

Gelukkig zij, die nu beginnen

Rede uitgesproken door

K.R. Libbenga

ter gelegenheid van zijn afscheid als
Hoogleraar Algemene Plantkunde
aan de Universiteit Leiden
op dinsdag 19 november 2002.

*Opgedragen aan zijn promotor
Professor dr. A. Quispel*

Mijnheer de Decaan,
Dames en Heren

Vooral omstreeks de laatste eeuwwisseling hoorde je nogal eens: “De biologie wordt de wetenschap van de éénentwintigste eeuw.” Nu ben ik bioloog, dus dit moet me als muziek in de oren klinken. Helaas, wie is in staat om de ontwikkeling van de wetenschap te voorspellen over een tijdschaal van een eeuw? Ik durf het aan te stellen: niemand.

Om bij de wiskunde en natuurwetenschappen te blijven: wie had aan het einde van de negentiende eeuw de revolutionaire ontwikkelingen kunnen voorspellen die zich in de twintigste eeuw in alle onderdelen van de wiskunde en natuurwetenschappen, in samenhang met de meer toepassingsgerichte wetenschapsgebieden zoals de technische wetenschappen, de medische wetenschappen en de landbouwwetenschappen, hebben voltrokken? De geschiedenis leert ons: niemand.

Wie had durven voorspellen dat de mens in staat zou zijn om zich zodanig van zijn aardse belevingswereld te abstraheren, dat nieuwe vreemde werelden zich zouden ontsluiten; de in de twintigste eeuw ontwikkelde speciale en algemene relativiteitstheorie, de quantumfysica en de kosmologische theorieën, zijn er de getuigen van. Wie had durven hopen, dat in de twintigste eeuw het grote vraagstuk van de erfelijkheid bij levende organismen zo’n ongekende impuls zou krijgen door de ontrafeling van de chemische basis er van (denkt u maar aan het DNA); dat ons inzicht in het grote vraagstuk van de evolutie van levende organismen zo’n hoge vlucht zou nemen? Respectievelijk de moleculaire biologie en de evolutiebiologie zijn er de getuigen van. Zo zou ik nog een tijdje door kunnen gaan. Maar ik realiseer me dat een verantwoorde geschiedschrijving van de wiskunde en natuurwetenschappen in de twintigste eeuw een vak apart is, waar ik verder van af moet blijven. Mij ging het er slechts om, om met een grove pennenstreek de eeuw te schilderen, waarin ik gedurende het laatste kwart als hoogleraar aan deze Universiteit heb gefunctioneerd.

Van Algemene Plantkunde naar Moleculaire Plantkunde.

Mijn leeropdracht was Algemene Plantkunde. Deze benaming komt voort uit een vroegere indeling van de biologie. Die indeling was grofweg: Bijzondere en Algemene Dierkunde en Bijzondere en Algemene Plantkunde. De bijzondere dierkunde en de bijzondere plantkunde bestudeerden de verwantschap en afstamming van respectievelijk dieren en planten; de algemene dierkunde en de algemene plantkunde bestudeerden de bouw, het functioneren (bij dieren inclusief het gedrag) en de groei en ontwikkeling in wisselwerking met het milieu, van respectievelijk dieren en planten. Hoewel de benaming van mijn leerstoel gebaseerd was op een verouderde indeling van de biologie, heb ik er nooit om gezeurd die naam te veranderen. Mij beviel vooral het woord ‘Algemeen’, omdat dat mij de gelegenheid bood mijn leerstoel niet al te eng in te vullen.

Goed beschouwd, heb ik in Leiden (maar ook elders) op de draaggolf van de moleculaire biologie, de algemene plantkunde zien veranderen in moleculaire plantkunde. Misschien klinkt dit wat te passief; zo van “hij stond erbij en keek er naar”, wat niet het geval was en dat ga ik u nu kort uitleggen.

De kiem van de moleculaire plantkunde in Leiden werd gelegd door enerzijds de promotor van collega Rob Schilperoort: Haaye Veldstra, in de scheikunde en anderzijds mijn promotor Ton Quispel (hier aanwezig), in de biologie.

Veldstra introduceerde in Leiden onder andere onderzoek aan de interactie tussen planten en ziekteverwekkende bacteriën (in casu de tumorverwekkende bacterie *Agrobacterium tumefaciens*) en ziekteverwekkende virussen.

Quispel introduceerde onder andere onderzoek aan de interactie tussen planten en symbiotische bacteriën, voornamelijk soorten van het aan *Agrobacterium* nauw verwante geslacht *Rhizobium*, die de zogenaamde wortelknollen veroorzaken bij vlinderbloemige planten.

Die wortelknolletjes geven de planten het vermogen om moleculaire stikstof te binden, het zijn dus als het ware biologische ‘stikstofbindingfabriekjes’, waar het bindingsproces verloopt bij lage druk en kamertemperatuur.

Mijn promotie-onderzoek ging over de vorming van die wortelknolletjes, dat van Rob Schilperoort over de vorming van die plantentumoren.

