele principes zo groot mogelijk te maken, meent Huxley. De morele opvattingen van mensen die in een vrijwel louter natuurlijk kader leven, zijn afwe-

zig of sterk onderontwikkeld. Hoe kunstmatiger de omgeving, hoe groter de waarschijnlijkheid dat de bevolking ervan een hoogontwikkelde moraal heeft. De industriële revolutie en de verdere ontwikkeling van wetenschap en technologie beschouwde Huxley dan ook als uitermate belangrijk, aangezien de natuur – die ertoe neigt mensen immoreel te maken – ingrijpend werd getransformeerd, waardoor beschaving en moraal kunnen ontstaan: “De geschiedenis van de beschaving beschrijft nauwkeurig de stappen waarmee mensen geslaagd zijn in het opbouwen van een kunstmatige wereld binnen de kosmos” (*Evolution and Ethics*, p. 141).

In onze tijd is Darwins en (voornamelijk) Huxleys standpunt verdedigd door darwinisten zoals Richard Dawkins en George Williams. Beiden beklemtonen de ‘kracht’ van natuurlijke selectie en proberen de levende natuur in hoge mate vanuit functioneel-adaptationistisch oogpunt te verklaren. Ze menen, net als Huxley, dat natuurlijke selectie op geen enkele wijze rekening houdt met menselijke waarden, verlangens en behoeften. Ze behoudt datgene dat bijdraagt tot de reproductieve en overlevingsfitness van het genetisch materiaal, zonder rekening te houden met het leed dat daar eventueel door veroorzaakt wordt. Om Darwins voorbeelden aan te halen: als het adaptief is voor een kat om een gevangen muis te doen lijden, dan zal de muis lijden, en als het adaptief is voor de *Ichneumonidae* (sluipwespen) om hun eitjes in levende rupsen te deponeren, dan zal dat gebeuren, tenzij muizen en rupsen erin slagen om verdedigingsmechanismen te ontwikkelen die dit verhinderen. In elk geval, natuurlijke selectie houdt geen rekening met het welzijn van de muis of van de rups, maar met de reproductie van het genetisch materiaal.

Net zoals dit het geval is voor katten en sluipwespen, tracht ook het genetisch materiaal van muizen en rupsen zichzelf – uiteraard onbewust – te reproduceren. Dat leidt tot een wapenwedloop tussen organismen en soorten, die in de moderne evolutiebiologie grondig onderzocht is, onder meer met behulp van speltheorie en andere wiskundige technieken.⁶ Ik kan dit onderwerp hier niet in detail behandelen, maar wil er toch twee bedenkingen aan vastknopen. Ten eerste maken biologische wapenwedlopen duidelijk dat de betrokkenen (organismen en soorten) op geen enkele wijze rekening houden met het welzijn van de tegenstander. Daarmee is niet gezegd dat er naar gestreefd wordt om de ander leed toe te brengen – natuurlijke selectie, die de wapenwedlopen tot stand brengt, staat onverschillig tegenover zowel welzijn als leed. Ten tweede maakt de studie van biologische wapenwedlopen duidelijk dat evolutie nergens heen leidt. Een verbete-

ring van de wapens van katten om muizen te vangen zal door variatie en selectie tot een verbetering van de verdedigingsmiddelen van muizen leiden. Katten worden in de loop van de evolutie steeds beter in het vangen van muizen, maar die worden ondertussen steeds behendiger in het ontsnappen aan katten.

Dit fenomeen wordt het rode-koningineffect genoemd, naar Lewis Carrolls verhaal *Through the Looking Glass*.⁷ Alice en de rode koningin beginnen hand in hand te lopen, almaar sneller en sneller, maar toch verandert het landschap niet. Als ze uiteindelijk stilhouden zegt Alice: “Ik geloof dat we ons de hele tijd onder deze boom bevonden hebben! Alles is precies zoals het was.” Ze voegt daaraan toe dat in het land waar zij vandaan komt, “...je gewoonlijk ergens anders raakt – als je gedurende lange tijd zeer snel loopt zoals wij hebben gedaan”. Hierop antwoordt de koningin: “Wat een traag land! (...) Hier, zie je, moet je zo hard lopen als je kunt om op dezelfde plaats te blijven. Als je ergens anders heen wil, moet je minstens dubbel zo hard lopen” (Gardner, M., *The Annotated Alice*, Penguin Books, 1965, pp. 208–210). Het rode-koningineffect kan op verschillende terreinen optreden: de misdaad versus de misdaadbesteding, de Russische versus de Amerikaanse atoombewapening, pathogene micro-organismen versus de moderne geneeskunde, enzovoort. Een aantal decennia geleden dacht men met antibiotica de voornaamste bacteriële ziekten te zullen uitroeien, maar het rode-koningineffect blijkt dat te verhinderen (zie ook Nesse & Williams, 1995).

Dawkins leidt uit de werkwijze van natuurlijke selectie af dat de natuur volkomen onverschillig staat tegenover de menselijke moraal. Ook hij beschrijft de *Ichneumonidae* die hun eieren in levende rupsen deponeren, zodat de larven zich ermee kunnen voeden. De slachtoffers worden verlamd maar niet gedood, zodat het vlees vers blijft. Hij geeft hierbij als commentaar: “Het is niet bekend of die verlamming een algehele anesthesie tot gevolg heeft of, net als curare, alleen het vermogen tot bewegen van het slachtoffer uitschakelt. In het laatste geval zou de prooi zich ervan bewust zijn dat hij levend van binnenuit wordt opgegeten, zonder een spier te kunnen bewegen om daar iets tegen te doen. Dat klinkt buitengewoon wreed, maar (...) de natuur is niet wreed, alleen meedogenloos onverschillig. Dat is een van de hardste lessen die de mens moet leren. We zijn onmachtig toe te geven dat iets noch goed noch kwaad, noch wreed noch vriendelijk is, maar eenvoudig gevoelloos – onverschillig ten opzichte van elk lijden en zonder enig doel” (1995, p. 75).

George Williams gaat nog een stap verder, zich baserend op Hux-

leys *Evolution and Ethics*. Hij beschouwt de natuur niet zozeer als onverschillig, maar veeleer als vijandig. In zijn tekst *Mother Nature is a Wicked Old Witch* neemt hij zich voor om aan te tonen "...dat het universum vijandig staat tegenover het menselijk leven en menselijke waarden" en wil hij "...ingaan tegen de heersende romantiek en de 'biocentrische' visie op het universum" (1993, p. 217). Williams bedoelt uiteraard niet dat het universum bewust kwaadaardige bedoelingen koestert, wel dat de omstandigheden erin bijzonder ongunstig zijn voor het ontstaan en de ontwikkeling van leven. Dat sluit aan bij Ernst Mayrs standpunt over het onwaarschijnlijke van buitenaards leven. Williams bespreekt een aantal twintigste-eeuwse auteurs die niet natuurtheologisch argumenteren, maar die wel, zoals de natuurtheologen, menen dat het universum zich bijzonder goed leent tot het ontstaan van leven – en bijvoorbeeld de opvatting zijn toegedaan dat water hiertoe een medium met ideale eigenschappen is. Williams betwist dat en concludeert dat de fysische omgeving op aarde in werkelijkheid "diabolisch pervers" is (ibid., p. 219).

Vervolgens zet hij uiteen waarom het door James Lovelock ontwikkelde Gaia-concept volgens hem verkeerd is. Lovelock veronderstelde dat adaptatie symmetrisch is, wat betekent dat organismen zich aan de omgeving aanpassen, maar dat de omgeving zich ook aanpast aan organismen. Hij meende dat de aardse biosfeer zichzelf voortdurend reguleert, zodat de omstandigheden voor het verder bestaan en de verdere evolutie van het leven optimaal blijven. Williams toont aan dat de feiten anders zijn en dat het Gaia-concept groepsselectie impliceert. Zo veronderstellen de aanhangers ervan dat een bos tracht zichzelf als geheel in stand te houden. Dat zou betekenen dat natuurlijke selectie inwerkt op groepsniveau, in dit geval een verzameling van individuele bomen. In werkelijkheid probeert elke boom zoveel mogelijk voedsel en licht te verwerven, waardoor bomen in allerlei vormen groeien die, vanuit groepsselectionistisch standpunt, niet-adaptief zijn. De vorm van een boom *is* weliswaar adaptief, maar alleen voor de boom zelf, niet voor het bos. De onderlinge concurrentie tussen bomen veroorzaakt onder meer de opeenstapeling van grote hoeveelheden brandbaar materiaal, waardoor het gevaar van bosbranden toeneemt – duidelijk geen groepsadaptationistische eigenschap. Adaptatie is altijd asymmetrisch, besluit Williams: organismen trachten zich aan te passen aan de omgeving, niet omgekeerd.

Williams beschouwt natuurlijke selectie als "een moreel onaanvaardbaar proces" (ibid., p. 227), iets waarvan ook Huxley overtuigd was. Indien Huxley nog leefde, zou hij zijn opvatting volkomen beves-

tigd zien in de tegenwoordige evolutionaire biologie, schrijft hij. Voor Williams is het immers zo klaar als een klontje dat “...natuurlijke selectie gezien kan worden als een proces dat kortzichtige zelfzuchtigheid maximaliseert”. Hij vervolgt: “Indien een organisme ooit iets doet waar een ander wel bij vaart, moet dat voortkomen uit (1) toeval of een dysfunctie, (2) verwantschapsselectie, waarbij het voordeel gaat naar een verwant, die ten dele een genetisch surrogaat is van de verstrekker van het voordeel, (3) uitbuitende manipulatie door de schenker van de ontvanger, of (4) wederkerigheid die vroeg of laat winstgevend is voor de schenker. De praktijk van liefdadigheid, met uitsluitend kosten voor de beoefenaar, zal altijd ontmoedigd worden door natuurlijke selectie” (ibid., p. 228).

Williams' stellingen komen voort uit het inzicht dat selectie inwerkt op 'egoïstische' genen. DNA probeert zich te reproduceren en maakt daarbij 'gebruik' van organismen. Daardoor kunnen organismen die gemeenschappelijk genetisch materiaal hebben (bijvoorbeeld broers en zussen, kinderen en ouders), zich altruïstisch gedragen in functie van het genetisch materiaal dat zich in het andere organisme bevindt. Zo helpen ze niet zozeer de ander, maar veeleer het genetisch materiaal dat gedeeltelijk ook in henzelf aanwezig is. Dat druist in tegen de idee van selectie op groepsniveau. Maar zelfs als groepsselectie zou bestaan, betekent dat nog niet dat welwillendheid in de natuur bestaat, meent Williams: “In de theorie van groepsselectie gaat het succes van de ene groep altijd ten koste van een andere. De morele superioriteit van groepsselectie aan individuele selectie verdedigen is als argumenteren dat genocide superieur is aan willekeurige moorden. (...) De meeste fenomenen in de biologische wereld zijn duidelijk zelfzuchtig en vaak zeer destructief. De activiteiten van organismen schenden de dictaten van ethische systemen en morele sensitiviteiten voortdurend. Wat natuurlijk is verdient veel vaker veroordeling dan navolging” (ibid., p. 228).

Williams verzet zich tegen de wijdverspreide idee dat alleen de mens zijn soortgenoten vermoordt en doet lijden; dat alleen hij onzorgvuldig omspringt met grondstoffen, enzovoort. “Eigenlijk is het tegendeel waar. Onze eigen soort is in al deze opzichten buitengewoon goedaardig vergeleken met vele andere” (ibid., p. 229). Niettemin zijn ook wij een product van het reproductieproces van egoïstische genen. Ethiek is dan ook een “abnormaliteit”, die zoveel mogelijk bevorderd moet worden. Williams citeert tot slot met instemming Dawkins: “Wij moeten rebelleren tegen de tirannie van de zelfzuchtige genen” (p. 229).

Naar een darwinistische wetenschap van de mens

“In de verre toekomst zie ik nieuwe terreinen voor veel belangrijker onderzoek. De psychologie zal op een nieuw fundament worden geplaatst, dat van de noodzakelijke verwerking van alle mentale krachten en vermogens door middel van geleidelijke overgang. Er zal licht worden geworpen op het ontstaan van de mens en zijn geschiedenis.”

CHARLES DARWIN, *Over het ontstaan van soorten*, 1859, 2000, p. 488.

DARWINS VERSCHILLENDE THEORIEËN

In de nacht van 18 april 1882 kreeg Darwin een hartaanval. Hij kwam moeizaam opnieuw bij bewustzijn, maar stierf de 19de april omstreeks vier uur in de namiddag. Zijn gezin wilde hem begraven in de tuin van *Down House*, maar zijn vrienden zorgden ervoor dat hij in *Westminster Abbey* zijn laatste rustplaats vond. Het feit dat dit mogelijk was, toont aan hoe groot Darwins status aan het einde van zijn leven was. Zijn graf bevindt zich niet ver van de graven van Isaac Newton, Michael Faraday en Charles Lyell. De eervolle begrafenis die Darwin kreeg, illustreert ook in welke mate zijn gedachtegoed aanvaard werd. Het feit dat evolutie bestaat, werd, wegens het overweldigende bewijsmateriaal ervoor, relatief snel door de wetenschappelijke en intellectuele gemeenschap aanvaard. Dat betekent niet dat elke theorie van Darwin ingang vond. Zo slaagde hij er bijvoorbeeld, zoals we reeds aanstipten,

niet in om zijn theorie over erfelijkheid te verpreiden. Maar ook sommige aspecten van zijn evolutietheorie werden lang niet algemeen aanvaard. In navolging van Ernst Mayr (1985) is het verhelderend om Darwins denken over evolutie als volgt op te delen.

- a. Ten eerste bevat de evolutietheorie het inzicht dat evolutie op zich bestaat, dat wil zeggen dat soorten evolueren uit andere soorten; dat een essentialistische, platonische visie op het leven niet overeenkomt met de realiteit. Dit aspect werd reeds vóór Darwin geïntroduceerd, onder meer door Lamarck. Na de publicatie van *Over het ontstaan van soorten* werden velen evolutionist, dat wil zeggen dat ze ervan overtuigd werden dat evolutie zich effectief voordoet. Momenteel wordt amper nog getwijfeld aan dit aspect van Darwins theorie. Afgezien van de creationisten, die de bijbel letterlijk nemen en die daarom vasthouden aan een statisch wereldbeeld, wordt vrij algemeen aangenomen dat evolutie op zich een *feit* is.
- b. Ten tweede veronderstelde Darwin dat soorten een gemeenschappelijke afkomst hebben. Als soorten nauw aan elkaar verwant zijn, wil dat zeggen dat ze relatief recent eenzelfde voorouder hadden; soorten die evolutionair ver van elkaar staan, zijn soorten waarvoor men ver in de tijd moet teruggaan, wil men hun gemeenschappelijke afkomst kennen. De theorie van gemeenschappelijke afkomst houdt in dat evolutie een 'vertakkend' patroon vertoont. Vanuit het verleden naar het heden toe gaan de evolutionaire lijnen, of 'takken', uit elkaar; omgekeerd vloeien ze samen. Darwins inzicht dat soorten een gemeenschappelijke afkomst hebben was vrij snel succesvol, omdat het een enorme verklarende waarde heeft. Tal van biologische verschijnselen, die vroeger volkomen ondoorgrondelijk waren, kunnen erdoor worden begrepen.
- c. Ten derde nam Darwin aan dat evolutie geleidelijk, gradualistisch verloopt. Dit aspect van zijn evolutietheorie botste op veel weerstand. Verschillende belangrijke wetenschappers en auteurs, onder meer Charles Lyell, geloofden in een of andere vorm van saltationisme, dat wil zeggen de idee dat nieuwe soorten plots, als het ware 'kant en klaar', in de natuur worden geïntroduceerd. In onze tijd hebben Stephen Jay Gould en Niles Eldredge, op basis van hun studie van de fossiele gegevens waarover we beschikken, de hypothese naar voren gebracht dat evolutie binnen een tijdspanne van enkele miljoenen jaren snel kan gaan, waarna zich tijdens de tientallen mil-

joenen jaren die daarop volgen nagenoeg een evolutionaire stilstand voordoet. Of deze vooronderstelling – de theorie van ‘punctuated equilibria’ genoemd – hout snijdt, is op dit moment nog niet duidelijk. In elk geval is er over Goulds en Eldredges idee zeker geen consensus onder evolutiebiologen. Volgens sommige auteurs berust het op een verkeerde lezing van het fossiele bestand (zie bijvoorbeeld Dawkins, 1986 en Dennett, 1995).

- d. Ten vierde ontwikkelde Darwin een theorie over de vermenigvuldiging van soorten, die erop neerkomt dat nieuwe soorten zich kunnen ontwikkelen als binnen een soort een groep individuen ontstaat die in een of meerdere aspecten verschillend zijn van de andere leden van de soort (sympatrische speciatie). Tot op heden is er discussie over de vraag of een dergelijke vorm van speciatie, dat wil zeggen het ontstaan van een nieuwe soort, mogelijk is. Er bestaan alternatieve opvattingen, waarvan de zogenaamde ‘allopatrische speciatie’ reeds verscheidene decennia als de meest waarschijnlijke wordt beschouwd. Dit houdt in dat nieuwe soorten kunnen ontstaan als een groep individuen geografisch gescheiden raakt van de ‘moedersoort’.
- e. Ten vijfde bracht Darwin het mechanisme van natuurlijke selectie naar voren, dat verantwoordelijk is voor het ontstaan van adaptaties. We behandelden dit mechanisme vrij uitvoerig, en hopen dat we duidelijk hebben gemaakt dat het Darwins belangrijkste ontdekking was. Anders dan het inzicht dat evolutie bestaat kon Darwins opvatting over natuurlijke selectie niet op ruime bijval rekenen. Zoals boven reeds uiteengezet, is de discussie over de ‘kracht’ van natuurlijke selectie tot op heden aan de gang.
- f. Ernst Mayr neemt, volgens ons ten onrechte, in zijn overzicht van Darwins subtheorieën het mechanisme van seksuele selectie niet op. Nochtans is ook dit mechanisme een belangrijke vondst van Darwin. Het heeft lange tijd een sluimerend bestaan gekend in de evolutiebiologische literatuur, maar wordt recent steeds meer en meer naar voren gebracht als verantwoordelijk voor uiteenlopende biologische fenomenen, inclusief wat betreft de mens, zoals boven ook reeds aangegeven (zie bijvoorbeeld Miller, 2000).

Op basis van dit overzicht kan men begrijpen dat het begrip *darwinisme* diverse invullingen kan krijgen, naargelang het belang dat men

hecht aan de verschillende aspecten van Darwins denken. Ernst Haeckel bijvoorbeeld, introduceerde het darwinisme in Duitsland, maar hij week op verschillende punten af van Darwins opvattingen. Wallace, zoals we reeds hebben gezien, verschilde sterk van mening met Darwin betreffende de rol van natuurlijke en seksuele selectie, maar toch noemde hij zichzelf een darwinist. Tot op heden noemen velen zich darwinist, zonder het eens te zijn met alle onderdelen van Darwins evolutietheorie. Dit verklaart ten dele ook waarom hedendaagse darwinisten zo sterk van mening kunnen verschillen over diverse kwesties. Wie de 'echte' darwinisten zijn is moeilijk te zeggen. Een belangrijke groep wetenschappers legt de klemtoon op de rol van natuurlijke selectie. Binnen die groep is men ook het meest geneigd om darwinistische principes toe te passen op het menselijk gedrag. De rest van dit hoofdstuk is hieraan gewijd.

DARWIN EN DE CULTUUR- EN GEDRAGSWETENSCHAPPEN

Tot hiertoe richtte ik mijn aandacht op Darwins natuur- en mensbeeld. Het eerste heb ik voornamelijk wetenschappelijk gereconstrueerd; bij het tweede ben ik ingegaan op de mogelijke wijsgerige consequenties ervan. Tot slot wil ik enkele opmerkingen maken over de toepassingsmogelijkheden van Darwins inzichten binnen de huidige cultuur- en gedragswetenschappen. Ik beperk me tot enkele basisopmerkingen; een volledige uitwerking is stof voor een ander boek.

