



UvA-DARE (Digital Academic Repository)

Vast in het spoor van Darwin : biografie van Hugo de Vries

Zevenhuizen, E.J.A.

Publication date
2008

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):

Zevenhuizen, E. J. A. (2008). *Vast in het spoor van Darwin : biografie van Hugo de Vries*.

General rights

It is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), other than for strictly personal, individual use, unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Disclaimer/Complaints regulations

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <https://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, Singel 425, 1012 WP Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.



V

Theoretische en experimentele pangenesis

1886-1900

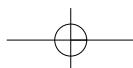
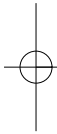
*'For some time I have been studying the causes of the variations of plants, as described in your treatise on the variations of animals and plants under domestication, and have endeavoured to collect some more facts on this theme. In your Origin of species you have promised a volume on the variations of animals and plants in the wild state and I very much hope that some day you will have the kindness of fulfilling this promise and of making us acquainted with the results of your investigations on this most interesting subject.'*¹

Op 15 oktober 1881 nam Hugo de Vries weer eens de pen op om een brief aan Charles Darwin te schrijven. Zojuist had hij van hem een exemplaar ontvangen van diens nieuwste boek en dat verdiende natuurlijk een bedankje.² Hij maakte van de gelegenheid gebruik Darwin te vertellen dat hij, naast het onderzoek naar plantengroei, een nieuw onderwerp had aangepakt: de oorzaak van de variatie bij planten. Darwin reageerde op dat nieuwtje met een mengeling van enthousiasme en spijt: 'I am delighted to hear that you intend working on the causes of variation. It is a grand subject, and if I were not so old, I would take it up experimentally. But I am very worn out, and will not attempt writing on any difficult and complex subject again. I fear that I have fallen into many mistakes in my book on the power of movement in plants, and this ought to be a caution to me'.³ Darwin overleed een half jaar later, op 19 april 1882.

Het boek *The variation of animals and plants under domestication* waar De Vries in zijn brief naar verwijst, had Darwin in 1868 gepubliceerd. De bedoeling ervan was een overzicht te geven van de vormveranderingen die planten en dieren in de loop der tijd hebben ondergaan doordat de mens steeds de individuen met de voor hem gunstige eigenschappen heeft geselecteerd. Daarmee hoopte hij 'to obtain some light, little though it be, on the causes of variability, – on the



laws that govern it ..., – and on the amount of change to which domesticated organisms are liable’ en zo dichterbij de oplossing van het grote vraagstuk dat hij bijna tien jaar eerder in zijn *Origin of species* had besproken: ‘The conversion of varieties into species – that is, the augmentation of the slight differences characteristic of varieties into the greater differences characteristic of species and genera, including the admirable adaptations of each being to its complex organic and inorganic conditions of life’. In het één na laatste hoofdstuk had Darwin een hypothese beschreven waarmee hij als afsluiting alle gegeven voorbeelden van erfelijkheid en variatie door een gemeenschappelijke oorzaak met elkaar had verbonden, een ambitieuze onderneming die hij met veel terughoudendheid had gepresenteerd: ‘I am aware that my view is merely a provisional hypothesis or speculation, but until a better one be advanced, it will serve to bring together a multitude of facts which are at present left disconnected by any efficient cause’. Hij had zijn hypothese ‘pangensis’ gedoopt.⁴ Darwins voorzichtigheid had weinig geholpen: de pangensis was zwaar onder vuur komen te liggen.⁵ De kritiek was onder andere geweest dat de hypothese teruggreep op achterhaalde ideeën. Julius Sachs, het orakel van de aanhangers van het moderne reductionistisch en mechanisch denken in de biologie, had opgemerkt dat Darwins bewering dat een voorplantingscel alle eigenschappen van een individu bevat op één lijn staat met het achttiende-eeuwse preformationisme: de opvatting dat in een zaadcel of eicel een volledig gevormd individu aanwezig is. Dat idee had de onvermijdelijke consequentie dat de gehele mensheid reeds aanwezig moet zijn geweest in de zaadcellen van Adam, of de eicellen van Eva. Iedereen die maar iets wist van plantenfysiologie begreep volgens Sachs dat een dergelijk idee ‘ausserhalb jeder ernstern Naturwissenschaft liegt’.⁶ Ook De Vries had kritiek op de pangensis gehad. In een stelling bij zijn proefschrift uit 1870 had hij de mening uitgesproken dat de hypothese ‘de veranderlijkheid der soort niet (kan) verklaren’. Daar was hij intussen van teruggekomen, want aan Darwin schreef hij in zijn eerder aangehaalde brief: ‘I have always been especially interested in your hypothesis of pangensis, and have collected a series of facts in favour of it’. Dat zal Darwin deugd gedaan hebben, want de kritiek op de pangensis was hem zwaar gevallen. Aan het eind van zijn leven sprak hij spijtig over zijn ‘well-abused hypothesis’.⁷ Voor De Vries zou de pangensis in de volgende decennia het uitgangspunt vormen voor al zijn wetenschappelijk denken en doen.



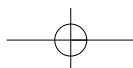
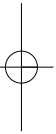


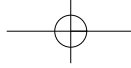
Darwins pangensis

Darwin was bij het opstellen van zijn pangensis uitgegaan van het toen nog betrekkelijk nieuwe (en nog niet door iedereen geaccepteerde) idee dat de groei van elk organisme berust op celdeling, dat dus elke nieuwe cel voortkomt uit een reeds bestaande, identieke cel, en dat groepen cellen verschillende weefsels en organen vormen. 'But besides this means of increase I assume that cells ... throw off minute granules or atoms, which circulate freely throughout the system, and when supplied with proper nutriment multiply by self-division, subsequently becoming developed into cells like those from which they were derived. These granules, for the sake of distinctness, may be called cell-gemmules, or, as the cellular theory is not fully established, simply gemmules'. Darwin stelde zich voor dat, nadat uit een bestaande cel een nieuwe cel is ontstaan, deze gemmules uit de moedercel doordringen in de dochtercel. Door hen 'geïnstrueerd' ontwikkelt de dochtercel zich tot een kopie van de moedercel. In sommige cellen verzamelen zich alle gemmules die de lichaamscellen tijdens elk stadium van hun bestaan produceren, namelijk de voortplantingscellen en bij planten tevens de cellen van de knoppen. Uit de delen ontstaat dus opnieuw het geheel: pan-genesis.

Ook lichaamscellen zouden volgens Darwin soms alle gemmules bevatten. Bij bepaalde soorten planten kan uit een klein stukje blad een hele nieuwe plant groeien, en uit een klein stukje koraal kan nieuw koraal groeien. Uit dergelijke gevallen moest volgens Darwin geconcludeerd worden dat er geen essentieel verschil bestaat tussen seksuele en asexuele voortplanting. Dat bleek volgens hem ook uit het verschijnsel parthenogenese: het ontstaan van een organisme uit een onbevuchte eicel. Kennelijk bevat in deze gevallen een eicel voldoende gemmules om alle volgende cellen de benodigde informatie te verschaffen. De gemmules moeten uiteraard bijzonder klein zijn, maar aangezien ze levende wezens zijn moeten ze tegelijkertijd een complexe bouw hebben en uit vele moleculen bestaan. De hoeveelheden identieke gemmules kunnen wisselen. Dat zou verklaren waarom hybriden in sommige eigenschappen meer op de vader en in andere eigenschappen meer op de moeder lijken: de gemmules van de ene ouder kunnen die van de andere in aantal overvleugelen. Gemmules kunnen in latente staat blijven, soms generaties lang. Een eigenschap kan daardoor één of meer generaties onzichtbaar blijven.

Cellen zouden volgens Darwin tijdens al hun verschillende stadia van ontwikkeling gemmules produceren. Daardoor kunnen dochtercellen ook weer alle stadia doorlopen. Veranderingen die een organisme of orgaan tijdens zijn

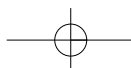




leven doormaakt werken door in de gemmules: 'In variations caused by the direct action of changed conditions ... the tissues of the body ... are directly affected by the new conditions, and consequently throw off modified gemmules, which are transmitted with their newly acquired peculiarities to the offspring'. De verandering zou pas goed zichtbaar worden als de veranderde gemmules zich in voldoende mate vermenigvuldigd hebben, wat doorgaans enkele generaties duurt. Darwin gaf daarvan verschillende voorbeelden. Doordat de wilde eend na domesticatie minder is gaan lopen en vliegen, zijn de botten van vorm veranderd en is de tamme eend ontstaan. De retriever kan apporteren doordat de mens het hem geleerd heeft. En schapen die in een warmer klimaat zijn gaan leven hebben een dunnere vacht gekregen.

De opvatting dat eigenschappen die onder invloed van de omgeving zijn veranderd kunnen worden overgedragen aan volgende generaties was op het moment dat Darwin zijn hypothese publiceerde niet onomstreden, maar zij veroorzaakte nog niet de grote verontwaardiging die haar later te beurt zou vallen. De veronderstelling van de erfelijkheid van verworven eigenschappen had haar bekendheid vooral te danken aan de Franse zoöloog Jean-Baptiste Lamarck. In het begin van de negentiende eeuw had Lamarck een theorie gepubliceerd waarin hij het ontstaan van nieuwe soorten mede met behulp van die opvatting had verklaard. Hij had die niet zelf bedacht maar aan eerdere evolutionisten (of 'transformisten', zoals ze in hun tijd werden genoemd) ontleend. Het bekendste voorbeeld dat Lamarck gaf om deze visie te ondersteunen is de giraf. Doordat het dier in het droge en kale Afrika leeft is het noodzaak boombladen te eten. De noodzaak zich uit te rekken om bij de bladen te komen had in de loop van vele generaties zijn voorpoten en nek steeds langer doen worden. Lamarck had in zijn eigen tijd weinig waardering voor zijn evolutietheorie gekregen, en vanwege zijn aanname van de erfelijkheid van verworven eigenschappen is hij later vaak belachelijk gemaakt.⁸

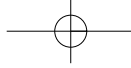
Samenvattend stelde Darwin dat alle variabiliteit teruggevoerd moet worden op twee groepen oorzaken. 'Firstly, on the deficiency, superabundance, fusion, and transposition of gemmules, and on the redevelopment of those which have long been dormant. In these cases the gemmules themselves have undergone no modification; but the mutations in the above respects will amply account for much fluctuating variability. Secondly, in the cases in which the organisation has been modified by changed conditions, the increased use or disuse of parts, or any other cause, the gemmules cast off from the modified units of the body will be themselves modified, and, when sufficiently multiplied, will be developed into new and changed structures'.



Een Vriesiaanse interpretatie

Na Darwin hadden meer mensen zich gewaagd aan het opstellen van een erfelijkheidstheorie. Zij hadden dankbaar gebruik gemaakt van nieuwe cytologische en embryologische ontdekkingen en inzichten waardoor hun theorieën heel wat beter onderbouwd waren dan de pangensis. Sommigen volgden het principe van de pangensis, anderen gingen er, als reactie, juist tegenin. Gemeenschappelijk kenmerk van alle theorieën was dat zij waren gebaseerd op reductionistisch-materialistische principes: alle erfelijke eigenschappen werden gebonden gedacht aan moleculen in het protoplasma, of, volgens sommige theorieën, aan alleen moleculen in de celkern. Wat de chemische samenstelling en grootte van de moleculen is, of de moleculen samenwerken in groepen of dat de moleculen (enkelvoudig of in groepen) zelf de erfelijke eigenschappen in zich dragen, daarover waren verschillende meningen. Een hele reeks opvattingen was geopperd en daarmee een bonte verzameling exotische namen om de dragers van erfelijke eigenschappen aan te duiden, zoals 'physiological units', 'granula', 'gemmen', 'idioblasten' en 'plastidulen', de laatste nog onder te verdelen in 'plasmodulen' en 'coccodulen'.⁹

Hoewel De Vries Darwins theorie boven die van anderen verkoos, had ook hij enkele eigen, van de pangensis afwijkende ideeën over erfelijkheid. Dat blijkt uit de reeks artikelen die hij in de jaren 1885-1887 publiceerde in het *Maandblad van de Nederlandsche Maatschappij van Landbouw onder de gemeenschappelijke titel 'Beschouwingen over het verbeteren van de rassen onzer cultuurplanten'*. Sommige opvattingen van Darwin verwierp hij, ideeën van anderen voegde hij aan de pangensis toe en ook gaf hij Darwins woorden wel eens een eigen interpretatie. Met de artikelen wilde hij boeren en tuinders laten zien aan welke wetten de variatie in de natuur gebonden is. Die kennis zouden zij met vrucht bij de veredeling van planten en dieren kunnen inzetten; er kon naar zijn idee op dat punt namelijk nog heel wat vooruitgang geboekt worden. De artikelenreeks was daarom geen praktische handleiding maar een voornamelijk theoretisch betoog. Kennis van de erfelijkheid was noodzakelijk om variatie goed te kunnen begrijpen, zo betoogde De Vries. Variaties zijn namelijk slechts 'afwijkingen van den hoofdregel der erfelijkheid, volgens welke de eigenschappen der ouders op de kinderen overgaan. ... De leer der erfelijkheid omvat dus ook de leer der variabiliteit, en de oorzaken dezer laatste kunnen slechts met die der eerste te samen opgespoord en behandeld worden'. Variatie die ontstaat door verschillen in grondsoort, vochtigheid, bemesting en dergelijke behandelde hij daarom niet: die zijn niet erfelijk en voor de veredeling daarom niet van belang. 'Erfelijkheid, zij het



slechts in geringen graad, is dus het kenmerk van elke echte variatie'. Overigens noemt De Vries het woord 'pangenesi's' nergens, wellicht om zijn verhaal niet te ingewikkeld te maken.¹⁰

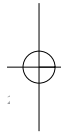
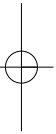
Alle cellen van elk organisme, zo leerde De Vries zijn lezers, ontstaan door deling uit één cel, de kiemcel, die op zijn beurt is ontstaan als afsplitsing van een volwassen organisme (bij aseksuele voortplanting) of door de samensmelting van twee voortplantingscellen (bij seksuele voortplanting). 'Elk levend wezen is dus oorspronkelijk door celdeeling uit één of twee andere levende wezens ontsproten; het protoplasma van het kind vormt dus slechts een door groei sterk vermeerderd deel van het protoplasma der ouders, dat zich daarvan als kiem heeft afgescheiden. De levende stof gaat onafgebroken van het ene wezen op het andere over'. Door de opeenvolgende celdelingen zal van het oorspronkelijke protoplasma dat de kiemcel bevatte uiteindelijk niet veel overblijven. 'Doch tijdens al deze deelingen van den protoplast en den kern is dit gedeelte telkens, ten koste van het opgenomen voedsel, weer aangegroeid tot ongeveer de oorspronkelijke grootte, en daarbij hebben steeds de nieuw opgenomen stofdeeltjes eigenschappen ontvangen, gelijk aan die der reeds aanwezige stof. Zodoende kunnen talrijke cel- en kerndeelingen plaats vinden, zonder dat op den duur de levende protoplasmatische stof in elke cel een vermindering ondergaat'. Dit betekent dat de oorspronkelijke kiemcel waaruit een organisme groeit en de kiemcel die het op zijn of haar beurt weer voortbrengt door een lange reeks celdelingen met elkaar verbonden zijn. 'Wij willen deze onafgebroken reeks van door cel- en kerndeeling uit elkander ontspringende cellen, die de beide kiemcellen verbinden, met den naam van kiembaan bestempelen ... daar zij als het ware de baan vormt waarlangs de erfelijke eigenschappen van kiemcel tot kiemcel overgaan'.