We schrijven de jaren zeventig; Rob en ik zijn inmiddels gepromoveerd en in de wetenschappelijke staf opgenomen, als Rob mij op een gegeven moment benadert met het voorstel om zeer nauw samen te gaan werken (bij ons bekend als het ‘zolderkamerberaad’). In die tijd was de moleculaire genetica reeds sterk ontwikkeld, met als modelorganisme de darmbacterie *Escherichia coli* (*E. coli*). Van een moleculaire genetica van planten was echter nog nauwelijks sprake. Maar volgens Rob moest het mogelijk zijn om op basis van de met *E. coli* ontwikkelde moleculaire genetica, een moleculaire genetica van *Agrobacterium tumefaciens* te ontwikkelen en die te gebruiken als gereedschap om vat te krijgen op de moleculaire mechanismen die ten grondslag liggen aan de tumorvorming bij planten, een proces dat geplaast kan worden in het kader van onderzoek aan celdeling en -differentiatie bij planten. In die tijd was het bekend dat bij celdeling en -differentiatie plantenhormonen een belangrijke rol spelen en dat de infectie van planten door *Agrobacterium* waarschijnlijk het gevolg heeft dat er een plaatselijke overproductie van de plantenhormonen auxine en cytokinine plaatsvindt.

We spraken af dat Rob en zijn groep zich zouden concentreren op onderzoek aan de moleculaire genetica van *Agrobacterium tumefaciens* om met behulp hiervan de verschillende stappen te ontrafelen die uiteindelijk zouden moeten resulteren in plaatselijke overproductie van auxine en cytokinine, en ik zou met een deel van mijn groep me vooral concentreren op het werkingsmechanisme van die hormonen.

Hiermee was mijn lot bezegeld en mijn voormalig medewerker Bert Mennes, hier met zijn echtgenote Jurdien aanwezig, weet dit als geen ander.

Het onderzoek aan plantenhormonen stond bekend als één van de meest beruchte onderdelen van onderzoek aan de groei en ontwikkeling van planten. In die tijd was er eigenlijk nauwelijks sprake van een moderne aanpak. Uit onderzoek aan dierhormonen (inclusief geneesmiddelen) was al bekend dat ze door de doelwitcellen herkend worden doordat ze specifiek binden aan bepaalde eiwitten (receptoren) waarmee de doelwitcellen zijn uitgerust. Die binding brengt vervolgens een cascade van reacties in de cel teweeg, die uiteindelijk resulteert in de respons van de cel (b.v. celdeling) op het hormoon. Wij besloten - in onze jeugdige overmoed - op jacht te gaan naar in eerste instantie receptoren voor het plantenhormoon auxine, waarmee we een volkomen onbekend terrein betraden. Slechts een handjevol groepen in de wereld (allen in West Europa) volgden dezelfde benadering zoals wij die ingestoken hadden, bij de ontrafeling van het werkingsmechanisme van plantenhormonen.

Eén van die groepen werd geleid door mijn vriend en collega Mike Hall van het University College of Wales, Aberystwyth (hier met zijn echtgenote Gill aanwezig). Mike en ik namen in 1985 het initiatief om de groepen die in West Europa aan plantenhormoonreceptoren werkten nauwer te laten samenwerken en onder te brengen in een soort consortium en een subsidie-aanvraag in te dienen in het kader van het toen lopende Biotechnologie Programma van de Europese Gemeenschap. Dit consortium werd gevormd en de subsidie werd toegekend.

We waren met elkaar als het ware een groep pioniers bestaande uit Dieter Klämbt (Duitsland), Mike Venice (Engeland), Alexandro Ballio (Italië), Jean Guern (Frankrijk), Mike Hall (Wales) en ik. Het onderzoek bleek er één van lange adem, onder andere door het aanvankelijk ontbreken van een goede modelplant voor moleculaire genetica, maar desondanks werd de aan ons verstrekte subsidie van de Europese Gemeenschap twee maal verlengd, zodat in totaal over een periode van ongeveer tien jaar subsidie werd verkregen, waarbij het aantal betrokken groepen steeds omvangrijker werd. We hadden een nieuw veld van onderzoek aangeboord dat gestadig om zich heen greep.

Terug naar het 'zolderkamerberaad'. Rob Schilperoort en ik besloten niet alleen om te gaan samenwerken, maar ook om die samenwerking onder te brengen in een inter-subfacultaire werkgroep, iets waar de toen ingevoerde Wet Universitaire Bestuurshervorming (WUB) de mogelijkheid toe bood. Aldus werd de intersubfacultaire werkgroep ex de WUB 'Moleculaire Basis van Differentiatie bij Planten', afgekort 'MOLBAS', opgericht.

Terwijl, zoals ik uiteen heb gezet, het plantenhormoonreceptoronderzoek (ook internationaal) er één van lange adem bleek te zijn, boekte Rob op kortere termijn substantiële successen, zo zeer zelfs, dat bleek dat *Agrobacterium tumefaciens* geschikt gemaakt kon worden om als vehikel te dienen om planten genetisch te modificeren, een vondst niet alleen van fundamenteel maar ook van groot praktisch belang. Ondertussen stond het onderzoek naar de vorming van wortelknollen bij vlinderbloemige planten niet stil. Bram de Groot (toen hoogleraar Genetica bij de biologie in

Leiden) was geïnteresseerd geraakt. In één van zijn groepen, namelijk die onder de dagelijkse leiding van Carel Wijffelman, werd het mogelijk gemaakt om een moleculaire genetica van *Rhizobium* (u herinnert zich de bacterie die de wortelknollen veroorzaakt) op te zetten. Daartoe werd de groep dicht gehuisvest bij het Botanisch Laboratorium. Omdat, zoals ik heb vermeld, *Rhizobium* en *Agrobacterium* nauw verwant zijn, ontstond er de nodige kruisbestuiving met de groep van Rob Schilperoort. Ook in dit geval bleek de moleculair genetische aanpak uiterst vruchtbaar en werd, met de komst van de moleculair microbioloog Ben Lugtenberg (opvolger van Ton Quispel) in Leiden, ook het onderzoek aan wortelknollen tot grote hoogte opgestuwd.