Het is opvallend dat de wetenschappelijke impact van Darwin op de studie van de mens pas in de jaren zeventig van de twintigste eeuw systematisch van start ging. Men probeerde weliswaar al in de negentiende eeuw onze evolutionaire stamboom op te stellen, maar het wetenschappelijke en conceptuele kader om, vanuit darwinistisch perspectief, de mens te begrijpen, wordt pas in onze tijd voltooid.

Opeenvolgende fossiele vondsten hebben aangetoond dat de moderne mens, *Homo sapiens sapiens*, zo'n tweehonderdduizend jaar oud is. Ongeveer zes miljoen jaar geleden kende Afrika een aapachtige bewoner waaruit zowel de hominiden als de niet-menselijke primaten evolueerden. Uit de hominiden ontwikkelde zich *Homo habilis*. Nog later ontstond *Homo erectus*, die aanleiding gaf tot de moderne mens. Het volledige verhaal is ontzettend complex. De hominiden, evenals *Homo habilis* en *Homo erectus*, bestonden uit verschillende soorten of

subsoorten. Tot enkele tienduizenden jaren geleden leefden de Neanderthalers nog, volgens sommige auteurs een subsoort van *Homo sapiens*. Over de oorzaken van het uitsterven van al die soorten heerst onzekerheid. Vast staat wel dat de moderne mens de enige nog levende *Homo*-soort is.

Paleo-antropologen hebben druk gespeculeerd over de precieze oorzaken van het ontstaan van de moderne mens. Zijn kenmerkende eigenschappen zijn onder meer het vermogen tot artistieke expressie, het gebruik van symbolen, en het maken en hanteren van technologie; de neiging tot het koloniseren van de aarde; het bezit van een moreel vermogen, van bewustzijn, zelfbewustzijn, van sterk ontwikkelde cognitieve vermogens, en van taal en cultuur. De mensen die tien- tot dertigduizend jaar geleden de wand van de grot Chauvet in de Ardèche beschilderden, en in Lascaux, Altamira en op zoveel andere plaatsen, waren ontegensprekelijk modern. Maar wat precies leidde ertoe dat zij, anders dan bijvoorbeeld *Homo habilis*, *Homo erectus* en *Homo sapiens neanderthalensis*, ten volle over die vaardigheden beschikten? Het antwoord op die vraag kan leiden tot wetenschappelijk inzicht in de aard en het gedrag van de huidige mens.

De twintigste-eeuwse cultuur- en gedragswetenschappen legden vooral de klemtoon op de mens als zichzelf scheppend cultuurwezen. Men meende dat de biologie, en de evolutietheorie in het bijzonder, ons niets kon leren over de menselijke natuur. Men was er zelfs vast van overtuigd dat onze soort, anders dan dieren, geen eigen natuur bezit: waar de eersten gedetermineerd zijn door hun biologische eigenschappen, is de mens wat dat betreft fundamenteel vrij. Zijn daden en opvattingen worden niet meebepaald door zijn biologische constitutie en zijn evolutionaire herkomst, aldus de gangbare opvatting.

Sommige stromingen binnen de twintigste-eeuwse cultuur- en gedragswetenschappen omschreven de mens toch als een gedetermineerd wezen, maar daarbij waren het telkens culturele factoren die ons denken en handelen zouden determineren. Het marxisme ziet de mens als bepaald door zijn socio-economische klasse; de psychoanalyse legt de klemtoon op de ervaringen uit de kinderjaren; het behaviorisme benadrukt de directe omgevingsstimuli. Ondanks de vele indrukwekkende pogingen hebben deze theorieën nooit hetzelfde statuut als de natuurwetenschappelijke theorieën verworven. De volgende redenen worden hiervoor voornamelijk naar voren gebracht: ten eerste de complexiteit en onvoorspelbaarheid van het onderwerp (de mens en zijn gedrag), ten tweede de moeilijkheid om causale determinanten te omschrijven betreffende de mens, en ten derde het onont-

koombare feit dat diegenen die de mens onderzoeken zelf mensen zijn, waardoor objectief onderzoek onmogelijk zou zijn. Ik denk, samen met vele darwinistisch geïnspireerde onderzoekers, dat het moderne darwinisme in staat is om deze moeilijkheden op te lossen, en om bijgevolg op termijn de kern van de cultuur- en gedragswetenschappen even 'hard' te maken als de natuurwetenschappen.

HET ONTSTAAN VAN EEN NIEUWE DISCIPLINE

Enkele vroegere mislukte pogingen niet te na gesproken, werd het startschot voor de ontwikkeling van een darwinistische cultuur- en gedragswetenschap in 1975 gegeven door E.O. Wilson, met de publicatie van *Sociobiology. The New Synthesis*. Wilson, een van de belangrijkste biologen van de twintigste eeuw, geeft daarin een erudiet overzicht van het gedrag van sociale dieren, met als bindend patroon hun evolutionaire ontwikkeling. Pas in het laatste hoofdstuk bespreekt hij de mens, onmiskenbaar ook een sociaal wezen, zoals Aristoteles al aangaf. Wilsons beweringen waren niet bescheiden: hij meende dat de sociobiologie – de biologie van sociaal gedrag – de basis zou vormen van alle wetenschappen die sociaal levende wezens bestuderen. Ook de cultuur- en gedragswetenschappen zouden met andere woorden afleidbaar zijn uit – of reduceerbaar tot – de sociobiologie. Bovendien stelde hij dat sociobiologie een bijdrage zou kunnen leveren tot het ontwikkelen of 'erkennen' van waarden en normen. De traditionele ethiek, poneerde hij, trappelde al eeuwen ter plaatse. Het werd tijd om ook de moraalwetenschap te 'naturaliseren'.

De reacties lieten niet op zich wachten. Het debat werd van meet af aan grotendeels ideologisch in plaats van wetenschappelijk gevoerd. Men beschuldigde Wilson onder meer van antifeminisme en beschouwde hem als verdediger van het sociaal en economisch statusquo. Men verweet hem een spreekbuis te zijn van het niets ontziende kapitalisme, en het sociaal-darwinisme weer te willen invoeren. Deze en andere kritieken zijn onterecht, maar Wilson heeft ze ten dele zelf uitgelokt.¹ Zijn beweringen over de naturalisering of darwinisering van de cultuur- en gedragswetenschappen waren vaag en speculatief, en gaven gemakkelijk aanleiding tot misverstanden. De meeste onderzoekers uit de cultuur- en gedragswetenschappen bereikten dan ook vrij snel de volgende consensus: een darwinistische aanpak zou niet alleen geen wetenschappelijke zoden aan de dijk brengen, maar was bovendien niet wenselijk om morele, politieke en ideologische redenen.

Wilson heeft dus wellicht de studie van de mens binnen een evolutionair kader eerder afgeremd dan gestimuleerd. Toch zagen in de jaren zeventig en tachtig enkele boeken het daglicht die via darwinistische principes meer greep proberen te krijgen op het menselijk gedrag, en die wat de studie van de mens betreft op een hoger wetenschappelijk niveau staan dan het laatste hoofdstuk in Wilsons *Sociobiology*. De belangrijkste daarvan zijn *Darwinism and Human Affairs* (1979) van Richard Alexander, *The Evolution of Human Sexuality* (1979) van Donald Symons, *Evolutionary Biology and Human Social Behavior* (1979) van Napoleon Chagnon & William Irons (eds.), en *Sex, Evolution and Behavior* (1983) van Martin Daly & Margo Wilson. Ook zeer invloedrijk, hoewel niet rechtstreeks gewijd aan menselijk gedrag, was *The Selfish Gene* (1976) van Richard Dawkins. Naast Darwin was hun belangrijkste voorganger de negentiende-eeuwse psycholoog William James, die in *The Principles of Psychology* (1890) de menselijke psychologie vanuit een evolutionaire invalshoek trachtte te beschrijven. Gedurende het grootste deel van de twintigste eeuw werkte men evenwel niet verder met James' darwinistische veronderstellingen. Sterk inspirerend tot op vandaag is ook *The Modularity of Mind* (1983) van de psycholinguïst Jerry Fodor. Hoewel Fodor de menselijke geest niet in darwinistische termen beschrijft, vormt zijn modulariteitstheorie een belangrijke component van de huidige evolutionaire psychologie, ook al is hij het niet eens met de huidige opvattingen over de modulariteit van het menselijk brein (zie Fodor, 2000). Voor wie met Darwins werk vertrouwd is, kunnen al deze werken geen aanleiding geven tot ideologisch gekleurde misverstanden. Dat blijkt ook uit de recente studie van de wetenschapssociologe Ullica Segerstrale, *Defenders of the truth: the battle for science in the sociobiology debate and beyond* (2000).

Het duurde evenwel tot in de jaren negentig voor deze auteurs de aandacht kregen die ze verdienen. Hun theoretische uitgangspunten zijn sterk geïnspireerd door het werk van de biologen George Williams, Robert Trivers en William Hamilton, die reeds in de jaren zestig en zeventig artikelen publiceerden met fundamentele verfijningen en uitbreidingen van Darwins evolutietheorie. Hun werk zorgde met name voor een grondige herziening van het neo-darwinisme, de synthese tussen evolutietheorie en genetica die in de jaren dertig en veertig werd ontwikkeld.

Dankzij Williams, Hamilton, Trivers en het handjevol andere auteurs dat de interne logica van Darwins kerninzichten heeft opgeklaard en consequent heeft doorgedacht, is het momenteel mogelijk om vanuit een darwinistische invalshoek wetenschappelijk onderzoek

uit te voeren naar talrijke aspecten van het menselijk gedrag. Het onderzoek convergeert stilaan in wat kan worden beschouwd als een nieuwe wetenschappelijke discipline, die men evolutionaire psychologie noemt. Het nieuwe ervan is uiteraard relatief, omdat men teruggrijpt naar Darwin en naar twintigste-eeuwse inzichten uit de evolutiebiologie en de cognitieve wetenschappen. Toch kan men de evolutionaire psychologie, gezien de onverschilligheid en zelfs vijandigheid van de klassieke cultuur- en gedragswetenschappen ten opzichte van de toepassing van evolutionaire principes om de menselijke natuur en het menselijk gedrag te begrijpen, inderdaad nieuw noemen. In wat volgt probeer ik de essentie ervan uiteen te zetten.²

EEN MENTALE GEREEDSCHAPSKIST

Het menselijk lichaam bestaat onder meer uit organen en ledematen waarvan men vrij gemakkelijk de adaptieve functie kan begrijpen. Zo bestaat ook het menselijk brein volgens de evolutionaire psychologie uit mentale organen, die door natuurlijke en seksuele selectie zijn ontworpen om problemen van overleving en voortplanting op te lossen.

Een fysiek orgaan zoals het oog is onmiskenbaar functioneel. Het voert een welbepaalde, gespecialiseerde opdracht uit, namelijk het opnemen en doorgeven van informatie die door lichtstralen tot ons komt. De huid, het reuk-, gehoor-, en smaakorgaan voeren een analoge opdracht uit, maar zijn gespecialiseerd in het verwerken van andere vormen van informatie. Organen zoals de longen, de lever, het hart en de nieren zijn eveneens functioneel: ook zij voeren gespecialiseerde taken uit, waarbij het ene orgaan de taak van een ander orgaan niet kan overnemen. Zo kan de lever geen visuele informatie opnemen en kan de huid het bloed niet rondpompen. Het enige gekende mechanisme dat voor de ontwikkeling van zulke gespecialiseerde biologische werktuigen verantwoordelijk kan zijn, voorzover ze met de overleving van het organisme te maken hebben, is natuurlijke selectie. Oplossingen voor problemen die aan voortplanting zijn gekoppeld, kunnen het product zijn van seksuele selectie. Natuurlijke en seksuele selectie brengen geen werktuigen tot stand die zo algemeen zijn dat ze uiteenlopende taken kunnen uitvoeren. Specialisatie is dan ook de regel, zoals we in de hele levende natuur kunnen waarnemen. De voornaamste reden waarom natuurlijke algemene werktuigen niet bestaan, is dat er geen algemene adaptieve problemen bestaan. Ook in de culturele sfeer laten problemen zich onderverdelen in verschillende deelproblemen,

die sterk van elkaar kunnen verschillen. Wie bijvoorbeeld voor het probleem staat dat hij een huis moet bouwen, ondervindt al snel dat hij niet één algemeen, maar vele tientallen specifieke problemen heeft, die elk afzonderlijk een gespecialiseerde oplossing vragen.

Evolutionaire psychologen zien geen enkele reden waarom het menselijk brein in de loop van de evolutie op een andere manier dan de andere organen zou ontstaan zijn – ik herinner hier aan de discussie daarover tussen Darwin en Wallace; de evolutionaire psychologie volgt consequent Darwins opvatting terzake. Net zoals in de rest van het lichaam treffen we in het brein gespecialiseerde adaptaties aan, die modules, mentale organen, of geëvolueerde psychologische mechanismen worden genoemd. De evolutionaire psychologie wil die modules ontdekken, onderzoeken en begrijpen. Een gemeenschappelijk kenmerk ervan is hun specialisatie in het verwerken van informatie. De specialisatie op het lagere niveau betreft de aard van de informatie: er bestaan onder andere modules voor informatieverwerking omtrent voedsel, sociale relaties, intenties van anderen, seksuele partners, het aangaan van coalities, en het onderkennen van gevaar. De wijze waarop de respectievelijke modules die *input* verwerken leidt mede het menselijk gedrag in banen. Het hele arsenaal aan modules, dat volgens de evolutionaire psychologie in elk menselijk brein aanwezig is, bepaalt de ‘menselijke natuur’. Niet-menselijke diersoorten bezitten een andere verzameling van modules, omdat ze in de loop van hun evolutie andere, soms analoge adaptatieve problemen moesten oplossen. Zij hebben dan ook, als gevolg van de andere evolutionaire aanpassingen door natuurlijke en seksuele selectie, elk voor zich een natuur die verschillend is van die van de mens en van de andere diersoorten.

Dit beeld van de mens conflicteert met het dominante mensbeeld van de cultuur- en gedragswetenschappen, in het bijzonder van de psychologie, de sociologie en de culturele antropologie. John Tooby & Leda Cosmides (1992) noemen dit dominante beeld het ‘standaardmodel van de sociale wetenschappen’. Het vloeide voort uit het empirisme, en beschouwt de menselijke geest als een onbeschreven blad waarop de omgeving informatie schrijft, of als een spons die ongedifferentieerd – of ongespecialiseerd – de omgevingsinformatie opzuigt. Dat verklaart volgens de aanhangers van het standaardmodel meteen ook de schier eindeloze variatie aan cultuurvormen. De culturele antropologie, zoals ontwikkeld in de eerste helft van de twintigste eeuw, stelde een verbazingwekkende verscheidenheid aan menselijke gebruiken en gewoonten vast, variërend van plaats tot plaats en van cultuur tot cultuur (zie bijvoorbeeld het werk van Bronislaw Malinowski,

Margaret Mead en Ruth Benedict). Dergelijk onderzoek stemde overeen met een mensbeeld dat onze plasticiteit beklemtoont, en dat onze mogelijkheid tot het ontwikkelen van een virtueel eindeloze variatie in gedrag, opvattingen, gebruiken en gewoonten als enige universeel menselijke eigenschap erkent. Onder impuls van deze visie ontstond de gedachte dat de cultuur- en gedragswetenschappen autonoom zijn en niets kunnen opsteken van de natuurwetenschappen in het algemeen en van de biologie in het bijzonder. Voor biologie heb je Darwin nodig, maar om cultuur te begrijpen volstaat Lamarck, luidt de redenering. Daarmee bedoelt men dat cultuur een proces is waarbij informatie op een niet-genetische manier wordt doorgegeven – wat waar is. Darwins evolutietheorie heeft daar, zo wordt aangenomen, niets mee te maken – wat betwistbaar is. De cultuur- en gedragswetenschappen beginnen waar Darwins invloed eindigt, stelt het standaardmodel. Evolutionaire psychologen zijn het daarmee grondig oneens.

De evolutiepsychologie ontkent uiteraard niet het bestaan van culturele variatie, maar ze wijst erop dat we ‘mentale werktuigen’ nodig hebben om cultuur te maken. Dat instrumentarium – de mentale organen – waardoor cultuur mogelijk is, is universeel. Hoewel culturele variatie een feit is, kan men toch over de culturele verschillen heen merken dat mensen universeel over eenzelfde mentaal instrumentarium beschikken. We zijn cultureel verschillend van elkaar, maar volgens de evolutiepsychologie zijn de onderlinge overeenkomsten veel groter dan datgene wat ons van elkaar differentieert (zie ook D. Brown, 1991).

Het menselijk brein wordt vergeleken met een Zwitsers legermes, dat onder meer een mes, een schaar, een vijl en een blikopener bevat. Naargelang de aard van het probleem gebruikt men een verschillend werktuig. Niet alleen valt de compactheid ervan op, maar ook de verschillende functies die het bevat. Een andere vergelijking die evolutionaire psychologen vaak hanteren en die het ontstaan van culturele variatie misschien beter weergeeft, is die tussen het brein en de gereedschapskist van een timmerman. In de kist bevinden zich verschillende werktuigen, zoals meerdere soorten hamers, schroevendraaiers, zagen, spijkers, een waterpas en een schietlood. De inhoud van de gereedschapskist van een timmerman lijkt sterk op die van een andere. Alle timmermannen beseffen het nut en de efficiëntie van het gebruik van gespecialiseerd materiaal, ontworpen voor een bepaald doel. Het is onhandig en onverstandig om spijkers in planken te slaan met een zaag; alle timmerlui gebruiken daarvoor een hamer. Maar ondanks de

universele inhoud van hun gereedchapskist bouwen ze toch huizen in zeer uiteenlopende stijlen. De architecturale variatie is immens en ogenschijnlijk ongelimiteerd – net zoals de culturele variatie. De inhoud van de gereedchapskist die eraan ten grondslag ligt, is echter beperkt en universeel – net zoals de inhoud van de ‘mentale gereedchapskist’.

Het grote verschil is uiteraard dat door mensen vervaardigde werktuigen – artefacten – ontworpen zijn met voorkennis van het doel en de functie ervan. Iemand die een hamer maakt, weet waarvoor die zal dienen. Natuurlijke selectie, een blind proces, bezit geen voorkennis; de mentale en lichamelijke organen van organismen worden ‘gemaakt’ – dat wil zeggen zij komen tot stand door evolutie – zonder dat iets of iemand weet wat de functie ervan is, of zal worden. Het resultaat is evenwel hetzelfde: zowel menselijke ontwerpers als natuurlijke selectie brengen gespecialiseerde werktuigen voort die, hoewel zelden volmaakt, er meestal naar behoren in slagen om specifieke doeleinden te realiseren.

KENMERKEN VAN MODULES

Om onze modules te leren kennen, moeten we vat krijgen op de context waarin ze zich ontwikkelden, stelt de evolutionaire psychologie. Dat betekent dat we de problemen moeten begrijpen waarvoor de mens zich in de loop van zijn evolutionaire ontwikkeling geplaatst zag. Sommige hominiden zullen beter in staat zijn geweest die op te lossen dan anderen, wat hen evolutionair voordeel in de vorm van betere overlevings- en voortplantingskansen opleverde. De lichamelijke en mentale eigenschappen die hen een grotere *fitness* bezorgden, werden doorgegeven aan de volgende generatie, om zich op lange termijn over de hele populatie en soort te verspreiden. Het grootste deel van onze evolutionaire geschiedenis speelde zich af op de Afrikaanse savanne. De problemen die zich toen stelden, gaven vorm aan het menselijke brein. Met andere woorden, onze mentale modules zijn door natuurlijke en seksuele selectie ontworpen om adaptieve problemen op te lossen die veelvuldig voorkwamen in de prehistorie, maar niet noodzakelijk in de moderne tijd. De laatste tienduizenden jaren is de menselijke soort biologisch immers nauwelijks geëvolueerd, want natuurlijke selectie heeft meer tijd nodig om aanpassingen te laten ontstaan.