Dit idee van de kiembaan ontleende De Vries aan de erfelijkheidstheorie die August Weismann, hoogleraar zoölogie uit Freiburg, begin jaren tachtig had opgesteld. Volgens Weismann zouden in het kernplasma van de kiemcel alle eigenschappen aanwezig zijn; hij betitelde dit dan ook als het 'kiemplasma'. Wanneer de kiemcel zich gaat delen en zich tot embryo gaat ontwikkelen, treedt al snel differentiatie op. De cellen die het weefsel vormen dat later de voortplantingscellen voortbrengt ontvangen het kiemplasma in onveranderde samenstelling. De overige (somatische) cellen ontvangen slechts dat gedeelte van het kiemplasma (en dus van de eigenschappen) dat nodig is voor hun specifieke functie. Naast 'kiemplasma' was er volgens Weismann dan ook 'somatisch plasma'. Dat uit somatische cellen soms een geheel of gedeeltelijk nieuw organisme kan groeien verklaarde Weismann door aan te nemen dat



deze cellen toch een kleine hoeveelheid kiemplasma ontvangen hebben. Contacten tussen somatische cellen en kiembaancellen zouden er niet zijn; de twee bestaan geheel onafhankelijk van elkaar. Organen die tijdens hun leven veranderingen ondergaan kunnen die dan ook niet overbrengen op de voortplantingscellen en dus op een volgende generatie. Hiermee had Weismann naar zijn overtuiging definitief afgerekend met het idee van de erfelijkheid van verworven eigenschappen. Dat soorten in de loop van generaties niettemin kunnen veranderen moet zijn oorsprong hebben in veranderingen die zich voordoen in de cellen van de weefsels die de voortplantingscellen voortbrengen.¹¹

Door middel van de kiembanen zijn alle generaties door een ‘stoffelijk verband’ met elkaar verbonden, aldus De Vries. ‘De levende stof die deze kiembanen vormt en die uit zich zelve tevens alle overige cellen, en dus alle organen, voortbrengt, terwijl zij door middel van het opgenomen voedsel zich voortdurend regeneert en reproduceert, is het protoplasma, dat dus wel met recht als de stoffelijke grondslag van het leven mag beschouwd worden’. Zoals in het vorige hoofdstuk beschreven betoogde hij in een ander artikel uit de reeks voor het *Maandblad* dat het levende protoplasma uit dezelfde chemische elementen is opgebouwd als levenloze stoffen en dat in de levende en de levenloze stof dezelfde natuurkundige en chemische wetten actief zijn. Het verschil zou slechts zijn dat de moleculen van levende stoffen een veel complexere bouw hebben dan de moleculen van levenloze stoffen. Het lag volgens De Vries voor de hand ‘dat de aanwezigheid van gelijke moleculen in het protoplasma van twee planten, dat is dus het bezit van denzelfden stoffelijken bouw, de oorzaak van hare zichtbare overeenkomst, in vormen en verrichtingen, moet zijn. De samenstellende moleculen van het protoplasma gaan bij de voortplanting van de ouders over op hunne kinderen; zij moeten hier dezelfde erfelijke eigenschappen vertegenwoordigen als daar. Met andere woorden: wij moeten ons voorstellen dat de erfelijke eigenschappen gevolgen zijn van de scheikundige eigenschappen der kleinste stofdeeltjes waaruit de cellen zijn opgebouwd, en dat zij daarom met deze stoffelijke moleculen van het eene geslacht op het andere overgaan’. Onder de microscoop zijn de moleculen die de erfelijke eigenschappen dragen niet zichtbaar. ‘Wel ontwaart men bij sterke vergrooing niet zelden in menigen protoplast en in menige kern een fijne structuur, en verraden de ingewikkelde verschijnselen die de kern- en celdeeling begeleiden de aanwezigheid eener bepaalde organisatie’, zo omschrijft De Vries wat later de verdubbeling en de daaropvolgende splitsing van chromosomen zou blijken te zijn. ‘Maar tusschen deze en de in het protoplasma

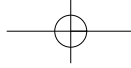




sluimerende erfelijke vermogens is nergens eenig bepaald verband bekend dat ons tot eene verklaring der laatsten zou kunnen helpen'. Net als bij zijn betoog over de kiembanen was er bij dit alles maar weinig dat De Vries aan Darwin had ontleend. Het meeste kwam uit recent chemisch en cytologisch onderzoek.

Zoals chemische veranderingen van de moleculen verantwoordelijk zijn voor fysiologische processen, zo moeten 'de stoffelijke omzettingen in de cellen die gepaard gaan met de veranderingen in de onderlinge verhoudingen tusschen de erfelijke eigenschappen' de oorzaken zijn van variatie. Anders gesteld: 'De variabiliteit berust op de veranderlijkheid van de getalsverhouding der erfelijke eigenschappen'. De Vries is hiermee na zijn chemische uitstapje weer terug bij Darwins pangenesis en wel het idee dat de dragers van een erfelijke eigenschap in aantal kunnen wisselen, waardoor die eigenschap in verschillende intensiteiten kan voorkomen en zelfs ogenschijnlijk kan verdwijnen. En het idee dat er van tijd tot tijd geheel nieuwe eigenschappen kunnen ontstaan. 'Wij komen hier echter op een geheel ander gebied, een gebied dat voor de afstammingsleer van het hoogste belang doch voor onze empirische behandeling nog slechts zeer weinig toegankelijk is'. De Vries gaat er niet verder op in: de kennis over het ontstaan van nieuwe eigenschappen was volgens hem nog veel te beperkt om er iets zinnigs over te kunnen zeggen.

Hoe was het nu mogelijk dat 'veranderingen in de onderlinge verhouding der erfelijke eigenschappen ... door stoffelijke veranderingen in de samenstelling van het protoplasma en de kern der kiembaan-cellen kunnen veroorzaakt worden'? Om daar inzicht in te krijgen was het volgens De Vries eerst nodig duidelijkheid te krijgen over een ander vraagstuk: zijn alle protoplasmamoleculen van één biologische soort identiek van bouw (een opvatting verkondigd door de Engelse filosoof Herbert Spencer in 1864) of zijn zij verschillend (zoals door Darwin in zijn *Variation* beweerd)? Volgens De Vries was er veel dat voor Darwins opvatting pleitte. Volgens Spencers visie zou elk afzonderlijk molecuul alle eigenschappen van de soort in zich moeten dragen, bij Darwins visie kon men elke afzonderlijke eigenschap, of groep eigenschappen, aan een ander molecuul toekennen. In de eerste visie zou men net zoveel typen dragers moeten veronderstellen als er variëteiten zijn, in de tweede zou een beperkt aantal typen dragers in steeds wisselende combinaties en aantallen voldoende zijn. Onderzoek had duidelijk gemaakt dat het protoplasma van één cel niet op alle plaatsen dezelfde eigenschappen heeft. 'Dit wijst er ons op dat ook de moleculaire samenstelling niet overal dezelfde kan wezen, en dit is slechts dan mogelijk wanneer het protoplasma uit ongelijke moleculen is opgebouwd,

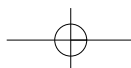
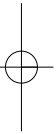


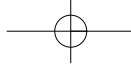
wier betrekkelijk aantal dan op verschillende plaatsen verschillen kan'. Met dat laatste kon men het ontstaan van de verschillende organen van een organisme verklaren 'daar in elke cel en in elk orgaan natuurlijk die eigenschap het meest op de voorgrond zal treden waarvan de dragers in het protoplasma het talrijkst vertegenwoordigd zijn'. En een kruising was eenvoudig te verklaren als 'eene vermenging van ongelijksoortige moleculen in dezelfde protoplasten'.

Aangezien Darwin het principe van de celdeling huldigde, zou volgens De Vries het principe van de kiembanen ook in de pangeneses vervat zijn. Daarnaast zou Darwin het transport van erfelijke eigenschappen naar de voortplantingscellen in enkele gevallen verklaard hebben door een 'hulphypothese', namelijk het vrij door het organisme bewegen van gemmules. Volgens De Vries had Darwin daarvoor enkele redelijke maar toch onvoldoend overtuigende argumenten gegeven. En er waren ook juist gevallen te bedenken waarbij het transport niet goed past. Hoe men zich het transport moet voorstellen was bovendien onduidelijk. 'Onder deze omstandigheden komt het mij het beste voor de transport-hypothese voorloopig te laten rusten, en haar geen invloed op onze beschouwingen toe te kennen, zoolang omtrent de bovenbedoelde questieuze feiten de ervaring niet met volkomen zekerheid uitspraak gedaan heeft'. Veel meer voor de hand lag dat bij elke deling alle soorten protoplasmamoleculen worden verdeeld en dat 'vóór elke celdeeling de moleculen zoodanig geschikt worden dat in beide toekomstige helften alle soorten dezer eenheden vertegenwoordigd zijn. Welke krachten dit bewerken kunnen is vooralsnog volkomen onbekend en hierin ligt zonder twijfel een der grootste moeilijkheden die aan de voorstelling der ongelijksoortige eenheden verbonden zijn'.

Op de oorspronkelijke vraag, namelijk hoe men zich moet voorstellen dat door chemische veranderingen in het protoplasma de getalsverhoudingen tussen de dragers van de erfelijke eigenschappen zich wijzigen, komt De Vries na dit pleidooi voor Darwins pangeneses niet meer terug. Hij had alleen verder aannemelijk gemaakt dat er wijzigingen in de getalsverhoudingen plaatsvinden. Immers, als elke drager alle eigenschappen in zich heeft, kunnen er tussen de eigenschappen waar die dragers uit bestaan onderling nooit verschillen ontstaan en is variatie uitgesloten.

Naast de aanname van Weismanns kiembaan-theorie, de ideeën over de chemische samenstelling van de dragers van de erfelijke eigenschappen en het verwerpen van de transport-hypothese verschilt De Vries op nóg een punt van Darwin. Zoals eerder aangegeven stelde De Vries zich de dragers van de eigen-





schappen voor als (levende) moleculen, terwijl Darwin ze zich had voorgesteld als (levende) gemmules die uit vele moleculen bestaan.¹² Darwin had overigens in het midden gelaten of een gemmule de drager is van één eigenschap of van meer eigenschappen, of de afzonderlijke gemmules onafhankelijk van elkaar zijn of dat zij samenwerken: 'A feather, for instance, is a complex structure, and, as each separate part is liable to inherited variations, I conclude that each feather certainly generates a large number of gemmules; but it is possible that these may be aggregated into a compound gemmule'. Zo kwamen ze wel erg dicht in de buurt van Spencers deeltjes, en het is dus begrijpelijk dat De Vries naar deze opmerking van Darwin niet verwijst.