De moleculaire plantkunde werd gegrondvest op het uiterst succesvolle onderzoek aan plant-bacterie-interacties (inclusief interacties van planten met virussen), zoals ik die hierboven kort geschetst heb. Dit geldt overigens niet alleen voor Leiden, zeg maar gerust dit geldt nationaal en internationaal.

In Leiden hadden de geschetste ontwikkelingen ook organisatorische en bestuurlijke implicaties. Een vakgroep Moleculaire Plantkunde werd gevormd door fusie van de twee vakgroepen in het voormalig Botanisch Laboratorium en opname van de volledige werkgroep MOLBAS en de groep van Carel Wijffelman in de vakgroep.

Vervolgens werd vanuit die vakgroep het Instituut Moleculaire Plantkunde (IMP) gevormd, waarin ook de internationaal vermaarde groepen van respectievelijk mijn collegae John Bol (plant-virus-interacties) en Theo Konijn (signaalherkenning en -omvorming bij slijmschimmels) werden opgenomen.

Dit Instituut werd in 1994 gehuisvest in wat nu bekend staat als het Clusius Laboratorium aan de Wassenaarseweg in Leiden. Ik heb het grote voorrecht gehad om de eerste voorzitter van de werkgroep MOLBAS te zijn geweest en vervolgens de eerste voorzitter van de vakgroep Moleculaire Plantkunde en de eerste wetenschappelijk directeur van het Instituut Moleculaire Plantkunde.

Ik heb u deze ontwikkeling in grote lijn geschetst omdat ik mijn betrokkenheid destijds bij de opbouw van de moleculaire plantkunde als één van de meest boeiende episodes uit mijn carrière aan deze Universiteit beschouw. Met voldoening kijk ik daarbij ook terug op de samenwerking met mijn jongere collegae, de hoogleraren Paul Hooykaas, Jan Kijne en Herman Spaink, de samenwerking met de Technische Universiteit Delft in het kader van de Biotechnologie Delft-Leiden (BDL) en de samenwerking met TNO-Voeding (Zeist) in het kader van het Centrum voor Fytotechnologie.

Door de opbouw van de moleculaire plantkunde is voor mij bevestigd hoe vruchtbaar de interacties tussen wetenschappers met een verschillende achtergrond kunnen zijn. Het Instituut Moleculaire Plantkunde bestond (en bestaat) uit een mengpopulatie van wetenschappers met een biologische en wetenschappers met een chemische achtergrond. Ik ben er echter ook van overtuigd geraakt dat, willen die interacties goed tot hun recht komen, kruisbestuiving onder één dak essentieel is.

Multidisciplinariteit; D'Arcy Thompson als inspiratiebron.

Op grond van de uiteenzetting die ik zojuist heb gegeven, zult u het niet vreemd vinden als ik zeg dat ik een voorstander ben van samenwerking tussen wetenschappers uit de verschillende disciplines van de natuurwetenschappen (inclusief de wiskunde en aanpalende meer op toepassing gerichte disciplines).

Inhoudelijk werd de kiem voor mijn opvatting gelegd in mijn studententijd. Helaas moet ik constateren dat die kiem niet gelegd werd door de wijze waarop in die tijd in het algemeen aan biologen de zogenaamde steunvakken werden gedoceerd. Je kreeg soms wel eens de indruk dat docenten uit andere disciplines onderwijs aan biologen maar “paarlen voor de zwijnen” vonden. (Er is inmiddels wel wat veranderd).

Nee, het was een boek, dat ik als meergevorderd student biologie onder ogen kreeg en waardoor ik gefascineerd werd. Het gaat om ‘On growth and form’ van D'Arcy Wentworth Thompson. De eerste uitgave van dat boek verscheen in 1917. D'Arcy Wentworth Thompson was zowel hoogleraar in de zoölogie als in het Oudgrieks aan de Universiteit van Edinburgh, Schotland. Hij had tevens een grote belangstelling voor wiskunde en natuurkunde (Het verhaal gaat dat hij de scheikunde van zijn tijd niet zo zag zitten omdat die te weinig wiskundig onderbouwd zou zijn. Dat is uiteraard in deze tijd niet meer zo). Oppervlakkig gezien zijn de vormen, structuren en patronen die we in de levende natuur aantreffen zo verschillend van degenen die we aantreffen in de niet-levende natuur, dat het ons moeite kost om het één met het ander in verband te brengen. D'Arcy Wentworth Thompson echter wenste door die oppervlakte heen te kijken en voorbeelden te geven die wel verbanden leggen en die (op zijn minst) suggereren dat vormen, structuren en patronen, zoals we die aantreffen in de levende natuur, althans voorlopig, voor een deel te herleiden zijn tot een samenspel van fysische krachten. Zo laat D'Arcy Wentworth Thompson onder andere een reeks vormen zien van eencellige organismen, een collectie van (mini) karaffen, flessen en vazen, alsof de ambachtelijke glasblazer en pottenbakker aan het werk waren geweest. (U zult zich misschien afvragen: wat is de rol van de glasblazer en de pottenbakker? Zij maken gebruik van de fysische krachten die op hun materialen inwerken en de vormen van hun producten dragen daar de sporen van).