Ik probeer een preciezere omschrijving te geven van de mentale

modules zoals de evolutionaire psychologie die begrijpt. David Buss onderscheidt de volgende kenmerken (1999, pp. 47-54).

1. De vorm van een module is bepaald door het probleem dat door de module wordt opgelost, en dit herhaaldelijk in de loop van onze evolutionaire geschiedenis.
2. Elke module is ontworpen om uitsluitend die specifieke informatie te verwerken, waarvoor haar structuur geschikt is. Het oog neemt bijvoorbeeld slechts een klein deel van het spectrum van elektromagnetische golven waar. Visuele perceptie toont overigens op overtuigende manier de modulaire structuur van ons brein aan; wellicht zijn er meer dan twintig verschillende modules bij betrokken. Het bestaan van de modules treedt vooral op de voorgrond als ze *niet* goed werken. Zo zijn er aandoeningen waarbij de patiënten geen beweging meer zien, geen gezichten meer kunnen herkennen, het onderscheid tussen links en rechts niet meer kunnen maken, enzovoort.
3. De input die een module krijgt en verwerkt, levert het organisme informatie op over het specifieke adaptieve probleem waarmee het wordt geconfronteerd. Dit hoeft niet bewust te gebeuren. Een van de uitgangspunten van de evolutionaire psychologie luidt dat het bewustzijn – hier in de betekenis van cognitief beseffen – slechts het topje van de ijsberg van onze mentale en cognitieve activiteiten is, een opvatting die sterk wordt ondersteund door de bevindingen van de cognitieve wetenschappen sinds de jaren zeventig. Zo volstaat het om mensen, in om het even welke cultuur, een bedorven stuk vlees aan te bieden om hen een lichamelijke reactie van afkeer of walging te ontlokken. Zo'n reactie vertoont de voornaamste eigenschappen van een adaptatie en ze heeft een historisch – dat wil zeggen evolutionair – aannemelijke verklaring. In de prehistorie beschikte men immers niet over de middelen om het bederven van voedsel te voorkomen. Het eten van bedorven vlees is levensbedreigend. Mensen die een afkeer hadden van de geur en het voorkomen ervan hadden dan ook meer overlevingskansen. Dat mechanisme werkt zo sterk dat mensen er moeilijk toe over te halen zijn om iets te eten waarvan ze weten dat het onschadelijk is, maar dat gepresenteerd wordt als bedorven of ongezonder (bijvoorbeeld chocolade in de vorm van uitwerpselen).

4. De *input* van een module vertaalt zich als *output* onder de vorm van beslissingsregels. Beslissingsregels volgen een 'als-dan' structuur. Om opnieuw het voorbeeld van bedorven voedsel aan te halen: 'als je bedorven voedsel ruikt, vertoon afkeer' of 'als je bedorven voedsel proeft, spuw het onmiddellijk weer uit'. Dit voorbeeld illustreert ook de meestal onbewuste werking van onze modules; we hoeven ons niet eerst af te vragen of we al dan niet een afkeerreactie zullen vertonen.
5. De *output* van een module kan een fysiologische activiteit zijn, het doorgeven van informatie aan een andere module, of het vertonen van bepaalde gedragingen. David Buss geeft als voorbeeld seksuele jaloezie. Dat gevoel wordt opgewekt door een welbepaald adaptief probleem, namelijk het gevaar je partner te verliezen aan een derde persoon. De *input* is bijvoorbeeld flirterig gedrag van je partner. De *input* wordt geëvalueerd door beslissingsregels, wat de emotie jaloezie kan oproepen en leidt tot een bepaalde *output*. Die kan verschillende vormen aannemen: je kunt bijvoorbeeld het gedrag van je partner negeren en onverschilligheid veinzen; je kunt de rivaal bedreigen; agressief worden tegenover je partner of de relatie opnieuw evalueren, enzovoort. (Zie ook Buss & Buss, 2000 over seksuele jaloezie in het bijzonder, en Evans, 2001 over emoties in het algemeen.)
6. De *output* van een module richt zich op de oplossing van een bepaald adaptief probleem. Dat betekent niet dat de beslissingsregels altijd voor een optimale oplossing zorgen, wel dat gemiddeld genomen het voortgebrachte gedrag adequaat is om het probleem op te heffen. Belangrijk daarbij is het al aangestipte punt dat de modules zich ontwikkelden in een grotendeels andere omgeving dan de huidige. In een moderne context kunnen onze modules gemiddeld nog altijd, net als in de prehistorie, voor goede oplossingen zorgen, maar dat is niet noodzakelijk het geval, zoals onze voorkeur voor calorierijk voedsel illustreert. Voor onze prehistorische voorouders was het belangrijk om dergelijk voedsel maximaal tot zich te nemen als de kans zich voordeed. Calorierijke etenswaren waren immers schaars en de neiging ze te nuttigen was ongetwijfeld adaptief. In de moderne samenleving, met haar overvloed aan vet- en suikerrijk voedsel, leidt het bestaan van die module tot beschavingsziekten als overgewicht en hart- en vaatziekten (zie ook Nesse & Williams, 1995).

VERDER ONDERZOEK

Ik kan in dit boek slechts de krachtlijnen van de evolutionaire psychologie uiteenzetten. Het werk van David Buss, Robert Trivers, Steven Pinker, Martin Daly, Margo Wilson, John Tooby, Leda Cosmides en vele anderen gaat uitvoerig, gedetailleerd, en vanuit algemeen darwinistisch of specifiek evolutionair-psychologisch perspectief in op tal van problemen die in de cultuur- en gedragswetenschappen aan bod komen. Zo werd onder meer onderzoek verricht naar seksuele voorkeuren en naar de verschillen terzake tussen de seksen; naar voedselpreferentie; naar agressief gedrag; naar sociaal, coöperatief en altruïstisch gedrag; naar ouder-kindrelaties; naar verschillen tussen de sociale relaties van genetische verwanten enerzijds en niet-verwanten anderzijds; naar de rol van status, prestige en sociale dominantie; naar autisme, naar spraakstoornissen, naar de criteria die mensen hanteren om de schoonheid van andere mensen te bepalen, enzovoort. Deze studies zijn niet louter theoretisch. Er is al veel en belangrijk empirisch onderzoek verricht om de evolutionair-psychologische hypothesen te testen en te verdiepen.

Ik geef een voorbeeld ter illustratie. De evolutionaire psychologie voorspelt dat mannen en vrouwen verschillende strategieën zullen volgen bij hun partnerkeuze. Anders uitgedrukt: ze zullen er verschillende seksuele voorkeuren op nahouden. Vanuit evolutionair perspectief investeren mannen immers veel minder in het verwekken van nageslacht. Eén seksueel contact dat leidt tot een zaadlozing kan voldoende zijn. Bovendien kan een man in principe dagelijks kinderen verwekken. Als vrouwen zwanger worden, zijn ze dat echter negen maanden lang. Vergeleken met mannen kunnen ze maar een zeer beperkt aantal kinderen voortbrengen. Volgens de evolutionaire psychologie zullen die verschillen hebben geleid tot de ontwikkeling van verschillende modules voor seksuele en partnervoorkeuren. De *gemiddelde* mannelijke voorkeur zal eerder uitgaan naar jonge, aantrekkelijke – dus vruchtbare – vrouwen. Indien bij onze voorouders een seksuele preferentie ontstond voor oudere, onvruchtbare vrouwen, zou die zichzelf geëlimineerd hebben, want ze kon zich niet over de generaties heen verspreiden. De *gemiddelde* voorkeur van vrouwen zal zich daarentegen richten op iets oudere mannen, die aangeven te kunnen instaan voor haar en de kinderen. Het is wellicht niet overbodig om hierbij op te merken dat niet wordt verondersteld dat men cognitief reflecteert over deze voorkeuren. Mensen blijken ze te hebben, zonder noodzakelijk te kunnen uitleggen waarom.

Verskillende empirische studies ondersteunen deze hypothesen, die overigens veel gedetailleerder zijn dan ik ze hier presenteer. Zo is er onder meer het indrukwekkende onderzoek uitgevoerd door Buss, Abbott, Angleiter en anderen (1990), dat partner- en seksuele preferenties naging in zevenendertig verschillende culturen. De door de evolutionaire psychologie naar voren gebrachte hypothesen over de verschillen tussen de seksen bleken in al die culturen op te gaan. De conclusie luidt dat partnerkeuze niet relatief en niet louter cultureel bepaald is; de voorspelde preferentieverschillen blijken immers universeel. Ten slotte wil ik hier ook de misschien overbodige opmerking maken dat uitzonderingen geen afbreuk doen aan de algemene trends die worden blootgelegd. Mannen hebben gemiddeld genomen een grotere lichaamslengte dan vrouwen, wat waar blijft ondanks het bestaan van mannen van één meter zestig en vrouwen van twee meter tien.

MISVERSTANDEN OVER DARWIN

Over de evolutionaire psychologie, en meer algemeen over het gebruik van darwinistische principes bij de aanpak van vraagstukken uit de cultuur- en gedragswetenschappen, circuleren enkele klassieke misverstanden. Ik bespreek de belangrijkste.

Ten eerste is de gedachte wijdverspreid dat de darwinistisch geïnspireerde onderzoeker uitgaat van genetisch determinisme. In werkelijkheid meent de evolutionaire psychologie dat voor een goed begrip van het menselijk gedrag twee componenten essentieel zijn: de adaptieve mentale modules, ontworpen door natuurlijke en seksuele selectie, en de input van de omgeving die de modules activeert. De meeste menselijke gedragingen worden bepaald door beide componenten. Een module zonder *input* doet eenvoudigweg niets; *input* die niet kan verwerkt worden heeft geen *output* als gevolg. Dat betekent dat, naargelang de aard van de stimuli uit de omgeving enerzijds en de specifieke modules die worden geactiveerd anderzijds, menselijk gedrag een grote flexibiliteit vertoont. Traditionele wetenschappers menen dat de mens veel flexibeler ('vrijer') is dan andere dieren, omdat hij niet door instincten wordt bepaald. De evolutionaire psychologie wijst er evenwel op dat onze flexibiliteit precies ontstaat door het grote aantal modules waarover wij beschikken. In de negentiende eeuw veronderstelde de Amerikaanse psycholoog William James al dat de mens zijn zogenaamde vrijheid niet dankt aan het feit dat hij geen 'instincten'

heeft, maar veeleer aan het feit dat hij er zoveel heeft. We zijn meer autonoom dan andere dieren, omdat ons mentaal instrumentarium meer uitgebreid is.

Ten tweede bestaat het misverstand dat iets onveranderlijk zou zijn wanneer het een evolutionaire oorsprong heeft. Dezelfde opmerking van daarnet weerlegt die veronderstelling. Bovendien levert de evolutionaire psychologie de kennis op om ons gedrag bewust aan te passen of te veranderen. Wie begrijpt waarom hij een bepaalde reactie vertoont op een bepaalde stimulus, is potentieel in staat zijn gedragspatroon te wijzigen.

Ten derde denken velen dat aan de modules capaciteiten tot informatieverwerking wordt toegeschreven die zij onmogelijk kunnen bezitten. Zo verklaart Hamiltons theorie over inclusieve *fitness* het sociale en altruïstische gedrag tussen genetische verwanten aan de hand van het gemiddelde gemeenschappelijk genetisch materiaal (tussen broers en zussen 50%, tussen neven en ooms 25%, tussen neven en nichten 12,5%, enzovoort). Sommige critici stellen dat geen enkel organisme op die wijze over verwantschap nadenkt en bijgevolg geen gedrag kan vertonen dat met de mate van verwantschap overeenstemt. Dat illustreert evenwel alleen maar onbegrip over evolutie en natuurlijke selectie: organismen vertonen immers voortdurend adaptief gedrag – adaptief vanuit evolutionair oogpunt – waarvan ze zich niet bewust zijn. Spinnen maken webben en bijen bouwen honingraten die bouwkundig en geometrisch van superieure kwaliteit zijn, ook al zijn spinnen noch bijen wiskundigen of architecten.

Ten vierde veronderstelt men vaak dat evolutionaire psychologen, of bij uitbreiding allen die redeneren vanuit het ‘adaptationistisch programma’, menen dat lichamelijke en mentale organen optimaal zijn. Dat is niet het geval. Alleen al het inzicht dat de omgeving voortdurend aan verandering onderhevig is verhindert een dergelijk besluit. In een veranderende omgeving kan een evolutionair ontwikkelde adaptatie in het verleden optimaal geweest zijn, maar is ze dat vandaag misschien niet meer – en daarop kan selectie opnieuw inwerken.

Ten slotte veronderstelt men vaak dat volgens de evolutionaire psychologie organismen, inclusief mensen, gemotiveerd zijn om hun genetische reproductie te maximaliseren. Alleen al de feiten wijzen uit dat dit niet klopt: niemand stelt zich bewust tot doel zijn genetisch materiaal maximaal te verspreiden, en overigens blijven vele mensen bewust kinderloos. De theoretische weerlegging van dit misverstand ligt in het inzicht dat natuurlijke selectie een dergelijk doel niet tot stand kan brengen. Zoals ik uiteenzette, bestaat de menselijke geest uit

verschillende modules, elk ontworpen om specifieke adaptieve problemen op te lossen. Als gemiddeld genomen, over een lange periode, het arsenaal aan modules van een persoon erin slaagt die problemen op te lossen, kan dat als resultaat geven dat het genetisch materiaal van die persoon zich verspreidt. Het tegendeel is echter evenzeer mogelijk. Steven Pinker schrijft over het laatste misverstand: “De verwarring komt voort uit de gedachte dat iemands genen zijn ware zelf vormen, en dat de motieven van zijn genen iemands diepste, meest echte en onbewuste motieven vormen. (...) Maar dan verwacht men iemands echte beweegredenen met de metaforische gemotiveerdheid van de genen. Genen zijn geen poppenspelers. Ze fungeerden als het recept voor de totstandkoming van hersenen en lichaam en deden daarna een stap opzij. Zij bewonen een parallel universum, zij leven verspreid in ons lichaam en zij hebben hun eigen agenda” (1998, p. 408).

Ik ben het met Pinker eens en ben ervan overtuigd dat de vermelde misverstanden, ten gevolge van verder evolutiepsychologisch onderzoek, na verloop van tijd zullen verdwijnen. Men merkt nu reeds dat de meeste externe kritieken die op de evolutiepsychologie worden gegeven naast de kwestie zijn. Men herhaalt voortdurend de misverstanden en doet geen enkele poging om *wetenschappelijk* aan te tonen dat aan het onderzoek zelf, of aan de conclusies die men eruit afleidt, iets schort (een goed voorbeeld vormen de meeste teksten die gebundeld zijn in Rose & Rose, 2000). De beste kritiek is dan ook diegene die *intern* wordt gegeven, zoals dat in elke wetenschappelijke discipline het geval is. In de gespecialiseerde tijdschriften, in boeken, tijdens congressen, via e-maildiscussiegroepen, enzovoort, worden de wetenschappelijk belangrijke en vruchtbare debatten gevoerd; niet tussen evolutiepsychologen enerzijds en ideologen anderzijds, maar tussen evolutiepsychologen en andere wetenschappers onderling.

Darwins voorspelling die ik aan het begin van dit hoofdstuk heb geciteerd, maakt zich waar en zal dat in de toekomst, gegeven de reeds geboekte resultaten en de inspanningen die momenteel worden geleverd, onvermijdelijk steeds meer doen.

Noten

Hoofdstuk 1. De bekentenis van een moord, of de transmutatie van een creationist

1. Telkens wanneer ik uit de notitieboekjes citeer wordt, tenzij anders aangegeven, de standaardeditie van Barrett, Gautrey, Herbert, Kohn & Smith gebruikt (zie Darwin, 1987a).
2. Interessant is dat Darwin in zijn *Journal of Researches*, waarin hij verslag doet van de reis met de *Beagle*, aan zijn beschouwingen over zoöfieten een gedachte koppelt waarin hij – zoals we dit nu noemen – soortselectie bepleit. Hij beschouwt een zoöfiet als “een samengesteld dier”, en maakt een vergelijking met andere vormen van “gecombineerd leven”: “De bij zou niet op zijn eentje kunnen leven. En met de geslachtsloze bij zien we een individu voortgebracht dat niet geschikt is voor de reproductie van zijn soort – dat hoogste punt waartoe de organisatie van alle dieren, vooral de lagere, neigt – daarom worden zulke geslachtslozen zozeer ten bate van de gemeenschap geboren als de bladknop voor de boom” (volume 2, verzameld werk, p. 205). Later, toen hij het principe van natuurlijke selectie had ontdekt en uitgewerkt en anti-essentialist was geworden, zag hij duidelijk in dat geslachtsloze dieren een probleem vormen voor zijn evolutietheorie.
3. Telkens als ik uit Darwins *Autobiografie* citeer, gebruik ik de recente vertaling van Fieke Lakmaker (Amsterdam, Nieuwezijds, 2000).
4. Voor geologische vergissingen die Darwin maakte, zie De Beer, 1976, pp. 75-77.
5. Reconstructie door Hanno Beck, zie Von Humboldt, 1990.
6. Een deel van Von Humboldts werk verscheen in Engelse vertaling

- tussen 1814 en 1829 onder de titel *Personal Narrative of Travels to the Equinoctial Regions of the New Continent during the Years 1799-1804* (7 volumes, samen 3754 pagina's). In 1966 werd hiervan een facsimile in 6 volumes gepubliceerd door Ams Press Inc., New York. Ook Von Humboldts magnum opus, het tussen 1845 en 1861 verschenen (en door Darwin eveneens gelezen) *Kosmos*, is in Engelse vertaling in een moderne uitgave beschikbaar (Johns Hopkins, 1996).
7. Ik volg Hull, D., *Charles Darwin and Nineteenth-Century Philosophies of Science* (in Hull, 1989) en Ruse, M., *Darwin's Debt to Philosophy* (in Ruse, 1989a).
 8. Telkens als ik uit *Over het ontstaan van soorten* citeer, gebruik ik de vertaling van Ludo Hellemans (Amsterdam, Nieuwezijds, 2000).
 9. De volledige titel luidt *Journal of Researches into the Geology and Natural History of the Various Countries visited by H.M.S Beagle, Under the Command of Captain FitzRoy, R.N. from 1832 to 1836*. Het boek verscheen voor het eerst, met als ondertitel *Journal and Remarks, 1832-1836*, als het derde deel van het door FitzRoy in 1839 uitgegeven *Narrative of the Surveying Voyages*. In hetzelfde jaar verscheen het reisverslag ook afzonderlijk, onder de boven geciteerde titel *Journal of Researches into...*. In Darwins verzameld werk is het boek in twee delen opgenomen (Darwin, 1986-1989, volume 2 en 3). In 1845 bracht Darwin, op vraag van uitgever John Murray, een ingekorte editie uit. Deze editie werd de meest populaire en meest verspreide, ook in verschillende andere talen. Er zijn echter verscheidene andere uitgaven in omloop, onder verschillende titels (waarvan *Voyage of the Beagle* de meest voorkomende is). In al deze uitgaven, behalve in de door Darwin zelf ingekorte van 1845, hebben uitgevers of redacteurs de tekst ingekort. In het verzameld werk is de volledige, oorspronkelijke tekst opgenomen. Darwin stuurde een exemplaar van zijn *Journal* naar Von Humboldt. Deze schreef enkele maanden later vanuit Potsdam een brief terug, waarin hij zich vol lof uitlaat over Darwins reisverslag (brief van 18 september 1839, opgenomen in *Correspondence*, volume 2, pp. 218-222).
 10. Voor een recente studie over het wetenschappelijke en filosofische belang van de Galapagos-eilanden, waarin uiteraard ook Darwins relatie tot de eilanden uitgebreid aan bod komt, zie Larson, E., *Evolution's Workshop. God and Science on the Galapagos Islands* (2001).
 11. Voor een uitvoerige studie van de Vuurlanders en de pogingen om hen te bekeren, zie Hazlewood, N., *Savage: the Life and Times of Jemmy Button* (2001).
 12. Voor het eerst in twee volumes gepubliceerd in 1870-1871 (volu-

mes 21 en 22 van het verzameld werk). De volledige titel van het werk luidt *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Het gaat in feite, zoals de titel van het boek al aangeeft, om twee verschillende boeken die niet samen hoefden te worden gepubliceerd. De enige directe link tussen de twee behandelde thema's is dat Darwin aannam dat sommige eigenschappen van de mens tot stand zijn gekomen door het mechanisme van seksuele selectie. Deel één behandelt de evolutionaire herkomst van de mens, waarbij zowel anatomische, fysiologische en antropologische onderwerpen aan bod komen als mentale en culturele. Hij maakt ook verschillende vergelijkingen met aan de mens verwante diersoorten. Deel twee behandelt de seksuele selectie, door Darwin gepresenteerd als een bijzondere vorm van selectie. Op het mechanisme van seksuele selectie en de discussies hierover kom ik later terug. Telkens als ik uit het werk citeer, gebruik ik de vertaling van Ludo Hellemans, die onder de titel *De afstamming van de mens, en selectie in relatie tot sekse* voorjaar 2002 gepubliceerd wordt door Uitgeverij Nieuwezijds.