De Vries' pangenesis

In het voorjaar van 1888 besloot Hugo de Vries zijn, op Darwins pangenesis gebaseerde, ideeën over de overdracht van erfelijke eigenschappen nogmaals op papier te zetten. Had hij zich in zijn 'Beschouwingen' gericht op de practici, dit keer wilde hij de theoretici, zijn vakgenoten, aanspreken. En dus koos hij voor de wetenschappelijke *lingua franca* van dat moment: het Duits. En wellicht om het geheel nog meer cachet te geven koos hij er bovendien voor zijn ideeën niet in een tijdschrift te publiceren maar als boek uit te geven. Het zou, zijn proefschrift en zijn *Habilitationsschrift* niet meegerekend, zijn eerste wetenschappelijke boek worden. De titel die hij eraan gaf was tevens de naam die hij voor zijn eigen versie van Darwins erfelijkheidshypothese had bedacht: *Intracellulare Pangenesis*. Zijn vrienden Beijerinck en Moll gebruikte hij tijdens het schrijven als klankbord. Op 26 juni, kort voordat hij met schrijven begon, gaf De Vries in een lezing voor het Provinciaal Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen de hoofdlijnen van zijn theorie weer.¹³ 'Ik koos dit onderwerp om nog eens vollediger van u en Beijerinck te vernemen op welke punten nog onzekerheid of oneensheid bestaat', schreef hij aan Moll.¹⁴ Toen hij enkele maanden later het manuscript gereed had, gaf hij het beiden ter lezing. Beijerinck leverde nogal wat commentaar op het eerste deel. Het tweede deel liet hij ongemoeid, wat echter niet betekende dat zijn oordeel daarover positief was. 'Hij heeft het slechts doorgezien', schreef De Vries aan Moll. 'Het was hem, geloof ik, te langdradig om het te lezen. Het eerste vond hij daarentegen weer veel te kort'.¹⁵ Van Moll, al meer dan tien jaar zijn belangrijkste meedenker en meezer, verwachtte De Vries het belangrijkste commentaar. 'Lees de *Intracellulare Pangenesis* op je gemak, hoe grondiger je die bestudeert, hoe meer ik er van profiteeren zal', schreef hij, en met verwijzing naar een artikel dat Moll kort tevoren tot zijn tevredenheid had becommentarieerd: 'Gek



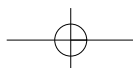
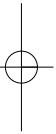
zou 't zijn als er ook zulke bokken in stonden en bleven, dan was alle kans op succes verkeken'.¹⁶

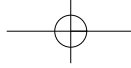
Moll liet zich niet onbetuigd: hij schreef een uitgebreid commentaar¹⁷ en raadpleegde ook de hoogleraar fysiologie in zijn woonplaats Utrecht, C.A. Pekelharing, een oude studievriend van De Vries. Diens opmerkingen vielen De Vries zwaar. 'P[ekelharing]'s bezwaren tegen latente eigenschappen kan ik niet toegeven', schreef hij aan Moll. 'Ook maakt het het nog veel moeilijker om te zeggen wat ik bedoel. Ik bespeur dat dit mij toch veelal mislukt is'.¹⁸ Pekelharings opmerkingen lieten hem echter niet los, want speciaal om nog eens met hem te kunnen discussiëren besprak De Vries zijn theorie in de november-vergadering van de afdeling Natuurkunde van de Koninklijke Akademie van Wetenschappen, toen het manuscript van zijn boek al naar de drukker was.¹⁹ Ook Molls kritiek, hoewel naar zijn idee grotendeels terecht, leverde De Vries veel hoofdbrekens op. 'Het correctiewerk vordert langzaam en het gaat veel moeilijker dan anders, als wij alles samen afgesproken hebben', schreef hij hem. 'Ik weet lang niet altijd of gij mijnen correctie beter zult vinden dan 't oorspronkelijke. De geheele geschiedenis begint mij erg tegen te vallen. 'k Wilde dat ik het nooit begonnen was. 't Leek vooraf zoo gemakkelijk'.²⁰ Na enkele dagen stevig doorwerken had De Vries alle correcties verwerkt, maar tevreden over het eindresultaat was hij niet. 'Het was niet gemakkelijk het stuk naar uw wenschen te verbeteren, en het heele ding staat mij nu tegen. Ik ben zeer blij dat het nu achter den rug is'.²¹

Moll hielp zijn Amsterdamse vriend ook om diens ideeën buiten Europa te verspreiden. Tegelijk met het beoordelen van het manuscript schreef hij voor het Amerikaanse tijdschrift *The Botanical Gazette* een uitvoerig en lovend uittreksel; het verscheen in het voorjaar van 1889. Molls Engels was beter dan dat van De Vries, maar toch kostte het schrijven hem veel tijd. De Vries was er zeer tevreden over: 'Het is verreweg beter dan mijn boek. Als ik eens zoo duidelijk kon zijn!', oordeelde hij na lezing van het manuscript. En nadat het was gepubliceerd: 'Zulk een uittreksel draagt eigenlijk nog meer tot verspreiding van de pangensis bij dan mijn boekje zelf'.²²

Uitgeverij Gustav Fischer in Jena bleek interesse te hebben om *Intracellulare Pangensis* uit te geven. Omstreeks 10 november 1888 stuurde De Vries het manuscript op en twee maanden later kon hij de eerste presentemplaren versturen. Voor Moll liet hij als dank voor het vele werk, het schrijven van het uittreksel en 'voor den belangrijken steun voor mijne pogingen tot herstel der pangensis' een exemplaar in harde kaft inbinden.²³

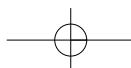
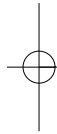
Intracellulare Pangensis bestaat uit twee delen. In het eerste deel toont De

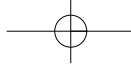




Vries aan dat Darwins pangensis-gedachte niet alleen zeer aannemelijk maar zelfs onvermijdelijk is; zij was eigenlijk geen hypothese maar eenvoudig een 'Postulat' waarvan iedereen die over de zaak nadacht als vanzelf de juistheid zou inzien. In het tweede deel bespreekt hij zijn eigen, volgens hem slechts in geringe mate van Darwins ideeën afwijkende pangensis-theorie. De voors en tegens zoals genoemd in de 'Beschouwingen' komen opnieuw voorbij, maar De Vries gaat nu dieper op de zaak in, presenteert nieuwe argumenten en het betoog heeft een duidelijke opbouw. In het eerste deel poneert De Vries een stelling en maakt die vervolgens met een overvloed aan argumenten aannemelijk. In het tweede deel geeft hij eerst een grote hoeveelheid empirisch verkregen feiten en concludeert daarmee vervolgens de juistheid van een stelling.

De stelling in het eerste deel is dat het soortbeeld geen eenheid is, maar is opgebouwd uit zelfstandige eigenschappen die in alle mogelijke vormen met elkaar mengbaar zijn. Dat zou ten eerste blijken uit de evolutie: de hogere soorten zijn uit eenvoudigere vormen ontstaan doordat er steeds nieuwe eigenschappen bij zijn gekomen. Dezelfde eigenschap kan men dan ook bij zeer verschillende organismen aantreffen. Insectenetende planten en dieren gebruiken bijvoorbeeld dezelfde stoffen bij het verteren van dierlijke eiwitten. (De Vries was door dit aan Darwin ontleende feit blijkbaar zeer getroffen. Al ruim tien jaar eerder had hij het gemeld bij een bespreking van diens *Insectivorous plants*). Verder bewijs voor de stelling zou geleverd worden door de vorming van organen, knopvariatie en het ontstaan van mannelijke en vrouwelijke takken aan één enkele plant. Zij zouden op 'einer Art Entmischung' berusten: 'Die in der jungen Pflanze vereinigten Anlagen trennen sich von einander um zur Entfaltung gelangen zu können'. Kwekers zouden bovendien de afgelopen decennia een enorme hoeveelheid bewijsmateriaal voor de stelling bijeengebracht hebben met de vele nieuwe producten die zij op de markt hadden gebracht. Ze hadden daarmee laten zien dat elke eigenschap, onafhankelijk van andere, variabel is, en dat eigenschappen die generaties geleden waren verdwenen weer konden opduiken (een verschijnsel dat 'atavisme' werd genoemd). Verder hadden zij met allerlei voorbeelden van 'ontmenging', zoals bonte bladen en gestreepte bloemen, aangetoond dat erfelijke eigenschappen mengbaar zijn. Kruisingen tussen variëteiten en soorten hadden echter wel de meest treffende voorbeelden opgeleverd van de mengbaarheid en zelfstandigheid van eigenschappen. In de hybride liggen de eigenschappen van de beide ouderplanten duidelijk zichtbaar gemengd: in sommige eigenschappen lijkt de plant op de vader, in andere op de moeder. In haar nakomelingen treden alle mogelijke combinaties op: 'Einige kehren zu

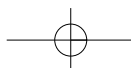
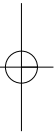




der Form des Vaters, andere zu jener der Mutter zurück²⁴; eine dritte Gruppe steht in der Mitte. Zwischen diesen stellen sich die übrigen in bunter Abwechslung väterlicher und mütterlicher Merkmale, und fast in jedem Grade gegenseitiger Mischung'. Hybridisatie zou volgens De Vries niet verschillen van de normale zelf- en kruisbestuiving. Ook daarbij worden de afzonderlijke eigenschappen van twee planten met elkaar vermengd. 'Selbständigkeit und Mischbarkeit, das sind also die wesentlichsten Eigenschaften des erblichen Anlagen aller Organismen', zo concludeert De Vries. 'Eine Hypothese zu finden welche diese Eigenschaften unserem Verständniss näher führt, das ist nach meiner Ansicht die Hauptaufgabe einer jeden Vererbungstheorie'.²⁵

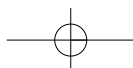
Met deze zin maakt De Vries een bruggetje naar het volgende hoofdstuk waarin hij de verschillende erfelijkheidstheorieën die in de afgelopen decennia waren geopperd aan de eerder geponeerde en nu ampel bewezen stelling toetst. Maar alvorens dat te doen introduceert hij nog een tweede stelling, namelijk dat de erfelijke eigenschappen gebonden zijn aan de moleculen die het protoplasma vormen. Hij maakt deze stelling aannemelijk met dezelfde argumenten als in de 'Beschouwingen': alle materie bestaat uit moleculen, het protoplasma niet uitgezonderd, en fysiologisch onderzoek heeft aangetoond dat levensverschijnselen terug te voeren zijn op chemische omzettingen van deze moleculen die het bijzondere vermogen hebben zich te dupliceren door assimilatie van voedingsstoffen en zuurstof. De in het protoplasma te onderscheiden stoffen waarvan de chemische structuur bekend is en zelfs kunstmatig nageemaakt kan worden, hebben deze eigenschappen niet. De 'levende moleculen' moeten daarom een bijzondere en zeer complexe bouw hebben. Men moet ze zien als 'morphologische Einheiten', die zijn opgebouwd uit vele moleculen en het karakter hebben van minuscule organismen. Daarmee vervallen volgens De Vries vanzelf theorieën die de erfelijke eigenschappen gekoppeld denken aan de enkelvoudige moleculen in het celvocht, zoals de theorieën van Louis Elsberg, keelarts en hoogleraar aan de University of New York (niet bepaald een autoriteit op het gebied van de erfelijkheid) en van Ernst Haeckel, hoogleraar in Jena en de grootste verdediger van Darwin in Duitsland (en beslist wel een groot autoriteit). Haeckel had zich het verschil tussen levende en levenloze materie weliswaar gerealiseerd maar volgens De Vries daarvoor de moleculen van levende organismen allerlei vitalistische eigenschappen toegekend. Haeckels theorie 'führt zu reinen Spekulationen' en De Vries besteedt er daarom verder geen aandacht aan.²⁶

Meer perspectief bieden volgens De Vries theorieën waarbij de dragers van de erfelijke eigenschappen voorgesteld zijn als opgebouwd uit vele molecu-





len. Hij verdeelt die in twee groepen. Ten eerste de theorieën waarbij de dragers als uniform worden beschouwd, dus behept met alle eigenschappen die een organisme kan vertonen. Ten tweede de theorieën die voor elke eigenschap een afzonderlijke drager veronderstellen. Als vertegenwoordigers van de eerste opvatting behandelt hij in kort bestek de theorieën van de Engelse filosoof Herbert Spencer (gepubliceerd in 1864-1867), de hoogleraar botanie uit München Karl von Nägeli (1883) en de al genoemde August Weismann (1883-1887). Volgens Spencer en Weismann zou elk organisme niet alleen eigenschappen van zijn ouders maar ook van zijn voorouders erven; een organisme zou daardoor alle eigenschappen van zijn voorgeslacht in zich dragen. De rol van deze voorouderlijke eigenschappen zou echter beperkt zijn. Spencer had verondersteld dat bij bevruchting gelijke eenheden elkaar aantrekken en ongelijke elkaar afstoten. Weismann had aangenomen dat het aandeel van de voorouderlijke eenheden of 'Ahnenplasmen' aan het kiemplasma van een individu geringer is naarmate de voorouder verder weg in de tijd ligt. Bovendien zou het aantal Ahnenplasma's bij de vorming van voortplantingscellen uit het kiemplasma tot de helft gereduceerd worden. Hij had gemeend dat dat proces zelfs zichtbaar is, namelijk in de afsnoering van de poollichaampjes bij de celdeling. Bij de bevruchting zouden de afgestoten Ahnenplasma's van de ene voortplantingscel weer aangevuld worden door de Ahnenplasma's van de andere voortplantingscel en zich één nieuw kiemplasma vormen. Nägeli had de drager van de erfelijke eigenschappen aangeduid als 'Idioplasma', een in elke cel aanwezige stevige massa die door het hele protoplasma doorweven is als een 'vielfach gewundener Strang'. De moleculaire samenstelling van het Idioplasma bepaalt de zichtbare eigenschappen en is per orgaan dan ook verschillend. Een nauwkeurige blik op de theorieën van Spencer, Weismann en Nägeli zou volgens De Vries leren dat de opstellers, al zeiden ze het niet expliciet, hadden gedacht dat hun eenheden uit afzonderlijke eigenschappen zijn opgebouwd. Bij Weismann zou dat wel het duidelijkst blijken: die had aangenomen dat somatische cellen, ontstaan uit het kiemplasma in de loop van vele celdelingen, nog slechts één of enkele zeer specifieke eigenschappen bezitten; zij zijn als het ware de laatste vertakkingen van het kiemplasma. De drie theorieën tonen volgens De Vries dan ook aan dat de aanname van afzonderlijke erfelijke eigenschappen onvermijdelijk is en dat de verschillende opvattingen goed beschouwd overeenkomen met Darwins pangensis-hypothese. In die hypothese was dit idee voor de eerste maal en op de duidelijkste wijze neergelegd, zodat aan Darwins ideeën de voorkeur gegeven moest worden. Andere erfelijkheidstheorieën die voor elke afzonderlijke eigenschap een afzonderlij-