D'Arcy Wentworth Thompson was er tevens van overtuigd dat de niet-levende natuur veel rijker van vorm, structuur en patroon is dan wel wordt aangenomen. De kracht van D'Arcy Wentworth Thompson's “On growth and form” is de kritische bedachtzaamheid waarmee de auteur te werk gaat en de concreetheid van de voorbeelden en beschouwingen.

Het boek van D'Arcy Wentworth Thompson is een klassieker geworden waarvan de Nobelprijs winnaar, de medisch bioloog Peter Medawar, eens geschreven heeft “This is the most wonderful book I ever read.”

Echter het gedachtegoed van D'Arcy Wentworth Thompson is nooit ‘mainstream biology’ geworden, maar het is zeer actueel en het boek is opnieuw uitgegeven (1). Dit is voldoende argument om een voorbeeld uit D'Arcy Wentworth Thompson's boek iets nader te bespreken en u hiermee naar de actualiteit te voeren. Aangezien ik afscheid

neem als hoogleraar Algemene Plantkunde heb ik een botanisch voorbeeld gekozen dat ik voor deze gelegenheid op aangepaste wijze zal bespreken.

Bladstanden

Stelt u zich een strakblauwe winterhemel voor. U ziet tegen de ondergaande zon het silhouet van een rij bomen. De vertakkingen van die bomen tekenen zich scherp af tot in de uiterste toppen. U bent het waarschijnlijk met me eens dat dit tafereel van een grote schoonheid is. Die schoonheid wordt er niet minder om wanneer je tevens leert begrijpen hoe de vertakkingen van die bomen tot stand komen. Hoe grillig ook op het eerste gezicht, de vertakkingen vertonen een welhaast mathematische regelmaat. Ze zijn dan ook te vangen in een aantal regels, algemene en soort-specifieke regels. Als je die regels eenmaal kent dan kun je de complete groei van bomen (en niet alleen van bomen) nabootsen (simuleren). Ik kan u in dit verband verwijzen naar bijvoorbeeld het prachtige boek van P. Prusinkiewicz en A. Lindenmayer, getiteld 'The algorithmic beauty of plants'. (2).

Ik zag voor het eerst computersimulaties van bomen op een NATO Advanced Research Workshop over 'Theoretical models for cell to cell signaling' georganiseerd in 1988 door Albert Goldbeter (één van de sprekers op het symposium van vanmorgen en hier aanwezig). Op één van de lezingen toonde een groep van Franse onderzoekers simulaties van de groei van diverse boomsoorten, zo levensecht dat zoals zij beweerden, plantentaxonomisten ze op de kenmerken konden thuisbrengen (3). De simulaties brachten de gehele levenscyclus (in levensechte kleuren) van die bomen in beeld. Als u denkt dat dit alleen maar wat 'Spielerei' was en bijvoorbeeld geen praktisch nut zou hebben dan hebt u het mis; deze simulaties vinden hun toepassing bijvoorbeeld bij de aanleg van plantsoenen waarbij de architect van tevoren kan beoordelen hoe de beplanting er in de loop der jaren uit zal gaan zien. Het laatste filmpje dat wij zagen toonde een zich ontwikkelend sparrenboompje waaraan zich heel plotseling zilverkleurige ballen en slingers vormden. Dit enigszins ter relativering van hun aanpak!

We laten dit nu maar voor wat het is en gaan slechts in op een hele basale regel en die is: de zijtakken (of zijstengels) ontwikkelen zich in de oksels van de bladeren. Dit betekent dat de stand van de zijtakken bepaald wordt door de stand van de bladeren (phyllotaxis). De stand van de bladeren is niet willekeurig. Vaak blijken zij gerangschikt volgens een (denkbeeldige) schroeflijn (helix), waarbij de hoekafstanden tussen de bladeren ongeveer gelijk zijn. De waarden van de hoekafstanden worden in de klassieke botanische leerboeken (b.v. 4) weergegeven als fracties van 360° , zoals $1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$ ($\times 360^\circ$). Die fracties kunnen eenvoudig worden bepaald door uit te gaan van een willekeurig blad en dan het aantal omwentelingen rond de stengel en het aantal bladeren te tellen totdat je uitkomt op een blad dat ongeveer recht boven het blad staat dat je als uitgangspunt koos (5). Bij de overgrote meerderheid van planten waar de bladeren volgens een (denkbeeldige) schroeflijn langs de stengel (of takken) zijn gerangschikt, is de bladstand een term uit de zogenaamde hoofdreeks: $1/2$,

1/3, 2/5, 3/8, 5/13enz. Je kunt natuurlijk ook de bladstand bepalen door in tegen-
gestelde richting om de stengel te gaan, je krijgt dan de complementaire reeks 1/2,
2/3, 3/5, 5/8, 8/13,enz. De conventie is echter om de fracties langs de zogenaamde
korte weg te bepalen, waarbij we dus de eerste reeks krijgen.