13. De eerste uitgave van zijn *Diary*, bezorgd door zijn kleindochter Nora Barlow, verscheen in 1933 (volume 1 van Darwins verzameld werk).
14. Zie de reeds vermelde artikelen van Frank Sulloway. Ik wil hier ook verwijzen naar Jonathan Weiners *De snavel van de vink* (1994, oorspronkelijke titel *The Beak of the Finch. A Story of Evolution in our Time*, 1994). Weiner vertelt het verhaal van de Galapagos-vinken en doet ook verslag van het post-darwinistische onderzoek ernaar. Jarenlang volgehouden onderzoek van het Britse ornithologen-echtpaar Peter en Rosemary Grant toont aan hoezeer natuurlijke selectie inwerkt op de verschillende vinkenpopulaties en -soorten, door het effect ervan op individuele vinken. Dit onderzoek is buitengewoon belangrijk, omdat het de veelgehoorde kritiek dat men evolutie (en natuurlijke selectie) niet 'ziet' gebeuren definitief weerlegt.
15. Informatie over het leven van Emma Darwin kan men vinden in *Emma Darwin: A Century of Family Letters* (private druk 1904, John Murray, London, 1915), samengesteld door Henrietta Darwin, een dochter van Charles en Emma.
16. Voor een overzicht van de hypothesen over Darwins ziekte zie Colp, R., *To be an Invalid: the Illness of Charles Darwin* (1977). Recentere informatie vindt men in de Appendix (*Darwin's Ill-health in the Light of Current Research*) van John Bowlbys Darwinbiografie (1990, pp. 457-466).

17. Hooker (1817-1911) was Darwins beste vriend en vertrouweling (meer dan Lyell en T.H. Huxley). Ze ontmoetten elkaar voor het eerst in 1839. Hooker had als scheepsarts op de *H.M.S. Erebus* een expeditie naar Antarctica meegemaakt en had hierover een botanisch verslag geschreven. Verschillende andere werken zouden volgen. Na Hookers terugkeer uit Antarctica startten hij en Darwin een correspondentie (november 1843). Begin 1844 schreef Darwin de brief aan Hooker waaruit ik al citeerde en waaraan de titel van dit boek refereert. In 1848 vertrok Hooker naar Azië, in 1852 verscheen zijn reisverslag dat, zoals zijn andere werken, voornamelijk plantkundige informatie bevat. Hooker was de eerste persoon die, begin 1847, Darwins *Essay of 1844* las, waarin hij een schets had gegeven van zijn evolutionaire theorieën. Hij bezorgde Darwin een enorme hoeveelheid botanische en andere informatie (zie de correspondentie). Darwin vertrouwde hem, meer dan anderen, zijn denken over evolutie toe, maar Hooker, zoals blijkt uit hun briefwisseling, liet zich slechts langzaam overtuigen. Uiteindelijk was hij toch een van Darwins eerste 'bekeerlingen' en aanvaardde hij Darwins evolutietheorie nog voor de publicatie van *Over het ontstaan van soorten*.
18. Zie Bowler, 1988 en Kohn, ed., 1985.
19. Darwins kennis van gedomesticeerde dieren en planten was nuttig voor ongeveer elk probleem dat hij aanpakte. Het werk waaruit het meest blijkt dat hij "de levenslange gewoonte" had om "de natuurlijke wereld door de bril van domesticatie te bekijken" (Secord, o.c., p. 525) is *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (eerste editie, in twee volumes, 1868; tweede, uitgebreide editie 1875). Het werk is samengesteld uit het vele materiaal dat hij, mede door zijn correspondentie, verzamelde in functie van de reeks geplande boeken over natuurlijke selectie. De onverwachte noodzaak om *Over het ontstaan van soorten* te publiceren dwarsboomde dat voornemen (zie hoofdstuk drie). *The Variation of Animals and Plants* is als enige boek exemplarisch voor zijn schrijfplannen omtrent natuurlijke selectie. Hoewel zijn werk na *Over het ontstaan van soorten* een verdere uitwerking is van de thema's die daarin aan bod komen, kan alleen van *The Variation* worden gezegd dat het een volledig gedocumenteerde uitbreiding is van de in *Over het ontstaan* kort aangesneden problematiek van variatie, erfelijkheid en reproductie. De eigenlijke grondslag van het boek is een vragenlijst, getiteld *Vragen over het kweken van dieren*, die Darwin al begin 1839 had verspreid. Uit de antwoorden die hij kreeg groeide een manuscript

dat uiteindelijk *The Variation* zou worden, maar veel van de door brieven verkregen informatie verwerkte hij reeds in *Over het ontstaan van soorten* en in andere werken.

20. Een standpunt dat, zo toont de twintigste eeuw aan, niet klopt: stijgende welvaart doet het geboortecijfer dalen.
21. De *Essays* vatten Darwins conclusies samen na de intense intellectuele ontwikkeling die hij doormaakte in de jaren 1837–1842. Het eerste *Essay*, bekend als *Sketch of 1842*, werd pas in 1896 ontdekt door Darwins zoon Francis. In 1844 werkte Darwin zijn *Sketch of 1842* verder uit, waarna hij in een brief (5 juli 1844) aan zijn vrouw Emma de wens uitsprak dat, ingeval van zijn overlijden, de tekst – bekend als *Essay of 1844* – aan een van zijn vrienden zou worden overhandigd en gepubliceerd. Toen hij later met Wallace een tekst over evolutie schreef die in 1858 verscheen in *The Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London*, namen ze citaten over uit het tweede *Essay*. Een uitgave in boekvorm van beide *Essays* werd in 1909 door Francis Darwin verzorgd en ingeleid (volume 10 van het verzameld werk).
22. De notie ‘strijd om het bestaan’ of *struggle for existence* was reeds geruime tijd voor het verschijnen van *Over het ontstaan van soorten* bekend. Charles Lyell bijvoorbeeld wijst er in *Principles of Geology* (1830, 1832, 1833) op dat er onder veranderende omgevingsomstandigheden concurrentie tussen *soorten* ontstaat. Ook de Zwitserse botanist Augustin-Pyramus de Candolle (1778–1841) beklemtoonde het belang van ‘strijd’ en ‘concurrentie’. Diens zoon Alphonse de Candolle (1806–1893) correspondeerde met Darwin en hielp Darwins evolutietheorie in Frankrijk bekendmaken (zie het lemma over de familie de Candolle, van Molina, G., in: Tort, P., ed., 1996, pp. 495–505).
23. Ik volg hoofdstuk 5. *The Newton of a Blade of Grass: Charles Darwin and the Policial Economists* (1995, pp. 113–139).

*Hoofdstuk 2. Evolutie in actie: rankpotigen, anti-idealisme en
afscheid van het christendom*

1. Voor een zeer grondige en recente studie van de impact van Chambers’ werk, zie Secord, J., *Victorian Sensation: The Extraordinary Publication, Reception, and Secret authorship of Vestiges of the Natural History of Creation* (2001).
2. Eerste editie 1875, tweede editie 1888, door Francis Darwin aangevuld op basis van notities van zijn vader.

3. Voor wat volgt raadpleegde ik Russell (1916, 1982), Ghiselin (1969), Coleman (1977), Rehbock (1983), Bowler (1989), Desmond & Moore (1991), Rupke (1994) en Browne (1995).
4. De meest recente en uitvoerige studie over het leven en werk van Owen is van de hand van Nicolaas Rupke, *Richard Owen: Victorian Naturalist* (1994).
5. Karl Ernst von Baer (1792–1876) was een van de invloedrijkste embryologen van de negentiende eeuw. Zijn werk was met name van fundamenteel belang voor de teleomechanistische embryologie. In 1827 publiceerde hij *Über die Bildung des Eies der Säugethiere und des Menschen*, waarin hij het bestaan van het zoogdiereit aantoonde. Dat impliceerde dat de embryonale ontwikkeling van alle gewervelden uit een ei voortkomt, wat de eenheidsopvatting van de natuur sterk ondersteunde. In 1828 verscheen zijn hoofdwerk, *Über die Entwicklungsgeschichte der Thiere*, dat als het startpunt van de moderne embryologie geldt. Daaruit blijkt Von Baers teleologische opvatting over embryonale processen: ze worden volgens hem gestuurd door het beoogde doel. Het complete organisme ‘bestaat’ reeds vóór de onderdelen zich ontwikkelen. Het geheel veroorzaakt de ontwikkeling van de delen. Embryonale ontwikkeling is volgens hem een proces van differentiatie: van het homogene en universele naar het heterogene en individuele. Von Baers klemtoon op de verwantschap tussen embryo’s – een inzicht dat Owen beïnvloedde – was gebaseerd op het van de Franse bioloog Cuvier overgenomen uitgangspunt dat het organisatieplan van alle dieren tot vier basisplannen herleidbaar is. Een embryo doorloopt de ontwikkelingsstadia van embryo’s van andere diersoorten van hetzelfde type. Later breidden sommigen dat uit tot het hele dierenrijk. Zij stelden dat de ontogenie (de ontwikkelingsgeschiedenis van een individu) een verkorte en versnelde recapitulatie is van de fylogenie (de ontwikkelingsgeschiedenis van de soorten). Von Baer nam aan dat er binnen elk type van dieren, bijvoorbeeld binnen de gewervelden, transformatie kon optreden. Die transformatie is echter begrensd door het organisatieplan, waardoor in feite nooit iets nieuws kan ontstaan (wel transformatie, geen transmutatie). Hij was het dan ook niet eens met Darwins evolutietheorie. In een bespreking van *Over het ontstaan van soorten* stelde hij dat Darwins visie fundamentele wijzigingen van het organisatieplan veronderstelt, wat volgens hem onmogelijk is. Niettemin verwerkten enkele postdarwinistische auteurs, onder wie Ernst Haeckel, zijn werk in hun evolutionisme (Gould, 1977a; Russell, 1982, pp. 113–132;

- Richards, 1992, pp. 55-61; Theunissen & Visser, 1996, pp. 63-67; Tort, 1996, pp. 188-192).
6. In het bijzonder in *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Vertebrate Animals, Delivered at the Royal College of Surgeons of England, in 1844 and 1846*, gepubliceerd in 1846 door Longman, Brown, Green & Longmans, London.
 7. Oorspronkelijk gepubliceerd in *Rpt. Brit. Assn.*, 1846, pp. 169-340, onder de titel *Report on the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*. Omwille van de grote interesse ervoor werd de tekst in 1848 als boek gepubliceerd (uitgegeven door John Van Voorst, London).
 8. Lorenz Oken (1779-1851) was arts en filosoof. Zijn belangrijkste werk – “dat grote momument voor de transcendente morfologie” (Richards, 1992, p. 42) – heet *Lehrbuch der Naturphilosophie* (1810). Oken beschouwde de mens als de hoogste expressie van de ‘Wereldziel’ en nam aan dat de hele natuur in de mens weerspiegeld is. Dieren zijn, in verschillende gradaties, onvolledige mensen. Zoals mensen het dierenrijk insluiten, sluiten dieren het plantenrijk in. Bijgevolg meende hij dat er verschillende analogieën bestaan tussen mensen, andere dieren en planten. Die analogieën zijn er doordat de natuur volgens hem met een aantal steeds variërende basisprincipes werkt. Okens visie op het leven was eveneens geïnspireerd door Schelling, die stelde dat er in de natuur tegengestelde krachten aan het werk zijn (het ‘polariteitsprincipe’). Krachten die op het ene niveau polair zijn, worden op een hoger niveau verenigd. De natuur is dan ook te begrijpen als een voortdurend wordingsproces of, in Schellings terminologie, als de dialectische zelfontwikkeling van de Wereldziel (door Oken God genoemd), met de mens als hoogste manifestatie. Het leven zelf is volgens Oken – anders dan wat Richard Owen hierover dacht – niet samen met de wereld gecreëerd. Het bestaat al sinds het ontstaan van het universum, dat zelf levend is (Gould, 1977a; Richards, 1992, pp. 39-42; Theunissen & Visser, 1996, pp. 70-72; Tort, 1996, pp. 3276-3277; Nyhart, 1995).
 9. Ik volg Darwins uiteenzetting in *Essay of 1844: Embryology en Attempts to Explain the Facts of Embryology* (volume 10, verzameld werk, pp. 163-169).
 10. Moore geeft in *Of Love and Death: Why Darwin Gave up Christianity* (1989) een opsomming van de belangrijkste teksten over Darwin en het christendom (pp. 223-224). Voor wat volgt raadpleegde ik, behalve relevante passages in het werk van Darwin zelf en de zopas

- vermelde tekst van Moore, ook Gruber & Barrett (1974), Ruse (1979), Ospovat (1980, 1981), Brown (1986), Desmond & Moore (1991), Moore (1994), Browne (1995) en Bowler (1996).
11. Frances Wegwood (1833–1913), bijgenaamd *Snow*, schreef anoniem een dialoog getiteld *The Boundaries of Science* (in *Macmillan's Magazine*, juli 1861), waarin ze de religieus-orthodoxe *Philocalos* laat discussiëren met *Philaletes*, die Darwins evolutietheorie verdedigt. De onderwerpen die aan bod komen zijn onder meer de implicaties van natuurlijke selectie voor metafysische vragen betreffende de relatie tussen het materiële en het spirituele, de kloof tussen rede en geloof en de verhouding tussen de schepper en zijn schepping. In 1867 schreef Darwin in een brief: “Ik vind mezelf zo gemeen door Snow zo’n zeurkous te vinden... smekend het lot en de vrije wil te bespreken... zo’n tactloze vrouw ontmoette ik nooit eerder en [het] wordt erger” (geciteerd in Freeman, 1978, p. 294 – de naam van de geadresseerde vermeldt Freeman niet, evenmin als de precieze datering van de brief).
 12. Zie onder meer een aantal teksten in *The Collected Papers of Charles Darwin*, 1977, in het bijzonder deel 2, pp. 226–228 en *The Vivisection Question* in de door F. Darwin uitgegeven *Autobiography & Selected Letters*, 1958, pp. 303–308.
 13. *The Expression of the Emotions in Man and Animals* (eerste editie 1872; tweede, uitgebreide editie – opgenomen als volume 23 in het verzameld werk – uitgegeven door F. Darwin in 1890).
 14. Een recente studie die volledig aan deze traumatiserende en ingrijpende gebeurtenis is gewijd is *Annie's Box. Charles Darwin, his Daughter and Human Evolution*, van de hand van Randal Keynes (2001).

Hoofdstuk 3. Het ontstaan van soorten en natuurlijke en seksuele selectie

1. De resultaten van Darwins onderzoek naar de verspreiding van organismen en soorten zijn in verschillende werken opgenomen. Specifiek over zijn onderzoek naar de vruchtbaarheid en verspreiding van zaden in en door zeewater publiceerde hij enkele artikelen, opgenomen in Barrett, ed., *The Collected Papers of Charles Darwin* (in het bijzonder *Does Sea-Water Kill Seeds; Effect of Salt-Water on the Germination of Seeds* en *Longevity of Seeds*, 1977, pp. 255–263).
2. Zie de tekst van James Secord (in Kohn, 1985) waarnaar we boven reeds verwezen, evenals Secords *Nature's fancy: Charles Darwin and the Breeding of Pigeons* (1981).

3. Zie over dit thema ook Young, *Darwin's Metaphor* (1985).
4. Darwin ontwikkelde zijn theorie in *Variation of Animals and Plants under Domestication* (gepubliceerd in twee volumes in 1868). Op basis van de enorme hoeveelheid informatie die hij had verzameld stelde hij dat er een fysische basis moet bestaan voor erfelijkheid in het organisme zelf, die kan worden doorgegeven naar de volgende generatie. Hij postuleerde het bestaan van 'gemmules'; elk onderdeel van een organisme zou gemmules kunnen produceren die weer opduiken in de volgende generatie. Voor een uitvoerige bespreking van Darwins theorie, zie Moore (1993, pp. 237-251).
5. Voor het eerst gepubliceerd in *Verhandlungen des Naturforschenden Vereines, Abhandlungen, Brünn* (4, pp. 3-47, 1866). Voor uitgebreide informatie op basis van recent onderzoek over leven en werk van Mendel, zie Orel (1996) en Henig (2000). Voor de geschiedenis van het mendelisme, zie Mayr (1982) en Bowler (1989a). De onderlinge meningsverschillen tussen Mayr en Bowler maken duidelijk dat de (historische) problematiek van de ontwikkeling van het mendelisme en de verhouding ervan tot het darwinisme nog niet is opgelost.
6. Voor gedetailleerde informatie over de verhouding tussen evolutietheorie en genetica in de periode voor de moderne synthese, zie Bowler (1983, 1988, 1989a, 1989b), Mayr (1982, 1993), Mayr & Provine (1980) en Theunissen & Visser (1996).
7. Overigens hebben velen tot op heden moeite om de 'kracht' van natuurlijke selectie te begrijpen of te erkennen. De creationisten verwerpen het mechanisme van natuurlijke selectie op onwetenschappelijke gronden, maar er zijn ook verschillende auteurs die de rol die natuurlijke selectie in de evolutie speelt ofwel willen afzwakken ofwel ontkennen, en dit op wetenschappelijke gronden. (Zie bijvoorbeeld Kauffman, 1993, 1995, waarin de hypothese wordt ontwikkeld dat 'zelf-organisatie' een belangrijker evolutio-nair mechanisme is dan natuurlijke selectie.)
8. Thomas Wollaston (1822-1878) was een entomoloog die een enorm aantal insecten verzamelde en die er onconventionele opvattingen over de betekenis van het begrip *soort* en over het ontstaan van soorten op nahield. Darwin dacht daarom dat Wollaston zijn transmutationisme zou aanvaarden. Dat bleek een verkeerde inschatting: Wollaston werd later, na de publicatie van *On the Origin of Species*, een van Darwins scherpste critici. Hij verzette zich tegen Darwins evolutietheorie zowel op wetenschappelijke als op religieuze gronden (Tort, 1996, pp. 4672-4673; Browne, 1995, pp.