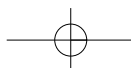
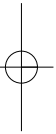




ke drager veronderstellen bespreekt De Vries trouwens niet; zo ze er al geweest zullen zijn pasten ze niet in zijn betoog.²⁷

Al in de inleiding van het boek had De Vries duidelijk gemaakt bezwaar te hebben tegen Darwins idee van het transport van deeltjes naar de voortplantingsorganen, maar vervolgens behandelt hij het onderwerp nauwelijks. Darwin had er volgens hem zelf weinig belang aan gehecht en het idee was al door zoveel mensen (met Weismann voorop) op een zo effectieve manier bekritiseerd dat verdere kritiek overbodig is. Dat Darwin met het transport de erfelijkheid van verworven eigenschappen had verklaard, stipt De Vries slechts even aan. Gezien de hoon die het idee inmiddels ten deel was gevallen is het denkbaar dat De Vries daar, net als eerder in zijn *Beschouwingen*, liever niet al te veel op inging.²⁸

Dit eerste gedeelte van zijn boek besluit De Vries met een schets van Darwins pangenesis, of beter: zijn eigen versie daarvan. Aangezien het woord *gemmules* naar zijn mening te veel met de transporthypothese verbonden is, stelt hij een nieuwe naam voor de eenheden voor: *pangenen*. Reden is bovendien dat zijn deeltjes niet 'ein morphologisches Glied des Organismus, eine Zelle oder einen Theil einer Zelle' vertegenwoordigen zoals de *gemmules*, maar een afzonderlijke erfelijke eigenschap. Volgens De Vries had Darwin dat trouwens ook bedoeld: elk kenmerk dat onafhankelijk van andere kenmerken kan variëren is aan een stoffelijk deeltje gebonden, zo had die namelijk geschreven. Dat Darwin niet altijd duidelijk was geweest in wat hij onder een eigenschap verstond en soms ook groepen van kenmerken en morfologische verschijnselen als een eigenschap had beschouwd, dat moest men simpelweg wijten aan de 'Unvollständigkeit unserer dermaligen Kenntnisse'. Voor al het overige zijn de pangenen wél identiek met de *gemmules*. De intensiteit waarmee een eigenschap zich vertoont is afhankelijk van de hoeveelheid exemplaren die er van het verantwoordelijke pangeen aanwezig is. Van eigenschappen die schijnbaar geheel verdwenen zijn is het aantal pangenen uiterst gering geworden; neemt het aantal weer toe, dan verschijnt de eigenschap, die steeds latent aanwezig was, weer. Het ontstaan van organen vanuit de kiemcel verklaart De Vries net als Darwin door het toenemen van bepaalde pangenen. De vermenigvuldiging van een pangeen op een plaats waar dit normaal gesproken niet gebeurt is de oorzaak van afwijkende vormen die onder botanici en kwekers bekendstonden als 'monstruositeiten'. Systematische verwantschap berust op het bezit van gelijke pangenen, systematische verschillen op het bezit van verschillende pangenen. Volgens De Vries leidt zijn pangenesis dan ook tot dezelfde conclusie die Darwin had getrokken: er bestaan twee soorten





van variabiliteit, namelijk een kwantitatieve en een kwalitatieve variabiliteit. Darwin had het zó gezegd, aldus De Vries:

Erstens können die vorhandenen Pangene in ihrer relativen Zahl abwechseln, einige können zunehmen, andere können abnehmen oder gar fast verschwinden, lange Zeit unthätig gebliebene können wieder aktiv werden, und schliesslich kann die Verbindung der einzelnen Pangene zu Gruppen möglicherweise eine andere werden. ... Zweitens aber können einige oder mehrere Pangene, bei ihnen successiven Theilungen, ihre Natur mehr oder weniger ändern, oder, mit anderen Worten, es können neue Arten von Pangenem aus den bereits vorhandenen entstehen. Und wenn die neuen Pangene sich, vielleicht im Laufe mehrerer Generationen, allmählich so stark vermehren, dass sie aktiv werden können, müssen neue Eigenschaften an dem Organismus zur Ausbildung gelangen.

Of kortweg:

Verändertes numerisches Verhältniss der bereits vorhandenen, und Bildung neuer Arten von Pangenem müssen die beiden Hauptfaktoren der Variabilität sein.

De Vries parafraseert hier de passage in de *Variation* waarin Darwin twee soorten variabiliteit onderscheidt op basis van de pangenesis.²⁹ In het eerste deel volgt hij vrij getrouw Darwins woorden, maar in het tweede deel is het vooral De Vries die spreekt. Het idee van de invloed van de omstandigheden is namelijk geheel verdwenen en daarvoor in de plaats is een schijnbaar spontane verandering tijdens de deling gekomen. En daarmee had De Vries, naast het beperken van hun mobiliteit en de verandering van hun rol als vertegenwoordiger, nog een derde punt gecreëerd waarop de pangenen van de gemmules afwijken. Ten slotte verbindt De Vries aan het verschil tussen kwantitatieve en kwalitatieve variabiliteit een visie die bij Darwin evenmin is te vinden. De eerste zou verantwoordelijk zijn voor de dagelijkse, individuele afwijkingen en variaties, de tweede voor 'die allmählig steigende Differenzirung des ganzen Thier- und Pflanzenreichs'.³⁰ Darwin had beide mechanismen als wegen tot variatie, en dus tot het ontstaan van nieuwe soorten, beschouwd.

Intracellulaire pangenesis

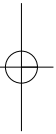
In het tweede deel van zijn boek (dat ongeveer tweederde van het totaal beslaat) behandelt De Vries voornamelijk het transport van pangenen. Hij meende namelijk dat er toch een transport van erfelijkheidsdragers plaatsvindt, niet tussen cellen onderling zoals Darwin had gemeend maar tussen de

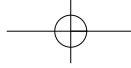


celkern en het protoplasma: een intracellulair transport. Het intracellulaire transport vormt een essentieel onderdeel van De Vries' ideeën over erfelijkheid; hij noemde zelfs zijn theorie ernaar. In het onderzoek dat hij in het volgende decennium zou uitvoeren richtte hij zich evenwel geheel op de zelfstandigheid, de mengbaarheid en het nieuw ontstaan van eigenschappen (dus pangenen). Het intracellulaire transport nam hij daarbij steeds als een gegeven aan. Toch is het belangrijk het exposé over het pangenen-transport te volgen omdat De Vries hierin nader ingaat op de al even aangestipte begrippen 'activiteit' en 'latentie' van pangenen. Als een rode draad zouden die begrippen door zijn werk van de volgende jaren gaan lopen.

Alvorens het intracellulaire transport te behandelen bespreekt De Vries eerst drie onderwerpen die ermee verband houden, zonder daarop te wijzen. Daarbij gebruikt hij de meest recente inzichten op het gebied van de celleer. Ten eerste maakt hij duidelijk dat elke cel alle erfelijke eigenschappen, dus pangenen, van een organisme moet bevatten. Weismanns kiemplasma-theorie moet het daarbij opnieuw ontgelden. De Vries betwistte niet het idee van de kiembanen, zoals we eerder zagen. Integendeel: 'De kiembaan-theorie is het eenige zeer goede wat ik van hem geleerd heb', had hij in mei 1888 aan zijn vriend Moll geschreven.³¹ Hij meende echter dat de cellen die haar vormen niet wezenlijk verschillen van de cellen in de andere 'banen' die zich van de kiemcel afsplitsen. Alleen het bestaan van knoppen zou al duidelijk maken dat van een strikte scheiding tussen kiemcelbanen en somatische celbanen geen sprake kan zijn. Bij veel hogere planten is vegetatieve vermeerdering uit bepaalde weefsels mogelijk, terwijl bij lagere planten uit bijna elk weefsel een nieuw organisme kan ontstaan. Onder de microscoop gezien is er bovendien geen enkel verschil: alle cellen bezitten een kern en dezelfde organellen. Was volgens De Vries door de onvermijdelijke aanname van eenheden die elk een eigenschap met zich dragen Weismanns theorie van het kiemplasma al ondergraven, de empirisch aantoonbare overeenkomsten tussen alle cellen waaruit een organisme is opgebouwd waren volgens hem de doodsteek.³²

De Vries is erg uitvoerig in zijn kritiek op Weismann. Moll vroeg zich af of dat wel nodig was. Volgens hem was er tussen Weismanns kiembanen en De Vries' pangeneses maar weinig verband. De Vries legde hem uit dat Weismann eerder kritiek op zijn onderscheid tussen kiembaancellen en somatische cellen had gehad maar zich steeds met 'uitvluchten' had weten te redden. 'Niets kan nu helpen dan een zeer uitvoerige beschrijving en een uitwerking tot in bijzonderheden. ... Zij moeten W[eismann] klemmen, en hem doen wankelen in zijn overtuiging van het principiële verschil tusschen somatische en kiem-





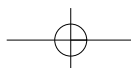
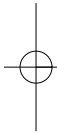
baancellen'.³³ Moll had overigens niet alleen commentaar op de lengte van De Vries' kritiek maar ook op de inhoud ervan: De Vries sloeg bij zijn interpretatie van Weismann volgens hem enkele keren de plank mis. 'Als Weismann dit leest zal hij denken dat je hem geheel verkeerd begrepen hebt en daar zal hij gelijk aan hebben', schreef hij onder andere.³⁴

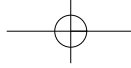
Een beetje bezwaard voelde De Vries zich toch wel met zijn kritiek. Tegelijkertijd met zijn boek schreef hij een artikel waarin hij dieper inging op de kwestie van de erfelijkheid van verworven eigenschappen, vooral bedoeld om Weismann 'die ik toch al zoo hard moet vallen, hier volkomen te verdedigen', zo schreef hij Moll. Weismann kon tevreden zijn, want De Vries prijst hem als degene die de afgelopen jaren 'herhaaldelijk getracht heeft de nog heerschende onjuiste meeningen op dit gebied uit te roeien'.³⁵

Vervolgens behandelt De Vries de gebeurtenissen tijdens de celdeling. Het onderzoek dat sinds het midden van de jaren zeventig was verricht had aangetoond dat zowel celkernen als celorganellen door deling ontstaan en niet, zoals was gedacht, door de groepering van moleculen in het ongedifferentieerde protoplasma. De Vries herinnert zijn lezers nog even aan de bijdrage die hij en zijn promovendi Wakker en Went aan dit inzicht hadden geleverd: zelf had hij de vacuolewand getypeerd als een zelfstandig orgaan, Went had het bewijs geleverd dat nieuwe vacuolen uit reeds bestaande ontstaan, en Wakker had aangetoond dat aleuronkorrels ingedroogde vacuolen zijn en had bovendien met de elaioplast een nieuw organel ontdekt. Ook de celwand leek volgens De Vries bij celdeling uit de bestaande wand voort te komen, maar daarvoor was nog verder onderzoek noodzakelijk. De kern en de verschillende organellen schijnen zich geheel onafhankelijk van elkaar te gedragen: ze bestaan naast elkaar en komen niet uit elkaar voort.³⁶

Toch moet er een bijzondere band tussen de kern enerzijds en de organellen anderzijds bestaan; het is het derde onderwerp dat De Vries ter inleiding bespreekt. In het midden van de jaren zeventig had Oscar Hertwig, hoogleraar anatomie in Jena, aangetoond dat bij dieren de bevruchting bestaat uit de samentmelting van de kernen van eicel en zaadcel. Spoedig daarna had Eduard Strasburger, hoogleraar botanie in Jena, hetzelfde aangetoond voor planten: de zaadcel bestaat uitsluitend uit een kern, de organellen ontbreken. 'Da die Glieder der befruchteten Eizelle dennoch später die Eigenschaften der beiden Eltern besitzen, so ist es klar dass eine Übertragung der erblichen Eigenschaften aus dem befruchteten Kerne auf sie stattfinden muss', zo concludeert De Vries eenvoudig.³⁷

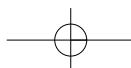
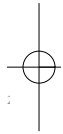
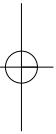
Als nu zeker is dat (1) erfelijke eigenschappen van kiemcel naar voortplan-





tingscel worden overgedragen door een reeks celdelingen, dat (2) protoplasten en organellen van generatie op generatie door celdeling worden overgedragen en dat (3) de kern de organellen aanstuurt, dan is de conclusie onontkoombaar dat er een transport van pangenen vanuit de celkern naar de organellen plaatsvindt, aldus De Vries. In de organellen kunnen de pangenen hun eigenschappen, die zij in de kern niet vertonen, tot uiting brengen. 'Die Kerne sind somit die Träger der latenten erblichen Eigenschaften. Diese müssen, um aktiv zu werden, wenigstens zum weitaus grössten Theil, aus ihnen in die übrigen Organe der Protoplaste übergehen'. Doordat de pangenen onzichtbaar zijn is een transport niet waar te nemen. Uit microscopisch onderzoek was echter gebleken dat in jonge cellen de kern door fijne draden met de celwand verbonden is. Hierlangs zou het transport van pangenen plaats kunnen vinden.³⁸