Wanneer u zelf bladstanden zou gaan bepalen dan vindt u bijvoorbeeld bij eik en
populier 2/5, bij de elms 1/3. Bij bladeren die een zogenaamd bladrozet vormen vindt u
één van de hogere termen uit de reeks zoals 5/13 bij de toorts.

De hoofdreeks van de verspreide bladstanden is wiskundig buitengewoon interessant.

Hij wordt ook wel de reeks van 'Fibonacci' genoemd. Fibonacci was een in 1175 in
Pisa geboren wiskundige wiens eigenlijke naam Leonardo Pisano was en die als bij-
naam had Filius Bonacci (= zoon van de goedzak), later verbasterd tot Fibonacci.

Wanneer we de reeks 1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13 nog eens bekijken dan valt op dat de
teller van elke fractie steeds de som is van de tellers van twee voorafgaande fracties en
hetzelfde geldt voor de noemers. Wanneer we de reeks maar eindeloos doortrekken
dan naderen de termen tot een limiet en die is: $1/2(3-\sqrt{5}) = 0,381966...$ (afgerond
0,38). Voor de complementaire reeks is de limiet: $1/2(\sqrt{5}-1) = 0,618034...$ (afgerond
0,62). Deze getallen zijn niet meer uit te drukken als een fractie, het zijn dus irratio-
nale getallen. De twee limieten verhouden zich als 0,62 : 0,38. Dit is interessant. Laten
we op een lijnstuk AC, ter lengte 1, een punt B zodanig kiezen zodat $AC : AB = AB : BC$.
Geven we de lengte AB aan met x dan is de lengte van BC = 1-x. Derhalve is $1/x = x/1-x$
en dat geeft de eenvoudige vierkantsvergelijking:

$$x^2 + x - 1 = 0.$$

De positieve wortel uit die vierkantsvergelijking is:

$$x = 1/2(\sqrt{5}-1) = 0,62 \text{ (afgerond)}. \text{ Dus AB verhoudt zich tot BC als } 0,62 \text{ staat tot } 0,38.$$

Wat we hebben gedaan is het lijnstuk verdelen volgens de 'Gulden Snede', waarbij we
tevens moeten constateren dat er kennelijk tussen de reeks van Fibonacci en de
Gulden Snede een innige relatie bestaat (die relatie werd overigens ontdekt door
Johannes Kepler). Je kunt natuurlijk ook een cirkel verdelen volgens de Gulden
Snede. De kleinste hoek die je dan krijgt is 137,50776... (afgerond 137,5) graden.
Deze hoek wordt vaak aangeduid met de Griekse letter Phi en hij wordt de Gulden
Hoek genoemd.

De reeks van Fibonacci blijkt zoveel interessante wiskundige eigenschappen te bezit-
ten dat er tot de dag van vandaag een tijdschrift onder de naam 'Fibonacci Quarterly'
wordt uitgegeven en dat er regelmatig internationale congressen over
Fibonacci-getallen en hun toepassing worden gehouden. Over de eigenschappen van
Fibonacci-getallen kunnen de getaltheoretici van ons Mathematisch Instituut u uiter-
aard veel meer vertellen. Hier wil ik hen voorstellen om zich er voor in te zetten dat
de Gulden Hoek Phi naast Pi een plaatsje krijgt in de Pieterskerk (6). Dit zou zeer
passend zijn want is het niet zo dat de Franciscaner monnik Luca Pacioli (1445 -
1517, tijdgenoot van Leonardo Da Vinci), in zijn tijd een beroemd wiskundige, aan de
Gulden Snede een Goddelijke betekenis toekende en hem Divina Proportione (=
Goddelijke Snede) noemde?

In de negentiende eeuw ontstaat een ware Gulden Snede- cultus, aangezet door vooral Adolf Zeising (1810 - 1876) met onder andere zijn boek 'Neue Lehre' (7), dat zijn invloed heeft doen gelden tot op heden. De Gulden Snede zou terug te vinden zijn in de architectuur, de beeldhouwkunst, in de muziek, maar ook op vele plaatsen in de levende natuur (inclusief de mens). Echter, een enigszins ontnuchterend beeld wordt geschetst in het voor het eerst in 1998 verschenen boek van Albert van der Schoot, getiteld 'De ontstelling van Pythagoras - over de geschiedenis van de Goddelijke proportie' (8). Albert van der Schoot (verbonden aan de Faculteit der Geesteswetenschappen van de Universiteit van Amsterdam) hield hier dit jaar een voordracht over in het kader van de serie 'Recreatieve Wiskunde' georganiseerd door Chris Zaaij van ons Mathematisch Instituut. Hoe het ook zij, het verband tussen de bladstanden en de Gulden Snede doorstaat glansrijk de toets der kritiek. Misschien wel mede daarom hebben de bladstanden in de loop van de tijd de aandacht getrokken niet alleen van botanici maar ook van wiskundigen, fysici, etc. (9).

We kunnen ons natuurlijk verschillende typen vragen stellen. Bijvoorbeeld: waar en hoe worden bladeren aangelegd tijdens de groei en ontwikkeling van de plant en kunnen we een mechanistische verklaring vinden? En - in de geest van D'Arcy Wentworth Thompson - kunnen we het ontstaan van Fibonaccipatronen terugvinden in de niet-levende natuur?