- 538–539). Wollastons recensie van *On the Origin of Species*, voor het eerst gepubliceerd in 1860, is opgenomen in Hull, 1973, pp. 126–141.
9. Opgenomen als appendix IV in *Correspondence*, volume 7, pp. 513–520. Wie interesse heeft in het leven en werk van Wallace kan de zeer recente biografie van de hand van Peter Raby (2001) lezen.
 10. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society (Zoology)*, 3, 1859, pp. 45–62.
 11. *Natural Selection not Inconsistent with Natural Theology*, opgenomen in Asa Gray, *Darwiniana*, 1963, pp. 72–145. Deze tekst werd voor het eerst gepubliceerd in 1860. Met dergelijke stellingen wilde Gray Darwins gedachtegoed verdedigen tegen de kritieken van onder meer Louis Agassiz. Een voorbeeld van een van Agassiz' vijandige reacties op Darwins evolutietheorie is opgenomen in Hull, 1973, pp. 430–445.
 12. Voor meer inzicht in de huidige controversen hieromtrent verwijst ik naar Maynard Smith (1982, 1985, 1994), Lewontin (1978, 1987), Gould & Lewontin (in Sober, 1994a), Dupré (1987), Williams (1992), Burian (1994), Dennett (1995) en Dawkins (1996).
 13. Voor meer informatie betreffende ons voorbeeld over taal is het interessant om een vergelijking te maken tussen Savage-Rumbaugh (& Lewin, 1994) en Pinker (1994, in het bijzonder hoofdstuk 11). Savage-Rumbaugh veronderstelt dat het taalvermogen in bonobo's aanwezig moet zijn, omdat ze evolutionair zo sterk aan ons verwant zijn. Pinker wijst erop dat mensen en bonobo's inderdaad wel een recente gemeenschappelijke evolutionaire afkomst hebben, maar dat dit niet hoeft te betekenen dat het taalvermogen ook in bonobo's aanwezig is (en volgens Pinker is dit ook niet zo). De resultaten die Savage-Rumbaugh boekt zijn dan ook, in Pinkers visie, toe te schrijven aan wat wetenschapsfilosofen de 'theoriegebondenheid van de waarneming' noemen. We willen hieraan toevoegen dat Pinker hiermee niet wil zeggen – zoals velen wél hebben gedaan, bijvoorbeeld Descartes – dat mensen een unieke plaats in het leven innemen, omdat ze, wellicht als enige soort, taal hebben ontwikkeld. Darwins evolutietheorie, waarop Pinker zich baseert, houdt in dat elke soort één of meerdere unieke eigenschappen bezit.
 14. Zie hierover met betrekking tot de morfologie Gould & Vrba, 1981.
 15. De meest volledige uiteenzetting *pro* groepsselectie vindt men in Wynne-Edwards, 1962. Hoewel na de publicatie van dit werk – en

dit mede dankzij de helderheid en volledigheid ervan – is aangetoond dat het voorkomen van groepsselectie in de natuur niet onmogelijk, maar bijzonder onwaarschijnlijk is, heeft Wynne-Edwards meer recent nog een studie gepubliceerd waarin groepsselectie wordt verdedigd (1986). De laatste jaren is het debat opnieuw geopend naar aanleiding van de studie van Sober, E. & Wilson, D., *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior* (1998).

16. We kunnen hier op de discussies aangaande het *punctuated equilibrium*-model niet ingaan. De basistekst hierover, *Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism*, is geschreven door Stephen Jay Gould en Niles Eldredge (voor het eerst gepubliceerd in Schopf, ed., *Models in Paleobiology*, 1972). Het artikel is ook opgenomen als appendix in Eldredges *Time Frames. The Evolution of Punctuated Equilibria* (1985), dat de ontwikkeling van het *punctuated equilibrium*-model diepgaand bespreekt. Interessante kritische besprekingen vindt men onder meer in Dawkins (1986) en Dennett (1995).
17. Behalve naar Polkinghorne (1989, 1996) verwijs ik hiervoor ook onder meer naar Barrow & Tipler (1986), Dyson (1979, 1988), Bertola & Curi (1993) en Tipler (1996). Voor een historische en kritische reflectie over de relatie tussen natuurtheologie en kosmologie, zie Toulmin (1982).
18. Ronald Fisher (1890-1962), een wiskundige met een grote belangstelling voor evolutie en mendeliaanse genetica, was een van de weinigen die in het begin van de twintigste eeuw inzagen dat genetica en Darwins evolutietheorie (inclusief het mechanisme van natuurlijke selectie) niet onverenigbaar zijn, maar elkaar integendeel aanvullen. In *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), dat voor de ontwikkeling van het neo-darwinisme uitermate belangrijk is geweest, zette hij zijn ideeën uiteen aan de hand van mathematische modellen. Deze modellen en de statistische methoden die hij toepaste, toonden de effecten aan van selectie op de genfrequenties van verschillende populaties. Fisher bestudeerde genen alsof het gasmoleculen waren en trachtte de dynamica ervan (uitwisseling, verspreiding in een populatie en reproductie) te beschrijven zoals gasmoleculen worden beschreven binnen de fysica. Daarop weerklonk de kritiek dat Fisher een 'knikkerzakgenetica' geschapen had, een populatiegenetica die genen beschouwt alsof het knikkers zijn in een doos. Niettemin ontwikkelde Fisher een aantal bruikbare technieken om het effect van selectie op de genetische constitutie op populatieniveau te beschrijven. Uit zijn werk

- bleek dat een synthese van mendelisme en darwinisme mogelijk en verrijkend was en dat erfelijkheids- en evolutieprocessen samen kunnen worden bestudeerd (Mayr & Provine, 1980; Theunissen & Visser, 1996, p. 252 e.v.; Tort, 1996, pp. 1671-1674). Voor Fishers ideeën over seksuele selectie volg ik Cronin (1993, p. 201 e.v.) en Ridley (1993, p. 134 e.v.).
19. Ik volg hiervoor voornamelijk Malcolm Kottlers studie *Charles Darwin and Alfred Russel Wallace: Two Decades of Debate over Natural Selection* (1985).
 20. De geschiedenis hiervan wordt uitvoerig behandeld in Mayr, 1991, pp. 108-131. Dat men in de wetenschap het woord *dogma* met een korrel zout moet nemen, blijkt uit recent – weliswaar betwist – onderzoek dat de mogelijkheid van het overerven van verworven eigenschappen suggereert; zie Steele, J. et al., *Lamarck's Signature: How Retrogenes Are Changing Darwin's Natural Selection Paradigm* (Perseus Press, 1999).
 21. De basis van de idee dat natuurlijke selectie inwerkt op het genetische niveau is gelegd door de wiskundige Ronald Fisher en de bioloog John B. Haldane (1892-1964). Haldane hing net als Fisher Darwins selectietheorie én Mendels genetica aan. Hij wees als eerste op de evolutie van de vlindersoort *Biston betularia* ten gevolge van de industriële vervuiling in de buurt van Manchester. Oorspronkelijk waren de lichtgekleurde exemplaren in het voordeel, omdat die het minst opvielen, maar door de vervuiling kregen de donkere vlinders – variaties – na verloop van tijd de bovenhand. Dit voorbeeld van 'evolutie in actie' wordt tot op heden in vele biologische handboeken vermeld. Verder was ook het werk van de ecoloog David Lack (1954) belangrijk om de gedachte dat selectie op genen inwerkt aanvaardbaar te maken. Lack onderzocht in het bijzonder wat, vanuit genetisch perspectief, de optimale voortplantingswijze is voor organismen (in casu vogels). In de tweede helft van de twintigste eeuw werd de 'zelfzuchtige genen'-theorie verder uitgewerkt, in het bijzonder door de biologen Robert Trivers (1985), William D. Hamilton (verschillende teksten vanaf de jaren zestig, gebundeld in Hamilton, 1996 en Hamilton, 2001) en evolutiebioloog George Williams (1966, 1992); ze werd gepopulariseerd en in brede kring bekendgemaakt door Richard Dawkins (1976, 1982, 1989).
 22. Voor een overzicht van de hedendaagse discussies over het mechanisme van seksuele selectie zie Campbell (1972) en Spencer & Masters (1994). De uitwerking van het mechanisme vanuit het

zelfzuchtige genen-perspectief, bij sommige auteurs gekoppeld aan de speltheoretische benadering, vindt men onder meer in Trivers (1972), Dawkins (1976, 1989), Maynard Smith (1978, 1982, 1988a) en Sigmund (1993). Een algemene behandeling van de speltheorie in relatie tot de evolutietheorie biedt Colman (1995). W.D. Hamiltons klassieke artikelen over de problematiek van seks (waaronder seksuele selectie) vindt men in volume twee van zijn *Collected Papers* (2001). Het handicappincipe is geïntroduceerd door de zoöloog Amotz Zahavi; voor een uitvoerige bespreking zie Zahavi & Zahavi (1998). Een controversiële maar stimulerende illustratie van de mogelijkheden die de moderne opvattingen over seksuele selectie bieden om menselijke eigenschappen en menselijk gedrag te interpreteren vindt men in Miller (2000).

23. Voor Wallaces spiritualisme en Darwins reactie hierop, zie Kottler (1974), Turner (1974) en Milner (1996). De discussie tussen Wallace en Darwin over de oorsprong van het menselijk brein en van mentale eigenschappen wordt helder besproken door Gould (*Natural Selection and the Human Brain: Darwin versus Wallace*, in Gould, 1980).

Hoofdstuk 4. De evolutionaire ordening van de natuurlijke diversiteit en de plaats van de mens in de kosmos

1. Zie de diepgaande studies van Dick, S., 1982 en Crowe, M., 1986.
2. Zie onder meer Lewin, 1992 en Waldrop, 1994.
3. Zelfreproductie werd voor het eerst als het meest essentiële kenmerk van leven naar voren gebracht door de Hongaars-Amerikaanse wiskundige John von Neumann (1903-1957). Von Neumann ontwierp een theoretisch model van een automaat die zichzelf kan reproduceren. Cruciaal daarbij is dat de automaat niet alleen zichzelf kan kopiëren, maar ook de kopieerinstructies kan doorgeven, zoals het geval is bij levende wezens (zie Von Neumanns postuum gepubliceerde *Theory of Self-Reproducing Automata*, 1966). In het spoor van Von Neumanns werk ontstond decennia later het onderzoek naar zogenaamd 'kunstmatig leven' (*artificial life*). Momenteel bestaat hierover een uitgebreide literatuur; essentieel zijn de *proceedings* van het eerste *A-life* congres (Langton, C., 1989). Zeer leesbare introducties zijn Levy, S., 1992; Sigmund, K., 1993; Emmeche, C., 1994. Meer filosofisch georiënteerd is Boden, M., 1996. Een recent overzicht van mogelijke toepassingen is te vinden

in Bentley, P., 2001. Hoe *artificial life*, onder de vorm van genetische algoritmen, oplossingen kan vinden voor problemen op dezelfde wijze als waarop natuurlijke selectie te werk gaat vindt men in Holland, J., 1992.

4. Voor een kritische bespreking van deze en aanverwante redeneringen zie Van Bendegem, J.P., 1997.
5. Voor niet-technische uiteenzettingen zie onder meer Pagels (1988), Lewin (1992), Waldrop (1994), Gell-Mann (1994) en Coveney & Highfield (1995).
6. Zie onder meer Maynard Smith (1982), Dawkins (1989) en Coleman (1995).
7. Voor een uitvoerige bespreking van het rode-koningineffect zie Ridley, M., 1993.

Hoofdstuk 5. Naar een darwinistische wetenschap van de mens

1. Interessante literatuur in dit verband is Wilsons autobiografie, getiteld *Naturalist* (1994).
2. Ik baseer mij hierbij voornamelijk op Barkow, Cosmides & Tooby (1992), Pinker (1998) en Buss (1999). Een heldere Nederlandstalige introductie is Nelissen (2000).

Literatuur

- Alexander, R., *Darwinism and Human Affairs* (University of Washington Press, Seattle, 1979)
- Allan, M., *Darwin and his Flowers. The Key to Natural Selection* (Faber and Faber, London, 1977)
- Allen, G., *Life Sciences in the Twentieth Century* (Cambridge University Press, Cambridge, London, 1978)
- Appleman, P., ed., *Darwin. Texts, Backgrounds, Contemporary Opinion, Critical Essays* (W.W. Norton & Company, New York, London, 1979)
- Atkins, P., *Energie en Entropie* (Wetenschappelijke Bibliotheek, Natuur & Techniek, Maastricht, Brussel, 1988)
- Axelrod, R., *The Evolution of Co-operation* (Penguin Books, London, 1984)
- Babbage, C., *The Ninth Bridgewater Treatise* (John Murray, London, 1838, William Pickering, London, 1989 – vol. 9 in het verzameld werk van Babbage, ed. M. Campbell-Kelly)
- Barkow, J., Cosmides, L. & Tooby, J., eds., *The adapted mind. Evolutionary psychology and the generation of culture* (Oxford University Press, Oxford, 1992)
- Barlow, C., ed., *From Gaia to Selfish Genes. Selected Writings in the Life Sciences* (The MIT Press, Cambridge, Mass., 1991)
- Barlow, C., ed., *Evolution Extended. Biological Debates on the Meaning of Life* (The MIT Press, Cambridge, Mass., 1994)
- Barlow, G. & Silverberg, J., eds., *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture* (AAAS Selected Symposium, Westview, Boulder, Colorado, 1980)
- Barlow, N., *The Autobiography of Charles Darwin, 1809-1882, with original*

- omissions restored* (Collins, London, 1958; Nederlandse vertaling op basis van deze editie: *De autobiografie van Charles Darwin*, Nieuwezijds, Amsterdam, 2000)
- Barrow, J. & Tipler, F., *The Anthropic Cosmological Principle* (Oxford University Press, Oxford, 1986)
- Beatty, J., *Speaking of Species: Darwin's Strategy* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 265–281)
- Beer, G. de, *Charles Darwin. Evolution by Natural Selection* (Greenwood Press, Westport, Connecticut, 1964, 1976)
- Bendall, D., ed., *Evolution from Molecules to Man* (Cambridge University Press, Cambridge, 1983)
- Bendegem, J.P. van, *Tot in der Eindigheid. Over wetenschap, new age en religie* (Hadewijch, Antwerpen, 1997)
- Bentley, P., *Digital biology* (Headline, London, 2001)
- Bertola, F. & Curi, U., eds., *The Anthropic Principle* (Cambridge University Press, Cambridge, 1993)
- Birx, H., *Interpreting Evolution. Darwin & Teilhard De Chardin* (Prometheus Books, Buffalo, New York, 1991)
- Boden, M., ed., *The Philosophy of Artificial Life* (Oxford University Press, Oxford, 1996)
- Boorstin, D., *De Ontdekkers. De zoektocht van de mens naar zichzelf en zijn wereld* (Agon, Amsterdam, 1983, 1989)
- Boorstin, D., *The Creators* (Vintage Books, New York, 1993)
- Bowlby, J., *Charles Darwin. A New Life* (W.W. Norton & Company, New York, London, 1990)
- Bowler, P., *The Eclipse of Darwinism. Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900* (The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1983)
- Bowler, P., *The Non-Darwinian Revolution. Reinterpreting a Historical Myth* (The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1988)
- Bowler, P., *The Mendelian Revolution. The Emergence of Hereditarian Concepts in Modern Science and Society* (The Athlone Press, London, 1989a)
- Bowler, P., *Evolution. The History of an Idea* (University of California Press, Los Angeles, rev. ed., 1989b)
- Bowler, P., *The Fontana History of the Environmental Sciences* (Fontana Press, HarperCollins Publishers, 1992)
- Bowler, P., *Charles Darwin. The Man and his Influence* (Cambridge University Press, Cambridge, 1996, eerste editie 1990)
- Brandon, R. & Burian, R., *Genes, Organisms, Populations: Controversy over the Units of Selection* (MIT Press, Cambridge, Mass., 1984)

- Brandon, R., *Adaptation and Environment* (Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1990)
- Brown, D., *Human universals* (McGraw-Hill, New York, 1991)
- Brown, F., *The Evolution of Darwin's Theism* (in *Journal of the History of Biology*, vol. 19, nr. 1, 1986, pp. 1-45)
- Browne, J., *Charles Darwin. Voyaging* (Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1995)
- Buican, D., *La révolution de l'évolution* (Presses Universitaires de France, Paris, 1989)
- Burian, R., *Adaptation: Historical Perspectives* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 7-12).
- Burkhardt, R., *The Spirit of System: Lamarck and Evolutionary Biology* (Harvard University Press, Cambridge, 1977, 1995)
- Buss, D., *Evolutionary Psychology. The new science of the mind* (Allyn and Bacon, Needham Heights, Mass., 1999)
- Buss, D., Abbott, M., Angleitner, A., et al., *International preferences in selecting mates: a study of 37 cultures* (in *Journal of Cross-Cultural Psychology*, 21, pp. 5-47, 1990)
- Buss, D. & Buss, H., *The dangerous passion. Why jealousy is as necessary as love and sex* (Free Press, New York, 2000)
- Campbell, B., ed., *Sexual Selection and The Descent of Man* (Heinemann, London, 1972)
- Carter, G., *A Hundred Years of Evolution* (Sidgwick and Jackson, London, 1957)
- Chagnon, N. & Irons, W., eds., *Evolutionary biology and human social behavior: an anthropological perspective* (Duxbury Press, Pacific Grove, MA, 1979)
- Chagnon, N., Cronk, L. & Irons, W., eds., *Adaptation and Human Behavior: An Anthropological Perspective* (Aldine de Gruyter, Hawthorne, NY, 2000)
- Chambers, R., *Vestiges of the Natural History of Creation and Other Evolutionary Writings* (University of Chicago Press, Chicago and London, 1994, eerste editie *Vestiges*, 1844)
- Cohen, I.B., *Revolution in Science* (Harvard University Press, Cambridge, 1985)
- Cohen, I.B., *Three Notes on the Reception of Darwin's Ideas on Natural Selection: Henry Baker Tristram, Alfred Newton, Samuel Wilberforce* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 589-607)
- Coleman, W., *Biology in the Nineteenth Century. Problems of Form, Function, and Transformation* (Cambridge University Press, Cambridge, London, 1971, 1977)

- Colman, A., *Game Theory and its Applications* (Butterworth, Heinemann, Oxford, 1982, 1995)
- Colp, R., *To be an Invalid: the Illness of Charles Darwin* (The University of Chicago Press, Chicago, 1977)
- Colp, R., "Confessing a Murder". *Darwin's First Revelations about Transmutations* (in *Isis*, 77, 1986, pp. 9-32)
- Conner, F., *Cosmic Optimism. A Study of the Interpretation of Evolution by American Poets from Emerson to Robinson* (Octagon Books, New York, 1949, 1973)
- Cornell, J., *Newton of the Grassblade? Darwin and the Problem of Organic Teleology* (in *Isis*, 77, 1986, pp. 405-421)
- Cornell, J., *God's Magnificent Law: The Bad Influence of Theistic Metaphysics on Darwin's Estimation of Natural Selection* (in *Journal of the History of Biology*, vol. 20, nr. 3, 1987, pp. 381-412)
- Coveney, P. & Highfield, R., *Frontiers of Complexity. The Search for Order in a Chaotic World* (Faber and Faber, London, 1995)
- Cronin, H., *The Ant and the Peacock. Altruism and Sexual Selection from Darwin to Today* (Cambridge University Press, Cambridge, 1991, 1993)
- Cronin, H., *Sexual Selection: Historical Perspectives* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 286-293)
- Crook, P., *Darwinism, War and History* (Cambridge University Press, Cambridge, 1994)
- Crowe, M., *The Extraterrestrial Life Debate 1750-1900* (Cambridge University Press, Cambridge, 1986)
- Daly, M. & Wilson, M., *Sex, Evolution and Behavior* (Willard Grant, Boston, 1983, 2de editie)
- Daly, M. & Wilson, M., *Homicide* (Aldine, Hawthorne, New York, 1988)
- Darwin, C., *De autobiografie van Charles Darwin. De oorspronkelijke versie* (vertaald door Fieke Lakmaker, Uitgeverij Nieuwezijds, Amsterdam, 2000, zie ook Darwin F., 1892, 1958 en Barlow, N., 1958)
- Darwin, C., *On the Origin of Species (A Facsimile of the First Edition, Introduction E. Mayr, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1859, 1964); Over het ontstaan van soorten* (vertaald door Ludo Hellemans, Uitgeverij Nieuwezijds, Amsterdam, 2000)
- Darwin, C., *De afstamming van de mens, en selectie in relatie tot sekse* (vertaald door Ludo Hellemans, te verschijnen bij Uitgeverij Nieuwezijds, Amsterdam)