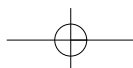
Moll had bij de lezing van het manuscript dit hele betoog scherp onder vuur genomen, en daarmee volgens hem 'de eigenlijke hypothese der intracellulaire pangensis zelve' onderuit gehaald. De Vries had enkele jaren eerder de protoplasma-stromen aangewezen als de wegen waarlangs het transport van voeding- en bouwstoffen en water door de cel en van cel tot cel plaatsvindt. De lezer 'ziet zich dus genoodzaakt een vervoer van pangenen door de geheele plant heen aan te nemen en meent daardoor zelfs zeer in je geest te handelen. Maar nu vraag ik: keert men dan niet principieel tot Darwins pangensis met stromende pangenen terug? Je tracht je wel tegen deze conclusie te vrijwaren door te zeggen dat de pangenen die uit den kern getreden zijn er nooit meer in terug keeren en je stelt dit punt zeer op den voorgrond. Maar de lezer wil daarin niet medegaan. Er is geen enkele reden om aan te nemen dat pangenen wel uit, maar nooit in den kern kunnen gaan. Die uit den dut ontwaakt is, kan later wel weer inslapen'. Kortom: 'Den indruk van den lezer is dus dat je door lange betoogen die omwegen vormen schijnbaar van Darwins oorspronkelijke pangensis afleidende, tenslotte toch daartoe terugkeert'.³⁹ Aangezien het oorspronkelijke manuscript van *Intracellulare Pangensis* niet meer aanwezig is valt niet te zeggen hoe De Vries de kritiek verwerkte. Mogelijk voegde hij de in het boek aanwezige paragraaf toe waarin hij een vergelijking met Darwins transport-hypothese maakt. Hierin geeft hij toe dat er mogelijkheden te bedenken zijn waardoor pangenen van de ene naar de andere cel kunnen overgaan. Dat echter was gebleken dat alle gevallen waarin sprake zou zijn van verworven eigenschappen onjuist zijn, gaf volgens hem aan dat die mogelijkheden niet reëel zijn. Ook andere gevallen, zoals de invloed die het stuifmeel van een plant lijkt uit te oefenen op de kleur en vorm van de vruchten van een plant die daarmee is besto-

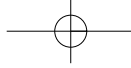




ven (door de Duitse arts en botanicus W.O. Focke 'Xenien' genoemd), leverden onvoldoende bewijs voor een intercellulair transport. 'Das Austreten der Pangene aus den Kernen ergiebt sich aus meiner Ansicht, in Verbindung mit unseren jetzigen Kenntnissen über die physiologischen Bedeutung der Kerne, als eine nothwendige Folgerung. Ein Eindringen der ausgewanderten Pangene oder ihrer Nachkommen in andere Kerne brauche ich nicht anzunehmen'.⁴⁰

Om een functie of eigenschap tot uiting te kunnen brengen moeten de pangenen in voldoende mate aanwezig zijn. Duplicatie vindt zowel in de kern als in het protoplasma plaats. 'Im Kerne sind die meisten inaktiv, d.h. sie haben sich nur zu vermehren. Selbstverständlich muss es daneben im Kerne auch aktive Pangene geben, z.B. jene, welche den verwickelten Prozess der Kerntheilung besorgen'. Wanneer de pangenen in de celorganellen zijn doorgedrongen zetten zij hun vermeerdering daar ongebreideld voort. 'Dabei können sie hier kürzere oder längere Zeit inaktiv bleiben, oder auch abwechselnd aktiv und inaktiv sein. Manche werden gleich nach ihrer Ankunft, andere später, einige unabhängig von äusseren Umständen, andere erst in Reaktion auf bestimmte Reize die ihr eigene Thätigkeit anfangen'.⁴¹ De zichtbaarheid en onzichtbaarheid van een eigenschap is dus een veel complexere zaak dan De Vries in het eerste deel had beweerd. Niet alleen het aantal pangenen speelt een rol, maar ook hun toestand, hun plaats in de cel en uitwendige invloeden. Al die factoren hangen enerzijds met elkaar samen en zijn anderzijds weer onafhankelijk van elkaar. In de kern zijn pangenen doorgaans inactief, ook al zijn ze in grote aantallen aanwezig; sommige pangenen zijn in de kern wel actief, ook al zijn ze in een klein aantal aanwezig. Ook in het protoplasma is activiteit niet vanzelfsprekend, ja kunnen activiteit en inactiviteit elkaar zelfs afwisselen. Tegenstrijdigheden zoals weergegeven in de net aangehaalde zin zijn op meer plaatsen in *Intracellulare Pangenesis* te vinden: de ene keer lijkt De Vries te bedoelen dat pangenen zich in een actieve of latente toestand bevinden, op andere plaatsen lijkt hij aan te geven dat activiteit en latentie samenvallen met respectievelijk voldoende en onvoldoende aantallen, dat er een soort 'drempelwaarde' is die het verschil tussen actief en latent uitmaakt, en dat bovendien activiteit en latentie zijn gebonden aan respectievelijk het protoplasma en de kern.⁴² Met activiteit en latentie lijkt hij uit te willen drukken dat een pangeen wel of niet deelneemt aan een fysiologisch proces binnen een cel, hetzij in de kern, hetzij in het protoplasma. Aangezien De Vries steeds spreekt over eigenschappen lijkt hij bovendien activiteit en latentie niet als een individueel maar als een collectief kenmerk te beschouwen: alle pangenen van hetzelfde type zijn actief of latent. Eigenlijk gaat het dus

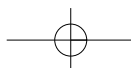
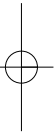




om afzonderlijke eigenschappen die zichtbaar of onzichtbaar zijn.⁴³ Als voorbeeld van een eigenschap die nieuw is ontstaan geeft De Vries de gedraaide stengel bij *Dipsacus sylvestris* (nu *D. fullonum*, Grote kaardebol). Een exemplaar dat de draaiing vertoonde had onder haar 1600 nakomelingen slechts twee exemplaren die de ouderlijke eigenschap eveneens vertoonden. De voor de draaiing verantwoordelijke pangen 'mussten somit relativ so wenig zahlreich sein, dass ihre Aussicht aktiv zu werden höchstens ein pro mille betrug', zo verklaart hij het resultaat.⁴⁴ Afhankelijk van hun gezamenlijke aantal worden pangen dus gezamenlijk actief.

Hoe men zich de dragers van erfelijke eigenschappen in de kern concreet moet voorstellen ontleent De Vries eveneens aan recente microscopische waarnemingen. Tegelijkertijd met de bevruchting en de celdeling was ook de kerndeling nauwkeurig onderzocht. Wat daarbij speciaal was opgevallen was het bijzondere gedrag van de draden (of draad, daarover was geen eenstemmigheid) die in de kern werden waargenomen. De chemische samenstelling van de draden was niet bekend; vanwege de eenvoudige wijze waarop zij gekleurd konden worden was de stof 'chromatine' genoemd. De draden zelf hadden de naam 'chromosomen' gekregen. De Vries sloot zich aan bij de inmiddels breed gedragen opvatting dat de chromosomen de dragers van de erfelijke eigenschappen zijn. Zij vormen 'den morphologischen Ort, wo die erblichen Anlagen aufbewahrt werden. Dieser Faden würde somit aus den zu kleineren und grösseren Gruppen vereinten Pangen bestehen'.⁴⁵

In een beknopte weergave van de pangenes die De Vries in 1889 schreef voor het populair-wetenschappelijke *Album der Natur* ging hij nader in op het gedrag van de chromosomen bij de celdeling. 'In elke kern is een lange, fijne, sterk gewondene en niet zelden van zijtakjes voorziene draad. Deze draad wordt vóór elke deeling korter en dikker, waarbij zij hare takjes intrekt. Dan wordt zij over haar geheele lengte overlangs gespleten, en van deze twee helften krijgt elke der beide jonge kernen er eene. Elke helft gaat zich nu verlengen, wordt dunner en maakt talrijke windingen en zijtakjes, om bij eene volgende kerndeeling weer dezelfde veranderingen te ondergaan. ... De overlangsche splijting van den kerndraad mogen wij dus beschouwen als een middel waardoor bereikt wordt dat elke der beide nieuwe kernen dragers van alle erfelijke vermogens uit de moederkern ontvangt'.⁴⁶ In *Intracellulare Pangenesis* komen deze opmerkingen niet voor. Wel behandelt De Vries daarin het gedrag van de chromosomen tijdens de bevruchting. Daarover bestond minder duidelijkheid. Volgens Strasburger zouden de chromosomen van ei- en zaadcel ineensmelten, volgens Edouard Van Beneden, hoogleraar zoölogie in Luik, zouden de





chromosomen zich slechts met de twee uiteinden aan elkaar hechten en naast elkaar blijven liggen. Of de chromosomen inderdaad de dragers van de erfelijke eigenschappen zijn, is volgens De Vries van groot belang voor een beter inzicht in het verschijnsel erfelijkheid. 'Für unsere Hypothese ist eine Entscheidung aber nicht unbedingt notwendig'.⁴⁷

De onvermijdelijke aanname van stoffelijke eenheden als dragers van de erfelijke eigenschappen, beschreven in het eerste deel van *Intracellulare Pangenesis*, en de meest actuele inzichten op het gebied van de celleer, met daarbij de eveneens onvermijdelijke aanname van een transport van kern naar organellen, beschreven in het tweede deel, brengt De Vries ten slotte samen in de laatste 25 pagina's van zijn boek: hier beschrijft hij zijn 'Hypothese der intracellularen Pangenesis'. 'Das ganze Protoplasma besteht aus solchen zu verschiedenen Zeiten aus dem Kerne bezogenen Pangenenen und deren Nachkommen', zo vat hij de essentie van de hypothese samen. 'Eine andere lebendige Grundlage giebt es in ihm nicht'.⁴⁸

De Vries had hoge verwachtingen van zijn boek. Maar de aandacht was gering. Slechts in enkele tijdschriften en jaarboeken verschenen besprekingen, vrijwel allemaal zonder inhoudelijk op de theorie in te gaan,⁴⁹ en de verkoop verliep langzaam. Het zou vijftien jaar duren eer de uitgever door zijn voorraad heen was.⁵⁰

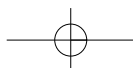
Wie in elk geval wél goede notie van *Intracellulare Pangenesis* nam was August Weismann. Kort na verschijnen schreef hij De Vries dat het lezen van het boek hem 'ein wirklicher Genuss' was geweest. De geuite kritiek had hem geenszins geraakt. Over verschillende van zijn uitspraken was hij inmiddels namelijk anders gaan denken.⁵¹ In 1892 publiceerde Weismann een nieuwe, meer uitgewerkte versie van zijn kiemplasma-theorie. Alles wat hij eerder over erfelijkheid had geschreven was eigenlijk slechts 'Vorarbeit für eine Theorie' geweest, zo laat hij in het voorwoord weten, en het was volstrekt niet zijn bedoeling geweest 'eine ganze und durchgearbeitete Vererbungstheorie' te geven. Nader onderzoek heeft hem meer inzicht gegeven in de samenstelling van de kiemplasma's, en tot zijn vreugde zijn zijn ideeën nu ook meer in overeenstemming met de opvattingen van Darwin en andere onderzoekers, 'vor Allem De Vries und mit Wiesner'. Weismann blijft erbij dat het kiemplasma is opgebouwd uit Ahnenplasma's (nu door hem 'Iden' genoemd) die van voorouders overgeërfde eigenschappen bezitten, maar hij neemt nu ook een verdere differentiëring aan. De Iden zijn 'Lebenseinheiten der dritten Stufe' en vormen de chromosomen. Zij zijn opgebouwd uit 'Tausenden oder Hunderttausenden von Determinanten ..., Lebenseinheiten zweiter Stufe, die sich dann

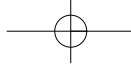


wieder aus den eigentlichen Lebensträgern, den Biophoren zusammensetzen, den kleinsten Lebenseinheiten'. De Determinanten bepalen de eigenschappen van een gehele cel of groep cellen; de Biophoren bepalen de eigenschappen van delen van cellen. 'Sie sind die "Eigenschaftsträger" der Zellen, oder genauer: die Träger der Zelleneigenschaften' en zijn verantwoordelijk voor 'die Grundkräfte des Lebens' zoals stofwisseling en groei. De Biophoren zijn volgens Weismann op veel punten gelijk aan De Vries' pangenen: ook zij zouden groeien, zich dupliceren en erfelijke eigenschappen overdragen. Maar ze waren daar toch niet aan gelijk. De biophoren zijn namelijk 'Theile von höheren Einheiten der Vererbungssubstanz'. Volgens Weismann had De Vries de zaken veel te eenvoudig voorgesteld door pangenen te bestempelen tot dragers van primaire eigenschappen. Eigenschappen zijn doorgaans zeer complex samengesteld. Alleen door de samenwerking van vele cellen kunnen zij totstandkomen en de pangenen moeten dus wel in groepen verenigd zijn. Bijvoorbeeld: de strepen van een zebra zouden volgens De Vries' opvatting moeten berusten op de aanwezigheid van pangenen voor zwart en wit die de cellen hun kleuren geven. 'Aber die Zebrastreifung beruht nicht auf Entwicklung von Schwarz und Weiss innerhalb einer Zelle sondern auf der regelmässigen Abwechselung von Tausenden streifenweise angeordneten schwarzen oder weissen Zellen'. Evenzo kan de gezaagde rand van een blad 'nicht auf der Anwesenheit von "Säge-Pangenen" beruhen, sondern er beruht auf eigenthümlicher Anordnung der Zellen des Blattrandes'. Meer overeenstemming ziet Weismann met de kleinste levenseenheden die Julius Wiesner onlangs in een eigen erfelijkheidstheorie had onderscheiden, de zogenaamde 'Plasomen'.⁵² De Vries zag echter het verschil niet: 'Dus erkent W[eismann] dat Plasomen en Biophoren alleen andere namen voor de pangenen zijn', zo schreef hij in zijn eigen exemplaar van *Intracellulare Pangenesis*.⁵³