Laten we ons tot deze vragen beperken waarbij we ons kunnen baseren op een inmiddels omvangrijke literatuur. Uiteraard zullen we de vragen hier slechts kunnen aanstippen.

De bladeren worden aangelegd in de groeitoppen van de takken en de stengels. Die groeitoppen worden ook wel meristemen genoemd. Het eigenlijke meristeem bestaat uit delende cellen en is minutieus georganiseerd. Het is nauwelijks met het blote oog waar te nemen en om het goed te bestuderen heb je dan ook geavanceerde microscopische technieken nodig. De bladbeginsels (ook wel primordia genoemd) worden in een ritmische volgorde aangelegd aan de flanken direct onder het topje van het meristeem. Vervolgens, doordat het meristeem groeit, verplaatsen zich de bladbeginsels (relatief gesproken) met een bepaalde snelheid naar de onderrand van het meristeem. De cellen tussen opeenvolgende bladbeginsels beginnen zich nu enorm te strekken waarbij tegelijkertijd de bladbeginsels uitgroeien en de weefsels waaruit de stengels en de bladeren bestaan uitdifferentiëren. Aldus wordt de ritmische aanleg van bladbeginsels in het meristeem uitvergroot en zijn we terug bij de schroeflijn waarlangs de uitgegroeide bladeren zijn gerangschikt en die we wel met het blote oog kunnen waarnemen. Die schroeflijn geeft dus de volgorde weer waarin de bladeren zijn aangelegd in het meristeem.

Niet zo lang geleden hebben Franse fysici (S. Douady en Y. Couder) geprobeerd om de aanleg van bladeren in het meristeem na te bootsen door middel van een fysisch experiment. Op grond van de bestaande kennis gingen zij na wat wezenlijk zou kunnen zijn voor de ontwikkeling van Fibonaccipatronen zoals we die bij planten waar-

nemen. Ze kwamen tot het volgende:

- de precieze vorm van het meristeem is niet relevant als het maar axiale symmetrie vertoont (bijvoorbeeld een koepel of een schijf),
- het tijdsinterval tussen aanleg van de opeenvolgende primordia is een belangrijke factor,
- de afstand van een nieuwgevormd bladprimordium ten opzichte van het centrum van het meristeem en de beginsnelheid waarmee een nieuw gevormd primordium zich verplaatst ten opzichte van de top van het meristeem zijn eveneens belangrijke factoren,
- op een of andere manier creëert elk gevormd primordium een zone om zich heen waarin geen nieuwe primordia kunnen ontstaan. Om een beeld te gebruiken: de primordia stoten elkaar af.

Dit alles lag ten grondslag aan het volgende experiment:

Een klein rond schaalpje werd gevuld met een dun laagje siliconenolie.

Precies in het midden van het schaalpje werd een kleine verhoging aangebracht in de vorm van een afgeknot kegeltje. Aan de rand van het schaalpje bevond zich een gootje. Het schaalpje werd horizontaal geplaatst in een verticaal magnetisch veld met een radiale gradiënt. Volgens een bepaald tijdsinterval liet men verticaal druppeltjes van een ferrovloeistof vallen die door het magnetisch veld kleine magneetjes (eigenlijk magnetische dipooltjes) werden, die vervolgens via de top van het afgeknotte kegeltje in de siliconenvloeistof vielen. De druppeltjes bewogen zich vervolgens met een bepaalde beginsnelheid naar de rand van het schaalpje terwijl ze elkaar afstootten. Vervolgens vielen ze in het reeds genoemde gootje dat zeg maar de rand van het 'meristeem' vormde.

De druppeltjes vormden prachtige Fibonaccipatronen. Ze rangschikten zich volgens een spiraal (we spreken nu van een spiraal en niet van een schroeflijn omdat de ordening in het platte vlak plaatsvond). De hoekafstand tussen de druppeltjes kon gevarieerd worden door bijvoorbeeld het tijdsinterval waarin de druppeltjes op het afgeknotte kegeltje vielen te variëren. Op deze wijze konden hoekafstanden gegenereerd worden die passen binnen de hoofdreeks van de bladstanden waarover we eerder gesproken hebben. Hoe kleiner de tijdsintervallen des te meer naderden de hoekafstanden de gulden hoek van circa $137,5^\circ$.

Deze experimenten, waarvan verslag werd gedaan onder andere in de *Physical Review Letters* van maart 1992 (10), werden verder ondersteund door computersimulaties en de wiskundige onderbouwing ervan werd gegeven door de Zwitser M. Kunz (11). Dit werk heeft sterk de aandacht getrokken. Het biedt inzicht in de dynamica van een zelforganiserend systeem dat Fibonaccipatronen genereert. Bovendien laat het zien dat Fibonaccipatronen niet gebonden zijn aan levende systemen. Maar het laat wel de vraag open hoe het levende systeem, in ons voorbeeld het plantenmeristeem, die dynamica realiseert en welke rol genen daarbij spelen. In het meristeem hebben we te maken met interacties tussen cellen, niet met interacties tussen magnetische dipolen. Met deze constatering zijn we weer terug bij de moleculaire plantkunde.