- Darwin, C., *Natural Selection* (ed. R. Stauffer, Cambridge University Press, Cambridge, 1975)
- Darwin, C., *The Collected Papers of Charles Darwin* (P. Barrett, ed., The University of Chicago Press, Chicago and London, 1977)
- Darwin, C., *Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844. Geology, Transmutation of Species, Metaphysical Enquiries* (Barrett, P., Gautrey, P., Herbert, S., Kohn, D. & Smith, S., eds., Cambridge University Press, British Museum, Natural History, 1987a)
- Darwin, C., *The Works of Charles Darwin* (P. Barrett & R. Freeman, eds., New York University Press, New York, 29 volumes, 1986-1989)
- Darwin, C., *The Correspondence of Charles Darwin, Volume 1: 1821-1836* (Burkhardt F. & Smith, S., eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1985)
- Darwin, C., *The Correspondence of Charles Darwin, Volume 2: 1837-1843* (Burkhardt, F. & Smith, S., eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1986)
- Darwin, C., *The Correspondence of Charles Darwin, Volume 3: 1844-1846* (Burkhardt, F. & Smith, S., eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1987b)
- Darwin, C., *The Correspondence of Charles Darwin, Volume 4: 1847-1850* (Burkhardt, F. & Smith, S., eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1988)
- Darwin, C., *The Correspondence of Charles Darwin, Volume 5: 1851-1855* (Burkhardt, F. & Smith, S., eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1989)
- Darwin, C., *The Correspondence of Charles Darwin, Volume 6: 1856-1857* (Burkhardt, F. & Smith, S., eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1990)
- Darwin, C., *The Correspondence of Charles Darwin, Volume 7: 1858-1859* (met supplement 1821-1857. Burkhardt, F. & Smith, S., eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1991)
- Darwin, C., *The Correspondence of Charles Darwin, Volume 8: 1860* (Burkhardt, F., Porter, D., Browne, J. & Richmond, M., eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1993)
- Darwin, C., *The Correspondence of Charles Darwin, Volume 9: 1861* (Burkhardt, F., Porter, D., Harvey, J. & Richmond, M., eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1994)
- Darwin, C., *Charles Darwin's Letters. A Selection* (edited by F. Burkhardt, Cambridge University Press, Cambridge, 1996)

- Darwin, C., *Het uitdrukken van emoties bij mens en dier* (met inleiding, nawoord en commentaar van Paul Ekman, vertaald door Fieke Lakmaker, Uitgeverij Nieuwezijds, 1999)
- Darwin, C. en A.R. Wallace, On the Tendency of Species to Form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Selection, *Journal of the Proceedings of the Linnean Society (Zoology)*, 3, 1859, pp. 45-62
- Darwin, F. ed., *The Life and Letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter* (3 volumes, John Murray, London, 1887)
- Darwin, F. ed., *The Autobiography of Charles Darwin and Selected Letters* (Dover Publications, New York, 1892, 1958)
- Darwin, Henrietta, *Emma Darwin: A Century of Family Letters* (privé-uitgave 1904, John Murray, London, 1915)
- Davies, P., *Are we alone?* (Penguin Books, London, 1995)
- Dawkins, R., *The Selfish Gene* (eerste editie, Oxford University Press, Oxford, 1976, nieuwe editie 1989)
- Dawkins, R., *Good strategy or evolutionarily stable strategy?* (in Barlow & Silverberg, 1980, pp. 331-367)
- Dawkins, R., *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection* (Freeman, Oxford, 1982)
- Dawkins, R., *Replicators and Vehicles* (in King's College Sociobiology Group, Current Problems in Sociobiology, Cambridge, 1982, pp. 45-64)
- Dawkins, R., *Universal Darwinism* (in Bendall, ed., 1983, pp. 403-425)
- Dawkins, R., *The Blind Watchmaker* (Longmans, London, 1986). Nederlandse vertaling: *De blinde horlogemaker* (Contact, Amsterdam, 1988).
- Dawkins, R., *The Evolution of Evolvability* (in Langton, ed., 1989, pp. 201-220)
- Dawkins, R., *Progress* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 263-272)
- Dawkins, R., *River Out of Eden. A Darwinian view of life* (Basic Books, HarperCollins, 1995). Nederlandse vertaling: *Onze onsterfelijke genen. Een darwinistische kijk op het leven* (Contact, Amsterdam, 1995)
- Dawkins, R., *Climbing Mount Improbable* (Viking, London, 1996)
- Dennett, D., *Evolution as an Algorithm – The Ultimate Insult?* (in Morowitz & Singer, eds., *The Mind, the Brain and Complex Adaptive Systems*, Perseus Press, Cambridge MA, 1995, pp. 221-223)
- Dennett, D., *Darwin's Dangerous Idea. Evolution and the Meanings of Life* (Simon and Schuster, New York, 1995). Nederlandse vertaling: *Darwins gevaarlijke idee* (Contact, Amsterdam, 1995)

- Depew, D. & Weber, B., *Darwinism Evolving. Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection* (A Bradford Book, The MIT Press, Cambridge, 1995)
- Desmond, A., *Robert E. Grant: The Social Predicament of a Pre-Darwinian Evolutionist* (in *Journal of the History of Biology*, vol. 17, 1984, pp. 189-223)
- Desmond, A. & Moore, J., *Darwin* (Michael Joseph, London, 1991)
- Desmond, A., *Huxley: The Devil's Disciple* (Michael Joseph, London, 1994)
- Desmond, A., *Huxley: from Devil's Disciple to Evolution's High Priest* (Addison-Wesley, Redwood City, 1997)
- Dewey, J., *Evolution and Ethics* (in Nitecki & Nitecki, 1993, pp. 95-110, oorspronkelijk in *The Monist*, 1898)
- Diamond, J., *The Rise and Fall of the Third Chimpanzee* (Vintage, London, 1992)
- Dick, S., *Plurality of Worlds: The Origins of the Extraterrestrial Life Debate from Democritus to Kant* (Cambridge University Press, Cambridge, 1982)
- Dick, S., *The Biological Universe. The twentieth-century extraterrestrial life debate and the limits of science* (Cambridge University Press, Cambridge, 1996)
- Donoghue, M., *Homology* (in Keller & Lloyd, eds., 1994, pp. 170-179)
- Dupré, J., ed., *The Latest on the Best. Essays on Evolution and Optimality* (The MIT Press, A Bradford Book, Cambridge, Mass., 1987),
- Dupree, A., *Asa Gray: American Botanist, Friend of Darwin* (The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1988)
- Durant, J., *Evolution, ideology and world view: Darwinian religion in the twentieth century* (in Moore, ed., 1989, pp. 355-373)
- Duve, C. de, *Vital Dust. The Origin and Evolution of Life on Earth* (Basic Books, London, 1995)
- Dyson, F., *Disturbing the Universe* (Harper & Row, New York, 1979)
- Dyson, F., *Infinite in all Directions* (Penguin Books, London, 1988)
- Eiseley, L., *Darwin's century: evolution and the men who discovered it* (Doubleday, New York, 1958)
- Eldredge, N., *Time Frames. The Evolution of Punctuated Equilibria* (Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1985)
- Eldredge, N., *Reinventing Darwin. The Great Evolutionary Debate* (Weidenfeld and Nicolson, London, 1995)
- Emmeche, C., *The Garden in the Machine. The Emerging Science of Artificial Life* (Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1994)

- Endler, J., *Natural Selection: Current Usages* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 220–224)
- Ereshefsky, M., ed., *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species* (A Bradford Book, The MIT Press, Cambridge, 1992)
- Evans, D., *The Science of Sentiment* (Oxford University Press, Oxford, 2001)
- Flew, A., *Darwinian Evolution* (Paladin, Granada Publishing, London, 1984)
- Fodor, J., *The Modularity of Mind* (A Bradford Book, MIT Press, Cambridge, 1983)
- Fodor, J., *The mind doesn't work that way: the scope and limits of computational psychology* (MIT Press, Cambridge, 2000)
- Freeman, R., *Charles Darwin. A Companion* (Dawson & Sons Ltd., Folkestone, Kent, 1978)
- Futuyma, D., *Science on Trial. The Case for Evolution* (Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, 1982, nieuwe editie 1995)
- Gardner, M., *The Annotated Alice* (Penguin Books, London, 1965)
- Gell-Mann, M., *The Quark and the Jaguar. Adventures in the simple and the complex* (Little, Brown and Company, 1994)
- Ghiselin, M., *The Triumph of the Darwinian Method* (University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 1969)
- Ghiselin, M., *Metaphysics and the Origin of Species* (State University Press of New York, Albany, NY, 1997)
- Gillispie, C., *Lamarck and Darwin in the History of Science* (in Glass, ed., 1968, pp. 265–291)
- Glacken, C., *Traces on the Rhodian Shore. Nature and culture in western thought from ancient times to the end of the eighteenth century* (University of California Press, Berkeley, 1967, 1990)
- Glass, B., ed., *Forerunners of Darwin* (Baltimore, 1959, Johns Hopkins Paperbacks edition, 1968)
- Glick, T., ed., *The Comparative Reception of Darwinism* (University of Texas Press, Austin and London, 1972)
- Gould, S.J., *Ontogeny and Phylogeny* (The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1977a)
- Gould, S.J., *Ever Since Darwin* (Norton, New York, 1977b)
- Gould, S.J., *The Panda's Thumb: more reflections in natural history* (Norton, New York, 1980)
- Gould, S.J., *Natural selection and the human brain: Darwin versus Wallace* (in Gould, 1980, pp. 47–58)

- Gould, S.J., *Time's Arrow, Time's Cycle. Myth and Metaphor in the Discovery of Geological Time* (Harvard University Press, 1987, Penguin Books, London, 1990).
- Gould, S.J., *Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History* (Penguin Books, London, 1991, eerste uitgave 1989)
- Gould, S.J., *Eight Little Piggies. Reflections in natural history.* (Penguin Books, London, 1993).
- Gould, S.J., *Dinosaur in a Haystack. Reflections in Natural History* (Jonathan Cape, London, 1996)
- Gould, S.J., *Ordering Nature By Budding and Full-Breasted Sexuality* (in Gould, 1996, pp. 427-441)
- Gould, S.J. & Lewontin, R., *The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme* (in *Proceedings of the Royal Society*, vol. B205, pp. 581-598, 1979, opgenomen in Sober, E., ed., pp. 73-90, 1994a)
- Gould, S.J. & E. Vrba, *Exaptation: A Missing Term in the Science of Form* (in *Paleobiology*, 1981, vol. 8, pp. 4-15)
- Gray, A. *Natural Selection not Inconsistent with Natural Theology*, opgenomen in Asa Gray, *Darwiniana*, 1963, pp. 72-145
- Gray, A., *Darwiniana. Essays and Reviews Pertaining to Darwinism* (A. Dupree, ed., The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1963)
- Greene, J., *The Death of Adam. Evolution and its Impact on Western Thought* (The Iowa State University Press, Iowa, 1959)
- Greene, J., *Debating Darwin* (Regina Books, Claremont, California, 1999)
- Gruber, H. & Barrett, P., *Darwin on Man. A Psychological Study of Scientific Creativity together with Darwin's Early and Unpublished Notebooks* (Wilwood House, London, 1974)
- Gruber, H., *Going the Limit: Toward the Construction of Darwin's Theory, 1832-1839* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 9-34)
- Haeckel, E., *The Evolution of Man* (Appleton, New York, 1896)
- Hamilton, W., *Narrow Roads of Gene Land, vol. 1: Evolution of Social Behaviour* (W.H. Freeman, Spektrum, Oxford, 1996)
- Hamilton, W., *Narrow Roads of Gene Land, vol 2: Evolution of Sex* (Oxford University Press, Oxford, 2001)
- Hamrun, C., ed., *Darwin's Legacy* (Harper & Row, San Francisco, 1983)
- Hansen, E., *Orchid Fever* (Methuen, London, 2000)

- Harrison, J., *Erasmus Darwin's View of Evolution* (in *Journal of the History of Ideas*, vol. 32, 1972, pp. 247-264)
- Hazlewood, N., *Savage: the Life and Times of Jemmy Button* (Sceptre, London, 2001)
- Henig, R., *The Monk in the Garden. The lost and found genius of Gregor Mendel, the father of genetics* (Houghton Mifflin Company, Boston, 2000)
- Herbert, S., *Darwin, Malthus and Selection* (in *Journal of the History of Biology*, vol. 4, nr. 1, 1971, pp. 209-217)
- Herbert, S., *Darwin the Young Geologist* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 483-510)
- Hodge, M., *The development of Darwin's general biological theorizing* (in Bendall, ed., 1983, pp. 43-62)
- Hodge, M., *Darwin as a Lifelong Generation Theorist* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 207-243)
- Hodge, M., *Darwin's Theory and Darwin's Argument* (in Ruse, 1989b, pp. 163-182)
- Hodge, M., *Natural Selection: Historical Perspectives* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 212-219)
- Hodge, M. & Kohn, D., *The Immediate Origins of Natural Selection* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 185-206)
- Hofstadter, R., *Social Darwinism in American Thought* (Beacon Press, Boston, 1959)
- Holland, J., *Adaptation in Natural and Artificial Systems* (The MIT Press, Cambridge, Mass., 1992)
- Hull, D., *Darwin and His Critics: The Reception of Darwin's Theory of Evolution by the Scientific Community* (Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1973)
- Hull, D., *Darwinism as a Historical Entity: A Historiographic Proposal* (in: Kohn, D., ed., 1985, pp. 773-812)
- Hull, D., *The Metaphysics of Evolution* (State University Press of New York, Albany, 1989)
- Hulspas, M. & Nienhuys J.W., *Tussen Waarheid & Waanzin* (Scheffers, Utrecht, 1997)
- Humboldt, A. von, *Alexanders Von Humboldts Amerikaanse Ontdekkingsreis 1799-1804* (gereconstrueerd door H. Beck, Hollandia BV, Baarn, 1990, eerste, Duitse uitgave 1985)
- Humboldt, A. von, *Kosmos* (Johns Hopkins, Baltimore, 1996)
- Huxley, T., *Man's Place in Nature and Other Essays* (London, J.M. Dent & Sons, 1906)

- Huxley, T., *Evolution and Ethics* (uitgegeven door J. Paradis en G. Williams, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1989, eerste uitgave 1893)
- Irvine, W., *Apes, angels and victorians: the story of Darwin, Huxley, and evolution* (McGraw-Hill, London, 1955)
- Jacob, F., *The Logic of Life. A History of Heredity and The Possible and the Actual* (Penguin Books, 1989, London, eerste edities in 1970 en 1982)
- James, W., *The Principles of Psychology* (Great Books, nr. 53, Encyclopaedia Britannica, 1994, eerste editie 1890)
- Kauffman, S., *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution* (Oxford University Press, New York, 1993)
- Kauffman, S., *At Home in the Universe. The Search for Laws of Self-Organization and Complexity* (Viking, London, 1995) Nederlandse vertaling: *Eieren, straalmotoren en paddestoelen. Zelforganisatie als verborgen sleutel tot evolutie* (Contact, Amsterdam, 1996)
- Keller, E. & Lloyd, E., eds., *Keywords in Evolutionary Biology* (Harvard University Press, Cambridge, Mass., London, 1992, 1994)
- Keynes, R., *Annie's Box. Charles Darwin, his Daughter and Human Evolution* (Fourth Estate, London, 2001)
- Kipling, R., *Just so Stories* (World's Classics paperback, Oxford, 1995, eerste uitgave 1902)
- Kitcher, P., *Abusing Science: The Case against Creationism* (The MIT Press, Cambridge, 1982)
- Kohn, D., ed., *The Darwinian Heritage* (Princeton University Press, Princeton, 1985)
- Kohn, D., *Darwin's Principle of Divergence as Internal Dialogue* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 245-257)
- Kottler, M., *Alfred Russel Wallace, the origin of man, and spiritualism* (in *Isis*, 65, 1974, pp. 145-192)
- Kottler, M., *Charles Darwin and Alfred Russel Wallace: Two Decades of Debate over Natural Selection* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 367-431)
- Kropotkin, P., *Mutual Aid: A Factor in Evolution* (Heinemann, London, 1902)
- Lack, D., *The Natural Regulation of Animal Numbers* (Oxford, Clarendon Press, 1954)
- Lakoff, G. & Johnson, M., *Philosophy in the Flesh* (Basic Books, London, 1999)

- Lamarck, J.B., *Zoological Philosophy* (vertaling van *Philosophie zoologique*, 1809, The University of Chicago Press, Chicago and London, 1984)
- Lametrie, J.O. de, *De mens een machine* (vertaling van *L'homme machine*, 1748, Boom, Meppel en Amsterdam, 1978)
- Langton, C., ed., *Artificial Life* (Addison-Wesley, Redwood City, 1989)
- Larson, E., *Evolution's Workshop. God and Science on the Galapagos Islands* (Basic Books, London, 2001)
- Leakey, R. & Slikkerveer, J., *Man-Ape, Ape-Man. The Quest for Human's Place in Nature and Dubois' 'Missing Link'* (Ambo, Baarn/Westland, Schoten, 1993)
- Leibniz, G.W., *Essais de Théodicée* (GF-Flammarion, Paris, 1969, 1710)
- Lennox, J., *Teleology* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 324-333)
- Levy, S., *Artificial Life. The quest for a new creation* (Penguin Books, London, 1992)
- Lewin, R., *Complexity: Life on the Edge of Chaos* (MacMillan, New York, 1992)
- Lewontin, R., *Adaptation* (in *Scientific American*, 239, 1978, pp. 212-230)
- Lewontin, R., *The Shape of Optimality* (in Dupré, J., ed., 1987, pp. 151-159)
- Lovejoy, A., *The Great Chain of Being. A Study of the History of an Idea* (Harvard University Press, Cambridge, 1936, 1974)
- Lovelock, J., *Gaia. A New Look at Life on Earth* (Oxford University Press, Oxford, 1979)
- Lovelock, J., *The Ages of Gaia. A Biography of Our Living Earth* (W.W. Norton & Company, New York, London, 1988)
- Lurie, E., *Louis Agassiz. A life in science* (The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1988)
- Lyell, C., *Principles of Geology*, 3 vols. (The University of Chicago Press, Chicago, 1990, 1991, 1991, eerste edities John Murray, London, 1830, 1832, 1833)
- Malthus, T., *An Essay on the Principle of Population* (Appleman, P., ed., W.W. Norton & Company, New York, London, 1798, 1976)
- Maynard Smith, J., *The Theory of Evolution* (Cambridge University Press, Canto editie 1993, eerste editie 1958)
- Maynard Smith, J., *The Evolution of Sex* (Cambridge University Press, Cambridge, 1978)
- Maynard Smith, J., *Evolution and the Theory of Games* (Cambridge University Press, Cambridge, 1982)
- Maynard Smith, J., *How to Model Evolution* (in Dupré, 1987, pp. 119-131)

- Maynard Smith, J., *Did Darwin get it right? Essays on Games, sex and evolution* (Penguin Books, London, 1988a)
- Maynard Smith, J., *Evolutionary Progress and Levels of Selection* (in Nitecki, ed., 1988, pp. 219-230)
- Maynard Smith, J., *A Darwinian View of Symbiosis* (in Margulis & Fester, eds., *Symbiosis as a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis*, The MIT Press, Mass., 1991, pp. 26-39)
- Maynard Smith, J., *Optimization Theory in Evolution* (in Sober, ed., 1994, pp. 91-118)
- Maynard Smith, J., *Genes, Memes, & Minds* (review van Dennett, 1995, in *The New York Review of Books*, 30 november 1995, pp. 46-48)
- Maynard Smith, J. & Szathmáry, E., *The Major Transitions in Evolution* (W.H. Freeman, Spektrum, Oxford, 1995)
- Mayr, E., *Systematics and the Origin of Species* (Columbia University Press, New York, 1942)
- Mayr, E., *Introduction* (in Darwin, C., 1964, pp. vii-xxvii)
- Mayr, E., *Populations, Species and Evolution* (Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1970)
- Mayr, E., *Sympatric Speciation* (in Mayr, 1976, pp. 144-175)
- Mayr, E., *Evolution and the Diversity of Life. Selected Essays* (The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1976)
- Mayr, E. & Provine, W., eds., *The Evolutionary Synthesis* (Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1980)
- Mayr, E., *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance* (The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1982)
- Mayr, E., *Darwin, intellectual revolutionary* (in Bendall, ed., 1983, pp. 23-41)
- Mayr, E., *Darwin's Five Theories of Evolution* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 755-772)
- Mayr, E., *Toward a New Philosophy of Biology. Observations of an Evolutionist* (Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1988)
- Mayr, E., *The Probability of Extraterrestrial Intelligent Life* (in Mayr, 1988, pp. 67-74)
- Mayr, E., *The Myth of the Non-Darwinian Revolution* (review van Bower, 1988, in *Biology and Philosophy*, 5, 1990, pp. 85-92)
- Mayr, E., *One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought* (Harvard University Press, Cambridge, 1991, Penguin Books, London, 1993)
- Mayr, E., *Typological versus Population Thinking* (in Sober, ed., 1994, pp. 157-160)