Op zoek naar afwijkingen

Om zijn betoog in *Intracellulare Pangenesis* te ondersteunen had De Vries een grote hoeveelheid voorbeelden gegeven, net zoals Darwin dat eerder in diens *Variation* had gedaan. Maar vrijwel al het aangedragen bewijsmateriaal had hij aan anderen ontleend; over op eigen experimenten gegronde waarnemingen beschikte hij nauwelijks. *Intracellulare Pangenesis* was daardoor voornamelijk een theoretisch werk. Opgegroeid met de opvatting van Julius Sachs dat het experiment het belangrijkste onderzoeksmiddel en de inductie de meest geëigende benaderingswijze is, zal hij een experimentele onderbouwing vanaf het begin echter als noodzakelijk en vanzelfsprekend beschouwd hebben.⁵⁴



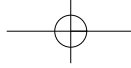


Publicaties, brieven en aantekeningen laten zien dat De Vries al in het midden van de jaren tachtig, dus ongeveer gelijktijdig met het schrijven van zijn 'Beschouwingen', met experimenteel erfelijkheidsonderzoek was begonnen. Maar echt serieus werd het na de publicatie van *Intracellulare Pangenesis*. Het onderzoeksprogramma dat hij in de volgende jaren volgde had hij daarin al geformuleerd. Zelfstandigheid en mengbaarheid zijn de belangrijkste kenmerken van de dragers van de erfelijke eigenschappen, zo had hij gesteld. Elke erfelijkheidstheorie diende aan die twee kenmerken recht te doen. 'Versuche und Beobachtungen über das Entstehen und das Fixiren von Variationen (lehren) uns die erblichen Eigenschaften als Einheiten kennen ... mit denen man experimentiren kann. Sie lehren uns ferner dass diese Einheiten fast in jedem Verhältniss mit einander mischbar sind, indem weitaus die meisten Experimente im Grunde nur auf eine Veränderung dieses Verhältnisses hinauslaufen'. Nog duidelijker kon dit alles worden aangetoond door het maken van hybriden door kruisingen: 'Nirgendwo tritt so klar wie hier das Bild der Art gegenüber seiner Zusammensetzung aus selbständigen Faktoren in den Hintergrund'. In een hybride zijn de eigenschappen van de vader- en de moederplant vermengd. 'Und die ausgezeichneten Versuche zahlreicher Forscher haben uns gelehrt, wie in den Nachkommen der Bastarde eine fast unendliche Abwechselung zu beobachten zu sein pflegt, welche wesentlich auf einer in mannigfach verschiedener Weise stattfindenden Vermischung der väterlichen und der mütterlichen Merkmale beruht'.⁵⁵ Het opsporen en permanent maken van afwijkende eigenschappen en het uitvoeren van kruisingen: dat zijn de twee methoden die De Vries gebruikte om bewijsmateriaal voor de pangenesis te verkrijgen.

In zijn keuze van afwijkende eigenschappen als materiaal voor zijn ene onderzoeksmethode was De Vries aanvankelijk niet kieskeurig: zowel grote als kleine afwijkingen interesseerden hem. Dat blijkt uit zijn herbarium (dat voor een groot deel bewaard is gebleven) en zijn collectie 'Varietäten en variëteiten' op alcohol (waarvan de originele stukken vrijwel alle verdwenen zijn, maar waarvan de index nog aanwezig is).⁵⁶ Soms zijn de verschillen met de normale situatie minimaal en moeilijk te zien. De Vries moet niet alleen een gedegen floristische kennis gehad hebben maar ook een bijzonder scherp oog. Zo vond hij van *Cucurbita melanosperma* (nu *Cucurbita ficifolia* forma *melanosperma*, Vijgebladpompoe) een exemplaar met 'verdubbeling en vergroeiing der cotylen'. Bij een *Begonia* was de 'stipula [steunblaadje] half in blad veranderd'. Bij een *Hyacinthus orientalis* (Hyacint) vond hij een 'cilindrisch blad uit een zijknop van een bol'. Van een *Acacia dealbata* (Mimosa) noteerde hij: 'Uit

den top van 't even gevinde blad komt een klein, dun en langgesteeld blaadje'. Van een *Robinia pseudoacacia* (Gewone robinia): 'De twee foliola van één paar ruggelings aan elkander vastgegroeid, blad overigens normaal'. Bij een *Phaseolus multiflorus* (Pronkboon) kwamen uit een internodium 'zijdelings jonge bloemtrossen. Plant overigens normaal'. Een exemplaar van *Pedicularis palustris* (Moeraskartelblad) had '1 normale bloem met drieslippigen onderlip; 2 met 4-slippigen en 1 met 5-slippigen onderlip'. Of de oorzaak van de afwijking van binnenuit kwam of door externe omstandigheden was veroorzaakt, was niet altijd duidelijk. Zo noteerde De Vries bij een exemplaar van *Pinus pinaster* (Zeeden): 'Eenige eindlooten droegen van onderen pakjes van 2 (en enkele 3!) naalden en gaan omhoog over in bebladerde loten, zooals anders bij verwonding uit den knop tusschen twee naalden plegen te ontstaan'. Later schreef hij erbij: 'Wellicht een gevolg van 't vreten van rupsen'. Bij een *Saxifraga umbrosa* (Schildersverdriet) waren 'drie meeldraden aaneen gegroeid; naar 't schijnt ten gevolge van een wond die ook het kelkblad trof. Overal waar hij kwam hield De Vries zijn ogen wijd open: tijdens excursies, in de Hortus, in zijn eigen tuin, in de tuin van zijn ouders in Den Haag. Zelfs op plaatsen waar geen planten waren speurde hij naar afwijkingen. Tijdens een uitje naar Bussum zag hij op een schaalte bessen een witte aalbes liggen. En op een promotiepartij vond hij tussen de hapjes een aantal amandelen, 'gewone en zeldzame variëteit, samen op één schaalte'. Spoedig was De Vries' verzamelwoede ook bij anderen bekend en kreeg hij van allerlei kanten materiaal voor zijn collectie aangereikt. Zijn vrienden Beijerinck en Moll werden vaste leveranciers, net als de (oud-)studenten Janse, Wakker en Heinsius. Sommige afwijkingen kwamen vaker voor dan andere en zo vormden zich enkele grote groepen binnen zijn verzameling. De voornaamste daarvan waren fasciaties (bandvormige afplating van stengels, bladstelen en bloemen, soms uitlopend in een splijting; ook verdubbelde vruchten rekende De Vries tot fasciaties), torsies (verdraaiing van de stengel), bekervormige vergroeiing van bladen of bloembladen), verdubbeling van bladen, pelorie (radiair symmetrische afwijkingen van bloemen die gewoonlijk tweezijdig symmetrisch zijn), en veranderde aantallen bloembladen, meeldraden en stempels.

De zomers van 1886, 1887 en 1888 bracht De Vries met vrouw en kinderen door in 's-Graveland, even ten noordwesten van Hilversum, in een vakantie-huisje op het landgoed Jagtlust van jonkheer J.P. Six. Daar te midden van de bossen, weilanden en akkers had hij volop de gelegenheid om naar afwijkingen te zoeken. Eigenlijk noodgedwongen, zoals hij aan zijn oude studievriend Jan de Man schreef: laboratoriumonderzoek kon hij niet doen.⁵⁷ In zakboekjes



noteerde De Vries zijn vondsten, die voor een deel verhuisden naar zijn preparatencollectie en zijn herbarium. Sommige soorten plantte hij in de moestuin bij het vakantiehuisje die spoedig voor een deel als proeftuin diende. Na de derde en laatste zomer ging een aantal mee naar Amsterdam, waar De Vries ze verder kweekte op zijn eigen ‘fysiologisch terrein’ van de Hortus, de Overtuin.⁵⁸ In het Spanderswoud, op enkele minuten lopen van zijn vakantiehuisje, vond De Vries bijvoorbeeld in augustus 1886 van *Potentilla anserina* (Zilver-schoon), die normaal vijftallige bloemen heeft, exemplaren met viertallige bloemen. ‘Reeds een paar malen vond ik op dit zelfde plekje viertallige bloemen’, schreef hij in zijn zakboekje. ‘Komen ze hier regelmatig voor? Is het een erfelijke variëteit?, dus een “onvolkomen variatie”, die hetzij door uitloopers, of door zaden? vermenigvuldigd is?’. Van *Quercus pedunculata* (nu *Q. robur*, zomereik) vond hij ‘één bont takje in ’t gewone hakhout; exemplaar overigens groen’. De Vries conclusie luidde daarom: ‘knopvariatie’. Van *Quercus pedunculata* ssp. *heterophylla* vond hij veel exemplaren met ‘tak-atavisme’. ‘Stammen alle als zaailingen af van een oud, geënt exemplaar op [de buitenplaats] Hilverbeek dat evenzoo is, en in zijn zaaisel vrijwel echte en vrij veel atavistische exemplaren geeft’. Van *Achillea millefolium* (Gewoon duizendblad) vond hij een tiental rode exemplaren tussen de gewone witbloeiende in. ‘Beider standplaats (even) zonnig; er is dus geen kwestie van rechtstreeksche inwerking van ’t zonlicht, maar alleen van variatie’.⁵⁹

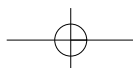
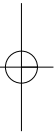
Een wonderlijke afwijking trof De Vries tijdens de eerste zomer aan bij twee exemplaren van *Oenothera lamarckiana*, de Grote teunisbloem. De stijl was zo kort dat de stempels niet op gelijke hoogte stonden als de helmknoppen, zoals gebruikelijk, maar niet verder kwamen dan de keel van de kelkbuis. Het stuifmeel valt weliswaar rijkelijk op de stempels, maar slechts zelden weet een stuifmeelbuisje tot het vruchtbeginsel door te dringen. De plant ontwikkelt dan ook zelden zaden en de zaaddozen blijven doorgaans onderontwikkeld. Het was door dit kenmerk dat de planten De Vries opvielen en hij gemakkelijk kon vaststellen dat slechts twee van de vele honderden planten de afwijking bezaten. Hij gaf ze de variëteitsnaam *brevistylis*. *Oenothera* vertoonde trouwens nog veel meer opvallende afwijkingen. Hij vond planten waarbij de stijlen niet alleen vier stempels hadden, het normale aantal, maar ook vijf, zes, zeven en zelfs acht. Verschillende keren trof hij naast de normale vierhokkige zaaddozen vijfhoekige exemplaren aan. Er waren bloemen waarbij de kroonbladen half zo breed als gewoonlijk waren. Hij vond een wortelrozet (*Oenothera* is doorgaans tweejarig) met opvallend smalle bladen. En hij vond een wortelrozet met langgesteelde, brede bladen. Het volgende jaar leverde nieuwe verras-



singen op: in Hilversum een gladbladige vorm (daarom *Oenothera laevifolia* gedoopt) en in Amsterdam uit zaden die hij het jaar ervoor had gewonnen uit een vijfhoekige vrucht een vorm die geen stuifmeel vormde en waarbij alles dikker en breder was dan bij *lamarckiana* (en die hij daarom 'dikkop', later *lata* noemde). De kortstijlige, gladbladige en dikkoppige vormen waren, voor zover De Vries' uitgebreide floristische kennis reikte, nog nooit eerder waargenomen.⁶⁰

Het terrein waar de *Oenothera*'s groeiden was een verlaten aardappelakker waar de planten zich ongehinderd konden vermenigvuldigen. Het terrein was oorspronkelijk aan twee zijden begrensd geweest door een kanaaltje. Rond 1870 had jonkheer Six een nieuwe aftakking van het kanaaltje laten graven waardoor de akker aan drie zijden door water omgeven was. Doordat het land nu moeilijk te bereiken viel was het bij pachters niet meer in trek. Omstreeks 1875 had Six langs het voetpad dat langs de nieuwe aftakking liep een border met bloemplanten laten aanleggen, waarin ook *Oenothera*'s vanuit de tuin van Jagtlust waren aangeplant. De border was spoedig verwaarloosd en vooral de *Oenothera*'s hadden zich ongebreideld verspreid over de verlaten akker. Six had het plan opgevat de akker met eikenbomen voor hakhout te beplanten; binnenkort zouden de eerste jonge boompjes geplant worden. Toen De Vries in mei 1887 opnieuw op de verlaten akker was, constateerde hij dat een deel was omgespit en beplant en dat de *Oenothera*'s daar waren verdwenen. Er viel echter nog genoeg aan afwijkend materiaal bij de nog steeds rijkelijk aanwezige soort te vinden. De volgende winter werd opnieuw een deel van het terrein omgespit en kwamen de *Oenothera*'s verder in het gedrang.⁶¹

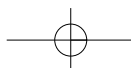
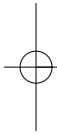
De opmerkingen in De Vries' zakboekjes illustreren duidelijk waar het hem bij zijn zoektochten naar afwijkingen om ging: was de afwijking eenmalig, door uitwendige invloeden veroorzaakt, of herhaalde zij zich en was zij dus erfelijk? Die vraag was alleen te beantwoorden als vastgesteld kon worden of de plant ook in de volgende jaren de afwijking vertoonde, danwel dat de nakomelingen dit deden. Niet alleen bracht hij daarom een aantal opvallende planten over naar de moestuin, maar hij noteerde ook nauwkeurig de vindplaatsen in zijn zakboekjes om de planten het volgende jaar terug te kunnen vinden. Ook markeerde hij wel een plant door er een steen naast te leggen, door er een stukje raffia aan te binden of kerven in de bast te maken. In een roggeveld onder Loosdrecht vond hij in 1886 een *Raphanus raphanistrum* (Knopherik) met gefascieerde stengel en bloemen, en op diezelfde plaats in 1887 en 1888 wederom. *Hieracium pilosella* (Muizenoor) vertoonde op een bepaalde plek veelvuldig laciniatie (insnijding) in de straalbloemen in 1886, en wederom in