De moleculair plantkundigen beschikken inmiddels over een plant die model staat voor de moleculaire genetica van planten. Het is *Arabidopsis thaliana* (de zandraket). Hiermee is het inzicht in de interactie of liever communicatie tussen cellen in het meristeem substantieel toegenomen en is er zicht op de genen die hierbij betrokken zijn. Het interessante hierbij is dat die genen vaak verwantschap vertonen met genen die een rol spelen bij de ontwikkeling van het bouwplan tijdens de embryogenese van dieren (inclusief de mens). Op dat niveau lijkt het onderscheid tussen planten en dieren te vervagen. Ik ben er van overtuigd dat we in de nabije toekomst een beeld zullen krijgen van bijvoorbeeld de aanleg van bladeren (en bloemdelen zoals u wilt) waar we vroeger niet eens van durfden dromen.

Ons voorbeeld, het onderzoek aan bladstanden (phyllotaxis) is in hoge mate multidisciplinair. Natuurwetenschappers en wiskundigen met een verschillende achtergrond hebben er aan gewerkt. Waar het echter in hoge mate aan ontbroken heeft is interdisciplinariteit. Hiermee bedoel ik onderzoek met een heldere en relevante vraagstelling waaraan gewerkt wordt door, wat mij betreft niet al te grote, maar wel goed gecoördineerde teams, bestaande uit onderzoekers met verschillende achtergrond (en dat bij voorkeur onder één dak). Als de vraagstelling biologisch is, dan is er sprake van wat ik wil noemen “Bioscience”. Het stemt mij tot voldoening dat de huidige trend die richting opgaat.

Wat ik zojuist uiteengezet heb was slechts een voorbeeld, ontleend aan mijn inspiratiebron D’Arcy Wentworth Thompson’s boek ‘On growth and form’. D’Arcy Wentworth Thompson’s gedachtegoed leeft voort en hij wordt rijkelijk geciteerd. Recente boeken zoals ‘The selfmade tapestry of life: pattern formation in nature’ van Philip Ball (12) en ‘Life’s other secret: the new mathematics of the living world’ van Ian Stewart (13) zijn er de getuigen van.

Het is mijn overtuiging dat de samenhang tussen levende en niet-levende materie zich steeds duidelijker zal gaan aftekenen. Het astronomisch onderzoek aan planeten in andere zonnestelsels dan het onze, zullen niet te onderschatten bijdragen leveren aan ons inzicht hoe de levende materie uit de niet-levende materie is ontstaan. Hoewel je niets precies kunt voorspellen is het perspectief van de wiskunde en natuurwetenschappen adembenemend.

Dames en heren,

Het was voor mij een voorrecht om aan de Universiteit Leiden verbonden te zijn geweest. Ik heb er in allerlei hoedanigheden gefunctioneerd waaronder ook bestuurlijke. De laatste bijna acht jaar van mijn carrière was ik vrijwel voltijds decaan van de Faculteit der Wiskunde en Natuurwetenschappen.

Ik heb door de jaren heen bij medewerkers uit alle geledingen van de faculteit en daarbuiten een hoge mate van collegialiteit ondervonden. Ik ben een ieder daar dankbaar voor. U zult het mij niet kwalijk nemen wanneer ik slechts enkele namen noem. Mijn vrouw Marijke is een voortdurende bron van inspiratie voor mij geweest.

Ron van Veen heeft mij gedurende een lange reeks van jaren op onnavolgbare wijze ondersteund. Hij was mijn sparring partner.

Dear Mike and Gill, when I studied biology in Leiden I met Marijke and she became my wife. When Mike and I decided to collaborate you both became our best friends. Therefore I consider it a wise decision that I became a biologist.

Frans van der Touw, Jo Hermans en ik hebben de afgelopen jaren de kern van het faculteitsbestuur gevormd. Wij waren de oudere jongeren van de faculteit. Wij en de opeenvolgende student-leden (assessoren) en de leden van het faculteitsbureau hebben van alles meegemaakt. We hebben ons daar wel eens bij afgevraagd: "Waarom doen we dit eigenlijk?" Er is tussen ons een blijvende band gesmeed.

Geachte voorzitter van het College van Bestuur, beste Loek, de afgelopen bijna acht jaar heb je me als decaan van de Faculteit der Wiskunde en Natuurwetenschappen aanvaard zoals ik ben, met mijn 'ups' en met mijn 'downs'. Dit betekent voor mij meer dan alleen een herinnering.

Een wetenschappelijke carrière begint pas bij de promotie. Als het goed is blijft er een wetenschappelijke band bestaan met de promotor. Dat was bij mij het geval.

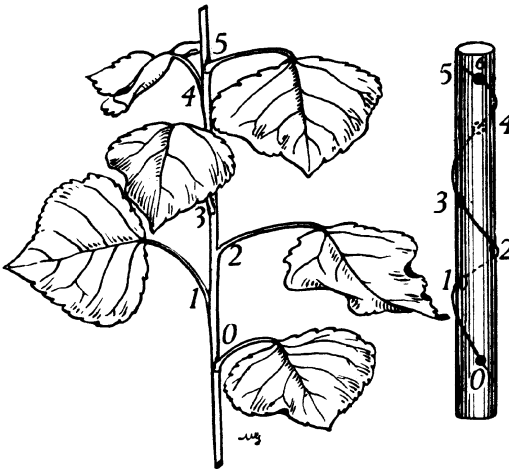
Bovendien had ik het geluk dat ik later de collega van mijn promotor werd. Ik wil mijn afscheidscollege opdragen aan mijn promotor Ton Quispel. Hij gaf zijn afscheidscollege de titel mee: "Gelukkig wij, die toen begonnen". Ik geef mijn afscheidscollege de titel mee: "Gelukkig zij, die nu beginnen".