- McShea, D., *Complexity and Evolution: What Everybody Knows* (in *Biology and Philosophy*, vol. 6, pp. 303-324, 1991)
- Medawar, P. & Medawar, J., *Aristotle to Zoos. A Philosophical Dictionary of Biology* (Weidenfeld and Nicolson, London, 1984)
- Miller, G., *The Mating Mind. How sexual choice shaped the evolution of human nature* (Doubleday, New York, 2000) Vertaald als *De Parende Geest. Seksuele selectie en de evolutie van het bewustzijn* (Contact, Amsterdam, 2001)
- Milner, R., *Charles Darwin and Associates, Ghostbusters* (in *Scientific American*, oktober 1996, pp. 72-77)
- Monod, J., *Le hasard et la nécessité. Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne* (Éditions du Seuil, Paris, 1970)
- Moore, J.A., *Science as a way of knowing. The Foundations of Modern Biology* (Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1993)
- Moore, J.R., *The Post-Darwinian Controversies* (Cambridge University Press, Cambridge, 1979)
- Moore, J.R., ed., *History, Humanity and evolution: essays for John C. Greene* (Cambridge University Press, Cambridge, 1989)
- Moore, J.R., *Of love and death: Why Darwin 'gave up Christianity'* (in Moore, ed., 1989, pp. 195-229)
- Moore, J.R., *The Darwin Legend* (Hodder & Stoughton, London, 1994)
- Musgrave, T., Gardner, C., & Musgrave, W., *The Plant Hunters*, Ward Lock, London, 1998
- Nelissen, M., *De bril van Darwin* (Lannoo, Tielt, 2000)
- Nesse, R. & Williams, G., *Evolution and Healing. The New Science of Darwinian Medicine* (Weidenfeld and Nicolson, London, 1995)
- Neumann, J. von, *Theory of Self-Reproducing Automata* (red. A. Burks, University of Illinois Press, 1966)
- Newton, I., *Mathematical Principles of Natural Philosophy* (vertaling van *Philosophiae Naturalis Principia Mathematica*, 1687, University of California Press, Berkeley, 1934, tweede editie 1962, 2 vols.)
- Nitecki, M., *Discerning the Criteria for Concepts of Progress* (in Nitecki, ed., 1988, pp. 3-24)
- Nitecki, M., ed., *Evolutionary Progress* (The University of Chicago Press, Chicago and London, 1988)
- Nitecki, M., *Problematic Worldviews of Evolutionary Ethics* (in Nitecki & Nitecki, 1993, pp. 3-26)
- Nitecki, M. & Nitecki, D., eds., *Evolutionary Ethics* (State University of New York Press, New York, 1993)

- Nyhart, L., *Biology Takes Form. Animal Biology and the German Universities, 1800-1900* (The University of Chicago Press, Chicago, 1995)
- Olby, R., Cantor, G., Christie, J. & Hodge, M., eds., *Companion to the History of Modern Science* (Routledge, London and New York, 1990)
- Oldroyd, D., *Charles Darwin's Theory of Evolution: A Review of our Present Understanding* (in *Biology and Philosophy*, 1, 1986, pp. 133-168)
- Orel, V., *Gregor Mendel. The First Geneticist* (Oxford University Press, Oxford, 1996)
- Orlean, S., *The Orchid Thief* (Random House, New York, 1998)
- Ospovat, D., *God and Natural Selection: The Darwinian Idea of Design* (in *Journal of the History of Biology*, vol. 13, nr. 2, 1980, pp. 169-194)
- Ospovat, D., *The Development of Darwin's Theory: Natural History, Natural Theology and Natural Selection, 1838-1859* (Cambridge University Press, Cambridge, 1981)
- Owen, Richard, *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Vertebrate Animals, Delivered at the Royal College of Surgeons of England, in 1844 and 1846* (Longman, Brown, Green & Longmans, London, 1846)
- Owen, Richard, *Report on the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*. in *Rpt. Brit. Assn.*, 1846, pp. 169-340. (John Van Voorst, London, 1848)
- Pagels, H., *The Dreams of Reason: The Computer and the Rise of the Sciences of Complexity* (Simon and Schuster, New York, 1988)
- Panchen, A., *Classification, Evolution and the Nature of Biology* (Cambridge University Press, Cambridge, 1992)
- Paradis, J., *Evolution and Ethics in its Victorian Context* (in Huxley, T., 1989, pp. 3-55)
- Pichot, A., *Histoire de la notion de vie* (Éditions Gallimard, Paris, 1993)
- Pinker, S., *The Language Instinct. The New Science of Language and Mind* (Allen Lane, The Penguin Press, London, 1994) Nederlandse vertaling: *Het Taalinstinct* (Contact, Amsterdam, 1995)
- Pinker, S., *How the Mind Works* (W.W. Norton & Co., New York, 1997) Nederlandse vertaling: *Hoe de menselijke geest werkt* (Contact, Amsterdam, 1998)
- Polkinghorne, J., *Science and Creation. The search for understanding* (SPCK, London, 1989)
- Polkinghorne, J., *Serious Talk. Science and Religion in Dialogue* (SCM Press Ltd, London, 1996)

- Porter, R., *Erasmus Darwin: Doctor of Evolution?* (in Moore, ed., 1989, pp. 39–69)
- Provine, W., *Adaptation and Mechanisms of Evolution after Darwin: A Study in Persistent Controversies* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 825–866)
- Raby, P., *Alfred Russel Wallace: A Life* (Princeton University Press, Princeton, 2001)
- Rachels, J., *Created from Animals: The Moral Implications of Darwinism* (Oxford University Press, Oxford, 1991)
- Rehbock, P., *The Philosophical Naturalists. Themes in Early Nineteenth-Century British Biology* (The University of Wisconsin Press, Madison, 1983)
- Richards, R., *Darwin and the Emergence of Evolutionary Theories of Mind and Behavior* (The University of Chicago Press, Chicago and London, 1987)
- Richards, R., *The Meaning of Evolution. The morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's theory* (The University of Chicago Press, Chicago and London, 1992)
- Richards, R., *Evolution* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 95–105)
- Ridley, Mark, *The Problems of Evolution* (Oxford University Press, Oxford, 1985)
- Ridley, Matt, *The Red Queen: Sex and the Evolution of Human Nature* (MacMillan, New York, 1993)
- Rose, S. & Rose, H., eds., *Alas, poor Darwin: arguments against evolutionary psychology* (Jonathan Cape, New York, 2000)
- Rudwick, M., *The Meaning of Fossils: Episodes in the History of Paleontology* (Science History Publications, New York, 1972)
- Rudwick, M., *Introduction* (in Lyell, vol. 1, 1990, pp. vii–lviii)
- Rupke, N., *Richard Owen: Victorian Naturalist* (Yale University Press, New Haven, London, 1994)
- Ruse, M., *The Darwinian Revolution. Science Red in Tooth and Claw* (University of Chicago Press, Chicago, 1979)
- Ruse, M., *Darwinism Defended. A Guide to the Evolution Controversies* (Addison-Wesley Publishing Company, London, 1982)
- Ruse, M., ed., *Nature Animated* (D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, 1983)
- Ruse, M., *Taking Darwin Seriously. A Naturalistic Approach to Philosophy* (Basil Blackwell, Oxford, 1986)
- Ruse, M., *Philosophy of Biology Today* (State University of New York Press, Albany, NY, 1988a)
- Ruse, M., *Molecules to Men: Evolutionary Biology and Thoughts of Progress* (in Nitecki, 1988, pp. 97–126)

- Ruse, M., *The Darwinian Paradigm. Essays on its history, philosophy and religious implications* (Routledge, London and New York, 1989a)
- Ruse, M., *Darwin's Debt to Philosophy* (in Ruse, 1989a, pp. 9-33)
- Ruse, M., ed., *What the Philosophy of Biology is* (Kluwer, Dordrecht, 1989b)
- Ruse, M., *Darwinism* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 74-80)
- Ruse, M., *Evolutionary Naturalism* (Routledge, London, New York, 1995)
- Ruse, M., *Monad to Man. The concept of progress in evolutionary biology* (Harvard University Press, Cambridge, 1996)
- Ruse, M., *The Evolution Wars. A guide to the debates* (ABC-Clio, Santa Barbara, 2000)
- Russell, E., *Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology* (eerste editie 1916, tweede editie, met introductie van G. Lauder, The University of Chicago Press, Chicago and London, 1982)
- Russett, C., *Darwin in America. The Intellectual Response, 1865-1912* (W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1976)
- Savage-Rumbaugh S. & Lewin, R., *Kanzi. The ape at the brink of the human mind* (John Wiley & Sons, Inc., New York, 1994)
- Schwartz, J., *Darwin, Wallace, and Huxley, and Vestiges of the Natural History of Creation* (in *Journal of the History of Biology*, vol. 23, pp. 127-153, 1990)
- Schweber, S., *The Wider British Context in Darwin's Theorizing* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 35-69)
- Secord, J., *Nature's fancy: Charles Darwin and the breeding of pigeons* (in *Isis*, 72, 1981, pp. 163-186)
- Secord, J., *Darwin and the Breeders: A Social History* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 519-542)
- Secord, J., *Behind the veil: Robert Chambers and Vestiges* (in Moore, ed., 1989, pp. 165-194)
- Secord, J., *Introduction* (in Chambers, 1994, pp. ix-xlviii)
- Secord, J., *Victorian Sensation: The Extraordinary Publication, Reception, and Secret authorship of Vestiges of the Natural History of Creation* (University of Chicago Press, Chicago, 2001)
- Segerstrale, U., *Defenders of the truth: the battle for science in the sociobiology debate and beyond* (Oxford University Press, Oxford, 2000)
- Sigmund, K., *Games of Life. Explorations in Ecology, Evolution and Behaviour* (Oxford University Press, Oxford, 1993)
- Sloan, P., *Darwin's Invertebrate Program, 1826-1836: Preconditions for Transformism* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 71-120)

- Smit, P., *History of the Life Sciences. An annotated bibliography* (Asher & Co., Amsterdam, 1974)
- Sober, E., *The Nature of Selection. Evolutionary Theory in Philosophical Focus* (A Bradford Book, The MIT Press, Cambridge, Mass., 1984)
- Sober, E., *Darwin on Natural Selection: A Philosophical Perspective* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 867-899)
- Sober, E., *Reconstructing the Past. Parsimony, Evolution and Inference* (The MIT Press, A Bradford Book, Cambridge, Mass., 1988)
- Sober, E., *Darwin's nature* (in Torrance, J., ed., 1992, pp. 94-116)
- Sober, E., *Philosophy of Biology* (Oxford University Press, Oxford, 1993)
- Sober, E., ed., *Conceptual Issues in Evolutionary Biology* (tweede editie, The MIT Press, A Bradford Book, Cambridge, Mass., 1994a)
- Sober, E., *Evolution, Population Thinking, and Essentialism* (in Sober, 1994a, pp. 161-189)
- Sober, E. & Wilson, D., *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior* (Harvard University Press, Cambridge, 1998)
- Sober, E., *From a Biological Point of View. Essays in Evolutionary Biology* (Cambridge University Press, Cambridge, 1994)
- Spencer, H. & Masters, J., *Sexual Selection: Contemporary Debates* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 294-301)
- Steele, J. et al., *Lamarck's Signature : How Retrogenes Are Changing Darwin's Natural Selection Paradigm* (Perseus Press, Cambridge MA, 1999)
- Stevens, P., *Species: Historical Perspectives* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 302-311)
- Sulloway, F., *Darwin and his Finches: The Evolution of a Legend* (in *Journal of the History of Biology*, 15, 1982a, pp. 1-54)
- Sulloway, F., *Darwin's Conversion: The Beagle Voyage and its Aftermath* (in *Journal of the History of Biology*, 15, 1982b, pp. 325-396)
- Sulloway, F., *Darwin's Early Intellectual Development: An Overview of the Beagle Voyage, 1831-1836* (in Kohn, D., ed., 1985, pp. 121-145)
- Symons, D., *The evolution of human sexuality* (Oxford University Press, Oxford, 1979)
- Theunissen, B. & Visser, R., *De Wetten van het Leven. Historische grondslagen van de biologie 1750-1950* (Ambo, Baarn, 1996)
- Thomson, K., *HMS Beagle. The Story of Darwin's Ship* (W.W. Norton & Company, New York and London, 1995)
- Tipler, F., *De fysica van de onsterfelijkheid. Moderne kosmologie, God en de wederopstanding* (Anthos, Baarn, 1996)

- Tooby, J. & Cosmides, L., *The Psychological Foundations of Culture* (in Barkow, Cosmides & Tooby, 1992, pp. 19-136)
- Torrance, J., ed., *The Concept of Nature* (Clarendon Press, Oxford, 1992)
- Tort, P., *La raison classificatoire* (Editions Aubier, Paris, 1989)
- Tort, P., red., *Dictionnaire du Darwinisme et de L'Évolution* (3 vols., PUF, Paris, 1996)
- Toulmin, S., *The Return of Cosmology. Postmodern Science and the Theology of Nature* (University of California Press, Berkeley, 1982)
- Trivers, R., *Parental investment and sexual selection* (in Campbell, B., ed., 1972, pp. 136-179)
- Trivers, R., *Social Evolution* (Benjamin Cummings, Menlo Park, 1985)
- Turner, F., *Between Science and Religion: The reaction to scientific naturalism in late Victorian England* (Yale University Press, New Haven, 1974)
- Vanderpool, H., ed., *Darwin and Darwinism. Revolutionary Insights Concerning Man, Nature, Religion and Society* (D.C. Heath and Company, Mass., London, 1973)
- Voltaire, *Candide ou l'optimisme* (Le Livre de Poche, Paris, 1991, 1759)
- Waal, F. de, *Van Nature Goed. Over de oorsprong van goed en kwaad in mensen en andere dieren* (Contact, Amsterdam/Antwerpen, 1996)
- Waldrop, M., *Complexity. The Emerging Science at the Edge of Order and Chaos* (Penguin Books, London, 1994)
- Wallace, A., *Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection* (MacMillan, London, 1889)
- Weiner, J., *De snavel van de vink* (Contact, Amsterdam, 1994, oorspronkelijke titel *The Beak of the Finch. A Story of Evolution in our Time*, Vintage Books, London, 1994)
- West-Eberhard, M., *Adaptation: Current Usages* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 13-18)
- White, A.D., *A History of the Warfare of Science with Theology in Christendom* (Dover Publications, Inc., New York, 2 vols., 1896, 1960)
- White, G., *The Natural History of Selborne* (Penguin Books, London, 1788, 1987)
- Williams, G., *Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought* (Princeton University Press, Princeton, 1966)
- Williams, G., *A Sociobiological Expansion of 'Evolution and Ethics'* (in Huxley, T., 1989, pp. 179-214)

- Williams, G., *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges* (Oxford University Press, Oxford, 1992)
- Williams, G., *Mother Nature is a Wicked Old Witch* (in Nitecki & Nitecki, eds., 1993, pp. 217-231)
- Wilson, D.S., *Group Selection* (in Keller & Lloyd, 1994, pp. 145-148)
- Wilson, E.O., *Sociobiology: The New Synthesis* (Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1975)
- Wilson, E.O., *On human nature* (Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1978)
- Wilson, E.O., *Naturalist* (Island Press, Shearwater Books, Washington, 1994)
- Winch, D., *Malthus* (Oxford University Press, Oxford, New York, 1987)
- Worster, D., *Nature's Economy. A History of Ecological Ideas* (Cambridge University Press, Cambridge, second edition, 1994)
- Wynne-Edwards, V.C., *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior* (Oliver and Boyd, Edinburgh, 1962)
- Wynne-Edwards, V.C., *Evolution through Group Selection* (Blackwell Scientific Publications, Oxford and London, 1986)
- Young, R., *Darwin's Metaphor. Nature's Place in Victorian Culture* (Cambridge University Press, Cambridge, 1985)
- Zahavi, A. & Zahavi, A., *The Handicap Principle* (Oxford University Press, Oxford, 1998)

Register

- Adaptatie 177
 asymmetrisch 177
Adaptaties 21, 58, 62
 volgens evolutionaire psychologie 187
Adaptationisme 143, 144, 146, 151, 153
Adaptationistisch programma 117, 144, 194
Adaptieve waarde 103, 117
Adaptiviteit
 bij sluipwespen 175
Affiniteit
 ware 157, 158
Afstamming
 met modificatie 157
Agassiz, Louis 64, 77, 155
 (kadertekst) 78
Altruïsme 145, 178, 192, 194
Analogie 72, 74, 158
Anatomie, comparatieve 70
 darwinistische revolutie in de 69, 70, 73
Antropisch principe 166
Arcadische ecologie 23
Archaeopteryx 129, 170
Archetypen 69, 70
 platonische 73
Aristoteles
 en principe van continuïteit 16
Armenwetten 45, 50, 51
Babbage, Charles 39
 The Ninth Bridgewater Treatise 38
Barlow, Nora 15
Barnacles (cirripedia of rankpotigen) 64
Barrett, Paul 85
Beer, Gavin de 17
Bell, Charles 38
Bell, Thomas 37
Benedict, Ruth 188
Bergson, Henri 163, 164
Bernard, Claude 13
Bewustzijn
 en evolutie 169
Boer, Karl Ernst von 202
Bonpland, Aimé 22
Bowler, Peter 37, 39-41, 56, 68, 98, 102, 104, 107, 115, 134
Bridgewater Treatises 38
Brits imperialisme 33
Brown, Frank 24, 85, 92
Browne, Janet 11, 21, 22, 24, 28, 62, 64, 76, 77, 79, 89, 90, 98, 99, 105
Buffon, Georges-Louis Leclerc de 18
Buitenaards intelligent leven 159, 167
Buitenaards leven 160
Buitenaardse intelligentie 164
 SETI 168
Bulwer-Lytton, Edward 67
Burke, Edmund 45

- Burnet, Thomas 171
 Buss, David 191, 192

 Cambridge 20
 Camouflage 146
 Camus, Albert 90
 Candolle, Alphonse de 83
 Carrol, Lewis 176
 Carter, G. 26
 Catastrofisme 18, 27
 Chain of being-denken 35
 Chambers, Robert 42, 62, 79, 81, 88, 106, 119
 Vestiges of the Natural History of Creation 42, 62, 63, 81, 106
 Chaos
 en orde 159
 Christendom
 afscheid van 82
 Cirripedia 64
 Classificatie 79, 110, 119, 135
 boomstructuur 155, 156
 en evolutionaire divergentie 156
 en gemeenschappelijke afkomst 158
 en gemeenschappelijkheid van afstamming 157
 en kenmerken van embryo's 157
 Clausius, Rudolf 161
 Comparatieve anatomie 74
 Complexiteit 169, 170
 Complexiteitswetenschappen 131, 162
 Comte, Auguste 84, 85
 Concurrentie
 in de natuur 41, 54
 tussen mannetjes 138, 148
 tussen organismen 53
 tussen soorten 53
 Condorcet 45, 46, 51
 Contingentie
 in evolutie 164, 166, 168
 Continuïteit
 principe van 16
 Correns, Carl 101
 Cosmides, Leda 187, 192
 Creationisme 11, 165
 Cronin, Helena 136, 139, 147

 Cultuur- en gedragswetenschappen
 darwinistisch 184
 Cuming, Hugh 66
 Cuvier, George 72, 78