1887, 1888 en 1889. Maar het resultaat was niet altijd zo duidelijk. Een *Weigelia amabilis* (nu *Weigelia florida*, Chinese weigelia) die in 1886 drie-, vier-, vijf-, zes- en zeventallige bloemen had (tegen normaal alleen vijftallige), droeg in 1887 slechts vier, vijf en zestallige bloemen. In 1888 telde De Vries aan dezelfde heester aanvankelijk slechts één viertallige bloem en verder alleen vijftallige. Later die zomer bleken er meer viertallige bloemen te zijn en ook zestallige. Exemplaren van *Vitis vinifera* (Wijnstok) hadden in 1886 en 1887 één, twee of drie blaadjes aan de ranken. ‘In augustus 1888 geen bebladerde ranken ofschoon de struiken even krachtig zijn als vroeger’.⁶²

In juni 1889 opende zich een nieuwe bron voor het verzamelen van afwijkingen: De Vries werd geïnstalleerd als lid van de Wetenschappelijke Commissie van de Nederlandsche Maatschappij van Tuinbouw en Plantkunde. De commissie was een initiatief van bloembollenkweker en (ere)lid van het hoofdbestuur J.H. Krelage. Sinds 1880 kende de maatschappij een systeem van keuringen van planten, maar naar de mening van Krelage functioneerde dat onvoldoende. Naar voorbeeld van de Engelse Royal Horticultural Society had hij voorgesteld drie vaste commissies in te stellen: één voor de keuring van bloemen en planten, één voor de keuring van vruchten en één voor onderzoek en advies over ziektegevallen, monstrositeiten en dergelijke om aantasting van gewassen te voorkomen. De eerste twee commissies moesten samengesteld worden uit mannen van de praktijk, de derde uit wetenschappers. De top van botanisch-wetenschappelijk Nederland gaf gehoor aan Krelage’s verzoek om in de Wetenschappelijke Commissie zitting te nemen: de hoogleraren De Vries, Oudemans en Suringar, J. Ritzema Bos (docent fytopathologie in Wageningen), J.G. Boerlage (conservator aan het Rijksherbarium en studievriend van De Vries) en Beijerinck. Ook De Vries’ oude vriend Coen Ritsema (entomoloog en conservator bij het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie in Leiden) en zijn (voormalige) leerlingen Wakker, Went en Heinsius werden lid. Niet iedereen was trouwens lid van de Maatschappij. In de eerste vergadering werd De Vries gekozen tot voorzitter, Oudemans en Suringar tot vice-voorzitters en Boerlage en Went tot secretarissen. In het verslag van die vergadering werd nog eens de bijzondere taak van de commissie, in vergelijking met die van de andere twee, benadrukt: ‘Terwijl deze toch zich ten doel stellen om de meerdere of mindere verdienste der inzendingen te doen uitkomen en daardoor tot verbetering en volmaking in de cultuur en tot invoering of verkrijging van nieuwe gewassen op te wekken, is het de taak der Wetenschappelijke Commissie alleen om inlichtingen te ontvangen en te geven omtrent buitengewone verschijnselen welke zich in de praktijk voordoen’. Met de inlichtin-

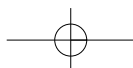
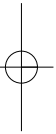




gen over waargenomen ziekten, afwijkingen en insecten zouden de inzenders hun producten kunnen verbeteren terwijl anderzijds ‘de wetenschap gebaat [zal] worden doordat tal van waarnemingen waartoe de praktijk aanleiding geeft in ruimeren kring bekendgemaakt zullen worden’. Plantkunde en tuinbouw, wetenschap en praktijk, zouden zo van elkaar kunnen leren. En dat was precies het ideaal dat Krelage voor ogen had gehad.⁶³ De Wetenschappelijke Commissie vergaderde aanvankelijk éénmaal per maand, spoedig minder en vanaf 1892 tweemaal per jaar. De ingekomen afwijkingen (niet zelden door een van de leden zelf ingebracht) werden besproken en zo nodig nam een van de aanwezigen het voorwerp mee naar huis voor nader onderzoek, waarvan de resultaten in de volgende vergadering werden meegedeeld. De verslagen van de vergaderingen en de onderzoeksrapporten werden gepubliceerd in *Het Nederlandsche Tuinbouwblad*, het weekblad van de Maatschappij, zodat de bevindingen ook voor de niet-wetenschappers beschikbaar waren. Getuige de index op De Vries’ alcoholcollectie kwamen veel van de ingezonden afwijkingen uiteindelijk in zijn privéverzameling terecht.

Kennis uit de eerste hand

Al spoedig na De Vries’ toetreden tot de Wetenschappelijke Commissie werd zijn relatie met de Nederlandsche Maatschappij van Tuinbouw en Plantkunde hechter en voor zijn onderzoek nog profijtelijker. In 1890 overleed plotseling de redacteur van *Het Nederlandsche Tuinbouwblad*: Herman van Hall, zoon van de Groningse hoogleraar, voormalig hbs-leraar plant- en dierkunde en boomkweker. Het bestuur van de Maatschappij vroeg De Vries als zijn plaatsvervanger, en die was bereid het redacteurschap met ingang van de nieuwe jaargang op zich te nemen. In zijn ‘Den lezer heil!’ van de eerste aflevering van 1891 schreef De Vries dat het aanvaarden van de taak een moeilijk besluit was geweest. Met de praktijk van de landbouw was hij al herhaaldelijk in aanraking gekomen en zelfs had hij enkele jaren ten dienste daarvan onderzoek verricht (namelijk in de jaren zeventig in Duitsland). Maar met de tuinbouw had hij pas kennisgemaakt sinds zijn benoeming tot lid van de Wetenschappelijke Commissie.⁶⁴ Erg lang zal hij toch niet getwijfeld hebben. Als redacteur zou hij immers uit de eerste hand kunnen vernemen hoe de kwekers toch kwamen aan al die nieuwe variëteiten die zij jaarlijks op de markt brachten waarmee ze, zoals hij in *Intracellulare Pangenesis* had geschreven, voor de pangenesis zoveel bewijsmateriaal aanleveren. Bovendien zou hij door de kunst af te kijken zijn eigen kweekexperimenten met meer succes kunnen uitvoeren. Getuige zijn bijdragen in het blad bezocht hij in de volgende jaren enkele kwe-

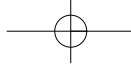




kers in binnen- en buitenland en hield hij daarbij zijn ogen goed open, zowel voor zijn lezers als voor zichzelf.⁶⁵

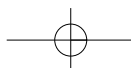
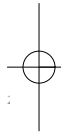
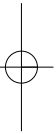
Dat De Vries het redacteurschap op zich nam had mogelijk ook een persoonlijke reden. In juli 1890, tijdens de vakantie in Ermelo, werd hij getroffen door een ernstige ziekte, naar eigen zeggen later tyfus.⁶⁶ Daardoor was hij voor lange tijd uitgeschakeld. Wellicht dacht hij met de redactie van het *Tuinbouwblad*, die hij voornamelijk vanachter zijn bureau kon voeren, toch nog iets aan zijn onderzoek te kunnen doen. In de zomer van 1891 was De Vries wel zover hersteld dat hij met zijn gezin op vakantie naar (opnieuw) Ermelo kon en zelfs een reisje door Duitsland kon maken. Het bleef echter oppassen: hij moest nog steeds medicijnen gebruiken, regelmatig rust nemen en opletten met eten (beschuitten bleken een probaat dieet te vormen).⁶⁷ ‘Met mijne gezondheid gaat het nog steeds veel langzamer vooruit dan ik wel wenschte, ’t zal nog heel lang duren eer ik geheel in orde ben’, schreef hij in augustus 1891 aan zijn oudleerling Went. ‘Tegen vermoeienis, namelijk psychische, ben ik nog niet bestand, bijvoorbeeld niet tegen kaart- of schaakspelen en dergelijke, en ’t alderminst tegen moeilijkheden in faculteit, op laboratorium en dergelijken. Gelukkig heb ik daarvan tegenwoordig zeer weinig’.⁶⁸ En nog in mei 1893 schreef hij Went: ‘De minste onvoorzichtigheid moet ik nog steeds boeten, en alles wat zenuwaandoening is, zelfs discussies in vergaderingen, of gewone gesprekken, als zij wat al te levendig worden, vermijden. Gelukt mij dit niet, dan voel ik het terstond in loco (dat is, in mijn blinden darm) en dan volgt in den vorm van moeheid, loomheid, koorts, ongeschiktheid tot werk enz. de onverbiddelijke straf’.⁶⁹ De rest van zijn leven zou De Vries met de gevolgen van zijn ziekte geconfronteerd worden en moeten oppassen zich niet te veel in te spannen.

In december 1892 benoemde het hoofdbestuur van de Maatschappij G.A. Kuijk, rentmeester bij de gemeente Arnhem, tot plaatsvervangend redacteur aangezien De Vries gedurende enkele maanden wegens ‘ambtsbezigheden’ verhinderd zou zijn de dagelijkse werkzaamheden uit te voeren, aldus een bericht in het *Tuinbouwblad*. De Vries lijkt zich vanaf dat moment nog maar weinig met het blad en de Maatschappij bemoeid te hebben. In maart 1894 droeg hij het redacteurschap over. Het lijkt erop dat hij toen inmiddels van plantenkweken wist wat hij voor zijn experimenten nodig had en voldoende was hersteld om het geleerde in zijn proeftuin in praktijk te brengen. In december 1895 besloot hij ook om uit de Wetenschappelijke Commissie te stappen. Die had in zijn ogen geen bestaansrecht meer door enkele nieuwe initiatieven op het gebied van de plantenziekten.⁷⁰ Tijdens een internationaal congres voor



land- en bosbouw dat in september 1890 in Wenen was gehouden was de Internationale Fytopathologische Commissie in het leven geroepen. Terwijl de land- en tuinbouw in heel Europa jaarlijks grote verliezen leed door schade veroorzaakt door ziekten en insecten werd er nauwelijks iets gedaan aan onderzoek om de problemen tegen te gaan. Elk land was gevraagd om een sectie te organiseren die op haar beurt weer zou moeten zorgen voor de oprichting van een nationaal onderzoeksinstituut. De Vries en Ritzema Bos hadden zich bij de Commissie als vertegenwoordigers voor Nederland aangesloten. Hun oproep om een Nederlandse sectie te starten had in april 1891 geresulteerd in de oprichting van de Nederlandsche Phytopathologische Vereeniging. Krelage was de eerste voorzitter geworden. In 1895 was bovendien het beoogde onderzoeksinstituut ontstaan, hoewel niet door toedoen van de Phytopathologische Vereeniging maar door particulier initiatief.

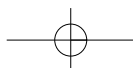
In 1893 was Willie Commelin Scholten, student van De Vries, overleden en zijn zeer vermogende ouders hadden ter nagedachtenis van hun zoon het plan opgevat een kapitaal ter beschikking te stellen voor de stichting van een laboratorium op het gebied van de plantkunde. Zijn studievriend Ernst Krelage en diens vader (de Haarlemse bollenkweker) hadden de stichting van een laboratorium voor erfelijkheidsonderzoek voorgesteld. De vraag hoe hybriden en variëteiten ontstaan had Willie intensief bezig gehouden. Voor *Chrysanthemum* had hij zelf geprobeerd de kwestie op te helderen; mogelijk had hij op zijn onderzoek bij De Vries willen promoveren. Gevestigd in Heemstede, temidden van de bollenvelden, zou volgens Krelage een dergelijk laboratorium van groot nut kunnen zijn voor de bloembollensector. Ook een fytopathologisch laboratorium was een mogelijkheid; Willie had zich namelijk ook met plantenziekten bezig gehouden, en een dergelijk laboratorium zou voor de bloembollensector eveneens van groot belang zijn. De Vries had Willie's ouders laten weten het meest voor die tweede mogelijkheid te voelen. In een lange brief had hij een groot aantal argumenten aangevoerd. Weliswaar had Willie's onderzoek naar chrysanten niets met plantenziekten te maken, maar volgens De Vries ook niets met het ontstaan van variëteiten. Dat zou duidelijk blijken uit de plant die hij had gekozen: 'Het produceeren van variëteiten berust toch, zoo goed als geheel, op het winnen van zaad en het uitzaaien daarvan. De *Chrysanthemums* echter geven ten onzent, ook in kassen, geen zaad'. De Vries had benadrukt goede bedoelingen te hebben: 'Ik voer dit niet aan om het denkbeeld van Krelage waarvoor ik, trots de moeilijkheden, groote sympathie blijf gevoelen, te bestrijden, maar alleen omdat ik overtuigd ben dat het denkbeeld om een laboratorium voor de ziekteleer der planten te stichten