Ik heb gezegd.

Referenties en noten

1. D'Arcy Wentworth Thompson. On Growth and Form. The complete revised edition. Dover Publications Inc. New York.
Deze Dover editie die het eerst werd gepubliceerd in 1992, is een onverkorte, onveranderde herpublicatie van het werk dat het eerst werd gepubliceerd door Cambridge University Press ("Cambridge at the University Press), Cambridge, England, 1942, onder de titel: On growth and Form: A New Edition.
2. P. Prusinkiewicz and A. Lindenmayer. The Algorithmic Beauty of Plants. Springer, New York. 1990.
3. Ph. De Reffye, R. Lecoustre, C. Edelin and P. Dinuward. Modelling Plant Growth and Architecture. In: Cell to Cell Signalling: From experiments to theoretical models. A. Goldbeter ed. Academic Press. London. 1989. pp. 237-246.
4. E. Reinders. Leerboek der Algemene Plantkunde, Deel 1. Derde druk. Scheltema & Holkema's Boekhandel en Uitgevers Maatschappij N.V. Amsterdam. 1952.

5.



B: bladstand $\frac{2}{5}$; populier

De hogere termen van de hoofdreeks, zoals bij bladrozetten, bloeiwijzen etc., zijn doorgaans moeilijk te bepalen. Vaak zijn dan secundaire spiralen (parastichen) zichtbaar, volgens dewelke de "bladeren" gerangschikt lijken te zijn. We kunnen dan altijd twee sets van parastichen onderscheiden, waarbij de parastichen van de ene set, zeg maar, met de klok mee, en die van de andere set tegen

de klok in draaien. Vaakgetoonde voorbeelden zijn de schubben van dennenkegels en de bloemen (vruchten) van samengesteldbloemigen, zoals de zonnebloem. Het aantal parastichen van de ene set en het aantal parastichen van de andere set zijn twee opeenvolgende termen uit de reeks 1,2,3,5,8,13 enz. Zo treffen we bij dennenkegels vaak de aantallen 8 en 13 aan. In de praktijk zijn in deze gevallen de hoekafstanden tussen de opééenvolgende bladeren, schubben, bloemen etc. nauwelijks te onderscheiden van de gulden hoek van ca. 137.5° . De parastichen vormen een wezenlijk onderdeel van diepgaande wiskundige beschrijvingen van de phyllotaxis (zie ook noot 9)

6. Ongeveer vierhonderd jaar geleden benoemde Prins Maurits de scherm- en rekenmeester Ludolph van Ceulen aan de genieschool in Leiden. Het levenswerk van Ludolph van Ceulen was het berekenen van de decimalen van Pi. Toen van Ceulen in 1610 overleed had hij 35 decimalen berekend. Deze werden gepubliceerd op zijn grafsteen in de Leidse Pieterskerk. De steen is in de negentiende eeuw verdwenen. Door het initiatief van prof. dr. Hendrik Lenstra, verbonden aan het Mathematisch Instituut in Leiden, werd in het jaar 2000 een gedenksteen voor Ludolph van Ceulen met de 35 decimalen van Pi aangebracht op één van de pilaren in de Pieterskerk.
7. A. Zeising. *Neue Lehre von der Proportionen des menschlichen Körpers*. Leipzig, 1854.
8. Albert van der Schoot. *De ontstelling van Pythagoras. Over de geschiedenis van de goddelijke proportie*. Tweede druk. Agora. Baarn, 1999.
9. De classificatie van bladstanden zoals die is aan te treffen in de klassieke botanische leerboeken, en waarvan ik de hoofdreeks heb besproken, is terug te voeren op het grondleggende empirische onderzoek van de botanicus A. Braun (gepubliceerd o.a. in *Nova Acta Academiae Caesareae Germanicae Leopoldinae* nr. 15, 1830, pp 199-401; als boek herdrukt in Bonn 1831; en in *Flora Jg 18, I Band*, 1835, pp 145-192). Een recent verklarend overzicht van de verschillende benaderingen van de phyllotaxis, inclusief diepergaand wiskundige beschrijvingen ervan, is te vinden in o.a.: Roger V Jean. *Phyllotaxis. A systematic study in Plant Morphogenesis*. Cambridge University Press. 1994 USA
10. S. Douady and Y Couder. *Phyllotaxis as a physical self-organized growth process*. *Physical Review Letters* 68, no 13, 1992, pp 2098-2101
11. M. Kunz. *Some analytical results about two physical models of Phyllotaxis*. *Commun. Math. Phys.* 169, 1995, pp 261-295

12. Philip Ball. *The Selfmade Tapestry, pattern formation in nature*. Oxford University Press, 1999.
13. Ian Stewart. *Life's Other Secret. The new mathematics of the living world*. Penguin Books, 1998.