 Daly, Martin 185, 192
 Darwin, Annie
 dood van 88
 Darwin, Charles 15, 98
 A Monograph of the Subclass Cirripedia 79
 Afscheid van het christendom 77, 82, 87, 89, 92, 93
 agnost 92
 als beoogd geestelijke 36
 als ervaren naturalist 26
 als geoloog 30
 als Newton van de biologie 26
 als theïst 92
 als wetenschapper 61
 anti-darwinistische opvattingen 42
 Conflict met Kapitein FitzRoy 31
 correspondentennetwerk 38, 43
 cruciale stap naar evolutie 53
 denken over evolutie 180, 181
 De afstamming van de mens, en selectie in relatie tot sekse 34, 59, 92, 118, 133, 152, 172, 174
 Diary of the Voyage of H.M.S. Beagle 33, 91
 Edinburgh 11
 en Brits imperialisme 28, 33
 en cultuur- en gedragswetenschappen 182
 en experimenten 96, 97
 en Mendel 101
 en natuurdenken 25
 en wetenschapsfilosofie 25
 en wetten van Mendel 100
 Essay of 1844 57, 62, 63, 67, 74, 80, 164, 201
 Essay on Theology and Natural Selection 75, 85
 esthetisch argument 138
 evolutionaire hypothese 30
 evolutionist in wording 29
 geloof in God 57

- Geological Society of London 37
Geology of the Beagle 17, 37
 geweten bij de mens 173
 gezondheid 40
 gezondheidstoestand 24, 63, 77
 huwelijk met Emma Wedgwood 39
 in Londen 36
Insectivorous Plants 63
 intellectuele ontwikkeling 21
 interesse voor geologie 17
 inzicht in evolutie en natuurlijke selectie 40, 41
 inzicht in variatie 98
 jeugd 11
Journal of Researches 19, 29
 materialisme 57
 mensbeeld 172
 metafysische opvattingen 42
 misverstanden over 193
 moord, het bekennen van 24
 morele zin bij de mens 173
 natuurbeeld 171, 172
 natuurlijke selectie: niveau individu 145
 natuurvisie 61
 newtoniseren 54
 notitieboekjes 40, 41
On the Origin of Species by Means of Natural Selection 107
On the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Selection 106, 215
On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilized by Insects 99
 opleiding tot geestelijke 20
 over 'alwetende schepper' 86
 over 'onsterfelijke ziel' 91
 over 'ontworpen wetten' 61
 over christelijk geloof 89
 over creationisme 110
 over geografische spreiding 95
 over God 61
 over kunstmatige selectie 109
 over leed in de natuur 87
 over Malthus 112
 over natuurlijk behoud 98
 over natuurlijke selectie 115
 over ontstaan van het leven 93, 133
 over ontstaan van variatie 53, 119
 over pijnigen van dieren 87
 over predestinatie 86
 over religie 15
 over survival of the fittest 112
 over variatie 53
 over vivisectie 87
 over wreedheid van de natuur 56
 over zin van het leven 90
 Pangenesis-theorie 53
 populatiedenken 67
Red Notebook 37
 Royal Society 37
 rudimentaire organen 77, 157
 seksuele differentiatie 77
 soorten, kennis van 63
 teleologie voorbij 85
 teleologisch redenerend 42
The Descent of Man, and selection in relation to sex 32, 108, 117, 136, 172, 174
The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species 99
The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom 99
The Variation of Animals and Plants under Domestication 44, 85, 112, 170, 200, 205
The Various Contrivances by which Orchids Are Fertilized by Insects 99
 theïsme 24
 transmutatie van zijn natuurbeeld 29
 uitstel publicatie evolutietheorie 62
 van kunstmatige naar natuurlijke selectie 97
 veroordeling van slavernij 31, 87
 visie op religie 39
 vs Wallace 139, 143
 vs Wallace inzake Henry Slade 150
Zoology of the Beagle 19, 37
 Darwin, Erasmus 11
 Darwin, Robert Waring 12
 Darwinisme
 diverse invullingen 181

- en 'spirituele honger' 162
- misbruik van term 111
- Darwinistische revolutie 102
 - in de comparatieve anatomie 69, 70, 73
- Darwinistische wetenschap 179
- Darwinistische wetenschappelijke boeken 185
- Davies, Paul 168
- Dawkins, Richard 102, 103, 146, 175, 176, 178
 - natuurbeeld 176
- Dennett, Daniel 113, 130
 - over hemelhaken en kranen 70, 113, 114, 164
- Depew, David 51, 55
- Derham, William 23
- Desmond, Adrian 28, 34, 39, 56, 57, 64, 88, 89, 97, 98, 106
- Destructie
 - als controlemechanisme 113
- Dick, Stephen J. 160, 166
- Diderot, Denis 132
- Differentiatie
 - seksuele 75, 77, 147
- Divergentie 67
- Divergentieprincipe 68, 119
- Diversificatie (polytipische evolutie) 42
- Driesch, Hans 163, 164
- Ecosystemen 22, 113
- Eendenmosselen 64
- Eenheidsplan, van Richard Owen 73
- Eldredge, Niles 142, 180
 - punctuated equilibrium-hypothese 128
- Emerson, Ralph Waldo 23
- Entropie 131, 161
- Erfelijkheid
 - van gewoonten 32
 - zwarte doos van 98
- Essentialisme 18, 53
- Essentialisten 69
- Ethiek 172, 173
 - als abnormaliteit 178
 - genaturaliseerd 184
- Evolutie
 - aanvaard als feit 180
 - als blind proces 169
 - als doelloos proces 170
 - bestaan van 41
 - Darwins cruciale stap 53
 - Darwins denken over 180, 181
 - de overleving van de best aangepasten (survival of the fittest) 24
 - de strijd om het bestaan (struggle for life) 24
 - doelloos 175
 - en bewustzijn 169
 - en mobiliteit 170
 - en vinken 34
 - geleidelijk 180
 - monotypische 42
 - niet deterministisch 166
 - niet moreel 175
 - opportunistisch 166
 - overleving van de best aangepasten 33
 - polytypische 42
 - rode-koningineffect 176
 - strijd om het bestaan 33, 52
 - vs natuurtheologie 24
- Evolutiemodel 41
- Evolutiepsychologie 186-189
 - misverstaan over 193
 - over partnerkeuze 192
- Evolutietheorie
 - contingentie van intelligentie 166
 - meer dan één 139
 - moeilijkheden 122
- Evolutionaire ladder 169
- Evolutionaire synthese 101, 143, 185
- Evolutionisme 12, 24, 40, 62, 128, 142
 - van Darwin 15, 25, 29, 36, 52, 56, 58, 89
 - van Lamarck 12
 - van Robert Chambers 62, 88
 - van Robert Grant 15
- Existentialisme 90
- Fisher, Ronald 138, 139, 142, 143, 207, 208
- Fitness 112, 137, 142, 147-149, 169,

- 171, 189, 194
 inclusive 148
 overlevings- en reproductie- 142
 FitzRoy, Robert (kapitein) 27-29, 31, 33, 82
 Fordor, Jerry 185
 Forbes, Edward 70, 71, 96
 concept van het genus 71
 trancendentalisme 71
 Fossielenbestand, onvolledigheid van 128-130
 Fox, William Darwin 89
 Functieshift 125
 Fylogenie 79
 Fysionomie 27
- Gaia-concept 177
 Galapagos-archipel 34, 110
 Galapagos-vinken 30
 Gedrag
 zelfopofferend 126
 Geluk
 als overlevingsvoorwaarde 33
 Genen
 zelfzuchtige 148, 178
 Generatie
 spontane 133, 134
 Geological Society of London 37
 Gérard, Frédéric 63
 Ghiselin, Michael 69, 80
 Godwin, William 45, 46, 51
 Goethe, Johann Wolfgang von 22, 69
 over morfologie, archetypen, patronen, blauwdrukken 69
 Gould, John 30, 31, 35, 37, 41
 Gould, Stephen Jay 117, 128, 142, 171, 180, 181
 punctuated equilibrium-hypothese 128, 142, 181
 Gradualisme 123, 180
 Grant, Peter en Rosemary 199
 Grant, Robert 12, 15, 21
 Gray, Asa 24, 82, 86, 107, 115, 134, 135, 206
 (kadertekst) 83
 Great chain of being 16
 (kadertekst) 16, 17
- Great chain of being-denken 15, 36, 110, 122, 159
 Groepsselectie 58, 127, 144, 153, 177, 178, 207
 Grote ketting van het bestaan (kadertekst) 16, 17
- H.M.S. The Beagle
 reis met 14, 15, 17, 19, 26-31, 33, 34, 36, 37, 90, 91
 Haeckel, Ernst 57, 119, 167, 182
 (kadertekst) 65, 66
 Haldane, John 208
 Hamilton, William 102, 148, 185, 194
 Handicappincipe 149
 Hemelhaken 133, 164
 Hemelhaken (archetypen) 69, 70
 Henslow, John 15, 20, 21, 23, 27, 28, 30, 37, 105
 Herschel, John 19, 21, 23, 25, 26, 54
 Hominiden 182, 189
 Homo erectus 182
 Homo habilis 182
 Homo sapiens neanderthalensis 183
 Homo sapiens sapiens 182
 Homologie 72-74
 en ware affiniteit 158
 Hooker, Joseph 24, 25, 40, 43, 63, 64, 67, 81, 83, 93, 96, 97, 105, 106, 200
 Hoyle, Fred 160, 164
 Humboldt, Alexander von 21, 23, 25, 27
 holistische ecologie 22
 Hume, David 82, 84, 132, 172
 Hutton, James 18
 Huxley, Thomas 43, 81, 87, 105, 129, 151, 170-172, 174-177, 182
 natuurbeeld 174
 over beschaving en moraal 175
 over moraal 174
 Hybriditeit 127
- Ichneumonidae (sluipwespen) 127, 175, 176
 Idealisten 69, 70
 in de comparatieve anatomie 69
 Instincten 127

- Intelligent leven 165-167
 buitenaards 159, 167
- Intelligentie
 buitenaardse 164
 kosmische 160
 ontwikkeling van 167
- James, William 185, 193
- Jenyns, Leonard 37
- Kapitalisme 28, 33, 40, 184
- Kauffman, Stuart 131, 162, 163, 164
- Kleuren
 als adaptatie 146, 147
 en seksuele differentiatie 147, 148
- Kohn, David 68
- Koraalriffen 19
- Kosmische intelligentie 160
- Kranen (evolutionair proces) 69, 70, 164
- Kunstmatige selectie 97, 109
- Kwekers 43
- Lack, David 208
- Lamarck, Jean-Baptiste 12, 15, 32, 41, 42, 62, 64, 119, 132, 133, 180, 188
 (kadertekst) 13, 14
- Lametrie, Julien Offray de 132
- Lankester, Edwin Ray 150
- Leibniz, G.W. 24
- Leven
 ontstaan van 93, 133, 164, 165
- Lewontin, Richard 117
- Linnaeus, Carolus 156
- Linnean Society
 Darwin/Wallace publicatie 73, 106
- Lovejoy, Arthur
 great chain of being 16
- Lovelock, James
 Gaia-concept 177
- Lyell, Charles 17, 19, 27, 28, 37, 40, 41, 43, 58, 76, 82, 96, 105, 106, 179, 180
 (kadertekst) 18
 en essentialisme 18
 Principles of geology 18, 28, 58, 106, 187
- Malinowski, Bronislaw 187
- Malthus, Thomas 12, 44, 45, 47-52, 54, 56, 58, 68, 85, 91, 106, 112, 171, 172
 An Essay on the Principle of Population 44
 cyclisch model 48
 demagogische controlemechanismen 47
- Martineau, Harriet 45
- Materialisme
 versus geloof 57
- Matthews, Richard (missionaris) 31, 33
- Mayr, Ernst 14, 26, 53, 69, 101, 102, 131, 165-168, 177, 180, 181
- Mead, Margaret 188
- Mendel, Gregor 100, 101
- Mens
 evolutie van 149, 166
 in de darwinistische wetenschap 179
 ontstaan van 183
 plaats in natuur en kosmos 159
- Mensbeelden 183
- Mentale eigenschappen 132
- Mentale organen 187
- Mentale vermogens 149, 151
- Metafysica
 uniformitaristische 18
- Mill, John Stuart 26
- Mimicry 147
- Mobiliteit
 en evolutie 170
- Moderne synthese 101
- Modules, mentale 187
 kenmerken van 189, 190, 191
- Moleculaire biologie
 centrale dogma 143
- Monod, Jacques 168
- Montefiore, Hugh 146
- Moore, James 28, 34, 39, 56, 57, 64, 88, 89, 97, 98, 106
- Moraal
 menselijke 172
- Moraliteit 174
- Moreel gevoel 92

- Morele onverschilligheid
van de natuur 171
- Morfologie 69, 134, 135
ideale vormen in 69
transcendentalistische 72
- Mutaties 139
- Natuur
morele onverschilligheid 171
- Natuurbeeld
van Charles Darwin 172
van George Williams 176
van Richard Dawkins 176
- Natuurdenken 25
transitie in 35
- Natuurlijk behoud 98
- Natuurlijk systeem 156, 157
- Natuurlijke selectie 97, 115, 181
en 'egoïstische' genen 178
en belangeloosheid 178
en reproductie genetisch materiaal 175
functioneel-adaptationistisch oog-
punt 175
kracht van 55, 175, 205
niet-moreel 175
niveau 117
niveau van genen 145
niveau van individu 117
oog vs telescoop 125
vs ontwerp 84
zelfzuchtigheid 178
- Natuurlijke variatie 67
- Natuurtheologie 24, 38, 72
einde als vruchtbaar concept 131
einde van 36
- Natuurtheologische opvattingen 61
- Neanderthalers 183
- Neo-darwinisme 185
- Neo-lamarckisme 14
- Neumann, John van 209
- Newman, Francis 88
- Newton, I. 26, 161, 179
- Newtonisering van de biologie 51, 54, 99
- Newtonisme 57
- Nobele wilde 49
- Oken, Lorenz 73, 203
- Ontogenie 79
- Ontstaan van het leven 93, 160, 163, 164
- Ontwerpargument 58, 72, 82, 84, 105, 131
- Oog, ontwikkeling van 102, 103, 125
oog vs telescoop 125
- Optimalisatie
van organen 124
- Orchideeënjagers 66
- Orde 155
en great chain of being 17
ontstaan in natuur 162
uit chaos 159
- Owen, Richard 37, 43, 70-73, 75, 129, 130, 135
eenheidsplan 73
naamgeving *Archaeopteryx* 129
- Paley, William 21, 23, 56, 99
- Pangenesistheorie 53
- Pascal, Blaise 159
- Pasteur, Louis 134
- Pinker, Steven 192, 195
- Plato
vormenwereld 16
- Platonische vormen 53, 70, 73, 74, 79, 180
- Platonisten 69
- Polkinghorne, John 131, 132
- Populatieprincipe 44, 45, 51
- Progressisme 56
- Psychologie
evolutionaire 186-189
- Punctuated equilibrium-hypothese 128, 142, 181, 207
- Rankpotigen 64, 67, 69, 74, 75, 76, 79, 81, 88
- Ray, John 23
- Rehbock, Paul 70, 72, 73
- Rhea-soorten 30
- Rode-koningineffect 176
- Rousseau, Jean Jacques
en 'nobeles wilde' 49, 172
- Rudimentaire organen 77, 157

- Rupke, Nicolaas 72, 75, 129
 Russell, E.S. 69
- Saint-Hilaire, Geoffroy 71
 Saltationisme 104, 180
 Schelling, Friedrich 78, 203
 Search for Extraterrestrial Intelligence (SETI) 168
 Secord, J. 43
 Sedgwick, Adam 20, 21, 26, 27, 63, 105
 Seksuele differentiatie 75, 77, 147
 Seksuele reproductie 42, 99, 108, 118, 139
 Seksuele selectie 117, 136, 139, 142, 143, 148, 149, 181
 Selectie
 complexificatie 80
 kunstmatige 43, 97
 malthusiaanse 97
 natuurlijke 97, 117
 seksuele 117, 136, 142, 143, 148, 149
 simplificatie 80
 Selectionisme 144
 Slade, Henry 150
 Sloan, P. 15
 Smith, Adam 51, 54-56, 68
 The Wealth of Nations 51, 54
 Smith, John Maynard 102
 Sociaal-darwinisme 33, 57, 65
 Sociale insecten
 zelf opofferend gedrag 126, 127
 steriliteit 127, 144, 145
 Sociobiologie 184
 Soorten
 gemeenschappelijke afkomst 180
 gradaties van 122
 vermenigvuldiging van 181
 Soortenprobleem 63, 64, 99
 Soortvorming 35, 68, 144
 allopatrisch 181
 Galapagos-vinken 41
 sympatrisch 68, 69, 181
 Specialisatie 186, 187
 Speciatie 68
 allopatrisch 181
 sympatrisch 68, 69, 181
- Specimenjagers 66
 Spencer, Herbert 57, 112
 (kadertekst) 65
 survival of the fittest 112
 Spontane generatie 133, 134
 Spotvogels 30
 Steriliteit 145, 146
 ontstaan van 144
 Strijd om het bestaan 111
 Struggle for life 24, 33, 52
 Sulloway, Frank 30
 Survival of the fittest 24, 33, 65, 111
 bedacht door Herbert Spencer 112
 Synthese
 evolutionaire 101, 143, 185
 moderne 101
 Systematiek
 evolutionaire 70
- Taalvermogen 123, 152
 Taxonomische hiërarchie 79
 Teilhard de Chardin, Pierre 164
 Teleologie 42, 52, 59, 67
 Theodicee-probleem 88
 Thermodynamica 160
 eerste wet 161
 en tijdsrichting in de fysica 161
 tweede wet 131, 161
 Thomson, Keith 28
 Thoreau, Henry David 23
 Tijdsrichting
 in de fysica 161
 Tooby, John 187, 192
 Transcendentalisme 71
 Transformatie (monotypische evolutie) 42
 Trivers, Robert 185, 192, 208
 Tschermak, Erich von 101
 Twain, Mark 167
- Uniformitarisme 19, 27
 (kadertekst) 18
- Variatie 99, 100
 natuurlijke 67
 ontstaan van 53, 101, 108, 111, 119
 wetten van 119

- Variaties
 optreden van 79, 115
- Variëteit
 als soort-in-woording 110
Vestiges of the natural history of creation
 42, 62, 63, 81, 106
- Vinken 29, 34, 35
- Vitalisme 163
- Vleugel
 ontwikkeling bij zoogdieren 123,
 124
- Volledigheid
 principe van 16
- Voltaire 24, 117
- Vooruitgang 66, 169
 vanuit darwinistisch perspectief 169
 sociale en morele 172
- Vooruitgangsbegrip 170
- Voorzienigheid 25, 39, 87
- Vormenwereld
 van Plato 16
- Vries, Hugo de 101, 104
- Vuurlanders 31, 32, 33, 151, 172, 173
 beschavingsexperiment 34
 Fuegia Basket 31
 Jemmy Button 31, 33
 York Minster 31
- Wallace, Alfred Russel 105-107, 139,
 142, 143, 182
 boomstructuur evolutiemodel 106
 en adaptationisme 144, 153
 en frenologie 151
 en panselectionisme 147, 153
 en spiritualisme 150
 mensbeeld 149-152
*On the Tendency of Varieties to Depart
 Indefinitely from the Original Type*
 106
- Walvispokken 64
- Waterhouse, George 37, 40, 155
- Weber, Bruce 51, 55
- Wedgwood, Emma 12, 39
- Wedgwood, Frances Julia 86
- Wedgwood, Hensleigh 86
- Wedgwood, Josiah 11, 12, 27
- Wedgwood, Suzanna 12
- Weiner, Jonathan 199
- Weismann, August 13, 143
- Whewell, William 25, 38, 54
- White, Gilbert 20, 23, 25
- Williams, George 102, 175-178, 185
 contra Gaia-concept 177
 natuurbeeld 176
 natuurlijke selectie moreel onaan-
 vaardbaar 177
- Wilson, E.O. 184
 Sociobiology 184
- Wilson, Margo 132
- Winch, Donald 45, 48, 51
- Wollaston, Thomas 105, 205
- Worster, Donald 22, 25
- Zeepokken 64
- Zelforganisatie 131, 162
- Zelfzuchtige genen 148, 178
- Zoöfieten 15