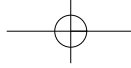




evenzeer in den geest van uw zoon zou vallen'. Immers: 'Zoo dikwijls toch heeft hij er zich over uitgelaten dat het niet de beoefening der zuivere wetenschap maar het belang van de wetenschap voor de praktijk was dat hem ter harte ging. En nergens grijpt de wetenschap der plantkunde zóó rechtstreeks en zóó nuttig in de praktijk in, als juist in de leer der plantenziekten'. Het echtpaar Scholten had zich door De Vries meteen laten overtuigen, en ook Ernst Krelage had er vrede mee gehad: de stichting van een fytopathologisch laboratorium was 'ik zal niet zeggen meer, maar toch zeker evenzeer in den geest van Willie', schreef hij Willie's ouders. De Vries had het voorzitterschap van de stichting op zich genomen, het echtpaar Scholten, Ernst Krelage en H. Löhns (vertegenwoordiger van het ministerie van Binnenlandse Zaken – de stichting ontving Rijkssubsidie) de overige bestuursfuncties. Ritzema Bos was directeur van het laboratorium geworden en tevens (mede door inspanningen van De Vries) benoemd tot buitengewoon hoogleraar fytopathologie aan de Universiteit van Amsterdam. Naast een wetenschappelijke bedoeling had het laboratorium (vooral) een praktische taak: kwekers konden er advies krijgen over alles dat met 'plantenbeschadiging' (zoals Ritzema het graag noemde) te maken had, net zoals bij de Wetenschappelijke Commissie. In 1899 zou De Vries wegens drukke werkzaamheden uit de Internationale Fytopathologische Commissie, de Nederlandsche Phytopathologische Vereeniging en de Stichting Willie Commelin Scholten treden. Als voorzitter van de stichting werd hij opgevolgd door Went.⁷¹

Of De Vries echt het beste voorhad met de nagadachtenis van Willie Commelin Scholten door te adviseren een laboratorium voor onderzoek naar voor plantenziekten te stichten, kan worden betwijfeld. In een brief die Krelage bijna dertig jaar na de oprichting van de stichting aan Went schreef klinkt duidelijk enige ergernis door: 'Mijn voorstel werd aan professor Hugo de Vries ter beoordeling gegeven, die het onmiddellijk wist te doen verdwijnen op grond van het gemis van een geschikten leider voor een instituut voor erfelijkheidsonderzoek. Daar een phytopathologisch laboratorium ook in de gegeven lijn lag, heb ik mij bij dit plan neergelegd'. Ronduit twijfelachtig is De Vries' argument dat Willie zich niet met het ontstaan van variëteiten bezig had willen houden vanwege zijn keus van de niet voort te kweken *Chrysanthemum*: soorten van dit geslacht zetten wel degelijk zaad in Nederland. De Vries zou er, zoals straks nog zal blijken, vanaf 1892 zelf onderzoek mee doen. Wilde hij het erfelijkheidsonderzoek voor zichzelf houden en voorkomen dat er een concurrerend onderzoeksinstituut zou ontstaan? En gokte hij bij zijn advies op de botanische onkunde van het echtpaar Scholten?



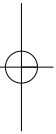


Op kwekersbezoek

Dat De Vries de Maatschappij van Tuinbouw en Plantkunde vanaf het midden van de jaren negentig links liet liggen kwam waarschijnlijk ook doordat hij ervan overtuigd was geraakt dat hij als theoreticus maar weinig van de practicus kon leren. De artikelen die hij in het *Tuinbouwblad* en de brieven die hij aan zijn vrouw Wies schreef over zijn bezoeken aan kwekers in het buitenland (het Duitse Erfurt, een centrum van bloementeelt, in 1891, en drie verschillende locaties in Frankrijk in 1892) laten dat duidelijk zien.

De Erfurter kwekerijen werkten voornamelijk als zaadleveranciers voor de groothandel. Het maken van nieuwe variëteiten was bijzaak, doorgaans een liefhebberij van een van de tuinlieden die daarbij moest oppassen de eigenlijke handel niet te verwaarlozen. Zo iemand lette tijdens het gewone werk op interessante afwijkende vormen en nam die apart, of hij ontfermde zich over een nieuwigheid die door een klant in zijn culturen was aangetroffen. Als uit de gewonnen zaden het volgende jaar een behoorlijk aantal afwijkende exemplaren kwam (meteen zonder atavisten was de nakomelingschap zelden), werd de cultuur voortgezet. Anders was de moeite de vorm te fixeren te veel. De afwijkende vormen kregen geen bijzondere zorg: ze groeiden in dezelfde grond als de oorspronkelijke vorm en vaak zelfs daarbij vlak in de buurt, met alle gevaar van kruisbestuiving. Als er voldoende zaad was geproduceerd om in de handel te brengen (wat doorgaans drie tot zes jaar duurde) werd de nieuwigheid wereldkundig gemaakt. Het percentage atavisten kon dan nog vrij groot zijn, zoals De Vries zelf had gemerkt bij zaden die hij de voorgaande jaren had gekocht. Maar langer 'herumdoctor'n' (zoals de term bleek te luiden) om de variëteit verder te fixeren was gezien de concurrentie niet verantwoord: het gebeurde niet zelden dat een nieuwigheid bij meer kwekers op min of meer hetzelfde moment ontstond. En het ging er natuurlijk om wie als eerste 'de room van de melk schept', aldus een van de bezochte kwekers. Was de nieuwigheid eenmaal op de markt gebracht, dan kochten de andere kwekerijen porties zaden en namen ook zij het nieuwe product in het assortiment op. Vaak volgde dan pas de verdere selectie om het percentage atavisten verder terug te dringen. De grootschalige kweek vond nogal eens plaats in Frankrijk en Italië, waar het klimaat beter was en goedkoper gewerkt kon worden dan in Duitsland.

De Vries kreeg van alle Erfurter kwekers een warm onthaal en zij waren niet te beroerd hun in wording zijnde nieuwigheden te laten zien, mits hij geheimhouding beloofde. Zo liet de chef over de zomerbloemen van kwekerij Haage & Schmidt hem een bed met een nieuwe dubbele *Papaver nudicaule* [I]s-





landse papaver] zien, ‘waarvan ik wel een bloem kreeg die geknakt was, maar toch ’t bestaan geheim moet houden’, zo schreef De Vries aan zijn vrouw. Kweker Otto Putz ‘liet mij aalbessen, frambozen, aardbeziën plukken en eten, en gaf mij allerlei bloemen, en inviteerde mij ten slotte op een glas bier in Au-erkeller, een kneip op een berg vlakbij vanwaar men zijn terrein overziet’. Veel theoretische kennis leken de kwekers en tuinlieden niet te hebben en erg systematisch gewerkt werd er nergens. De nieuwe variëteiten die men in cultuur had waren allemaal bij toeval gevonden; kunstmatige bestuiving om eigenschappen te combineren werd nauwelijks toegepast, en om een variëteit te zuiveren en zuiver te houden kende men geen andere methode dan alle atavisten te vernietigen. ‘’t Blijkt meer en meer dat aan methode voor Züchtung hier niet gedaan wordt’, constateerde De Vries na drie dagen, ‘maar wel te Quedlinburg [een ander belangrijk centrum van bloementeel] zoodat ik ’t volgend jaar daarheen zal moeten gaan’.⁷²

Het volgende jaar bezocht De Vries echter enkele Franse kwekers. Dat kwam wellicht doordat hij een brochure in handen had gekregen van Emile Lemoine uit Nancy waarin deze kruisingen met soorten van *Gladiolus* (gladiool) besprak. In tegenstelling tot gebruikelijk in kwekerskringen had Lemoine nauwkeurig bijgehouden welke variëteiten hij had gekruist. ‘De meeste kruisingen worden uitgevoerd met al die zorgen die voor het verkrijgen van goede zaailingen vereischt worden, maar de meerdere zorgen die voor de kennis van de ware afstamming dier zaailingen vereischt zouden zijn, worden zelden in acht genomen’, aldus De Vries in een bespreking van de brochure in het *Tuinbouwblad* uit januari 1892. Voor wie zich op hybridiseren wilde toeleggen was het echter van groot belang te weten hoe zijn product tot stand komt.⁷³ Kruisingen bleken bij meer Franse kwekers een belangrijke rol in het produceren van nieuwigheden te spelen, zoals bij Alfred Bleu in Parijs over wiens kweek van *Caladium* De Vries eveneens in het *Tuinbouwblad* berichtte. Bleu ging te werk ‘met de strenge nauwkeurigheid van een natuurkundige’; ‘de studie der verschijnselen die de hybridisatie begeleiden is hem een bron van zuiver wetenschappelijk genot’.⁷⁴

Lemoine en Bleu waren De Vries’ voornaamste reisdoelen.⁷⁵ Daarnaast bezocht hij nog acht andere kwekers en zaadhandelaren. De eerste visite legde hij af bij Henry de Vilmorin nabij Parijs, een verplicht nummer, want diens firma was een van de oudste (gesticht in 1780), grootste (ongeveer vierhonderd werknemers) en belangrijkste van het land. Maison Vilmorin-Andrieux, zoals de officiële naam luidde, was een van de eerste kwekerijen geweest die voedings- en siergewassen had verbeterd door systematische en langdurige selec-

tie, onder andere graansoorten en suikerbieten. De opeenvolgende directeuren waren deskundigen op het gebied van variabiliteit en erfelijkheid en hadden herhaaldelijk over hun bevindingen gepubliceerd.⁷⁶ Een publicatie van Louis de Vilmorin (Henry's vader) over erfelijkheid en gewasveredeling uit 1859 kende De Vries ongeveer uit het hoofd. Het gesprek met Henry was echter teleurstellend: 'Hij teert op hetgeen zijn vader gedaan heeft, wat methode betreft, maar heeft daarin geen vooruitgang', schreef hij zijn vrouw. Vilmorin hield een lange verhandeling waarin De Vries veel zinnen uit het boekje van diens vader herkende. Kruisingsproeven deed hij alleen bij tarwesoorten en aan het op de markt brengen van nieuwigheden hechtte hij weinig belang. De Vries ergerde zich nogal aan zijn gastheer. Hij behoorde tot die mensen 'die dadelijk zodra je zit het woord nemen en doorpraten tot je weggaat. Bij Vilmorin was 't niet mogelijk er iets tusschen te brengen, ook luisterde hij niet graag; als ik een mededeling begon zei hij eens dadelijk "J'en suis convaincu", en toen had ik natuurlijk uitgepraat, en opmerkingen verkoos hij in 't geheel niet te hooren'.

Aangenamer en leerzamer was het bezoek bij Bleu die, hoewel net zo praatgraag als Vilmorin, ook luisterde en antwoordde. Bleu kruiste zijn *Caladiums* en orchideeën (zijn belangrijkste producten) elk jaar als de combinatie van eigenschappen iets interessants beloofde; hij was inmiddels namelijk redelijk bedreven in het voorspellen van de uitkomsten van een kruising. Maar zo goed als alle verkregen nieuwigheden waren combinaties van bestaande eigenschappen en er leken door kruising geen nieuwe variëteiten te ontstaan: 'Overigens schijnt dat de werking der kruising tot de vormenrijkdom binnen de grenzen der moedersoorten beperkt is, en niet buiten dien kring variabiliteit bevordert. Wel kan men dit dan door selectie onder de kruislingen gedaan krijgen, "maar dat gaat dan zeer langzaam". Zoo liet hij mij een aantal gevallen van fraaier, intensiever of meer volledig over 't blad verspreide kleuren zien dien in de oorspronkelijke soorten geweest waren'. Externe factoren bleken de expressie van de erfelijke kenmerken te beïnvloeden: 'Goede grond, goede bemesting, niet verplanten of tentoonstellen, goede mest doet de planten forscher worden en dan hebben ze meer kleur, d.i. ze zijn meer echt'.

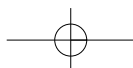
Hoe nauwkeurig Bleu werkte bleek De Vries twee dagen later tijdens een bezoek aan de kweker Comte nabij Lyon. Comte kruiste ook *Caladiums* maar meende 'dat bij een kruising alle eigenschappen van alle voorouders van vroegere (gekruiste) generaties zoo geweldig meewerken en tevoorschijn komen dat de zichtbare eigenschappen der ouders daar tegenover niet zoo heel veel beteekenen. Zoo is 't algemeen bij sterk gekruiste rassen. Bleu zegt dit ook,

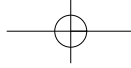


maar hij houdt aantekeningen over al zijn kruisingen, weet dus van ieder exemplaar de voorouders, en dus de latente eigenschappen. En hij beweert daarom twee individuen zóó te kunnen kiezen dat hij vrij zeker voorspellen kan wat de kruising zal geven’.

Het eigenlijke doel van het bezoek aan Lyon was kweker Crozy die met de kweek van grootbloemige *Canna*'s in korte tijd zeer bekend was geworden. In 1889 had hij, na vijftien jaar kruising en selectie om de kroonbladen breder en breder te maken, een eerste nieuwe variëteit met de naam ‘Madame Crozy’ op de markt gebracht. Sindsdien had hij geprobeerd het aantal kroonbladen te vermeerderen om daarmee een regelmatige trechtvorm te verkrijgen en om allerlei kleuren en tekeningen te combineren met de breedbladigheid. Een groot aantal nieuwigheden was al in ontwikkeling en gereed om, getooid met een min of meer exotische naam, gelanceerd te worden. Een nieuwe vorm met donker roodbruine randen gaf Crozy ter plekke de naam van zijn Hollandse gast! Ook Crozy hield geen aantekeningen van zijn kruisingen bij, en elk jaar deed hij de oudere typen weg omdat die geen handelswaarde meer hadden en door toevallige kruisingen schade aan het ten doel gestelde product zouden kunnen doen. ‘Voor de vergelijking oudere te bewaren valt hem niet in’, schreef De Vries vol verbazing in zijn notitieboekje.⁷⁷

In Nancy ten slotte bezocht De Vries Lemoine die hij in het *Tuinbouwblad* zo had bejubeld. Maar de teleurstelling was groot: ‘Zelden is mij iets zoo tegengevallen’, schreef hij aan Wies. ‘Van wetenschap of belangstelling daarin geen spoor; aantekeningen houden ook niet, of uiterst zelden en dan nog alleen in of voor [de] catalogus, of op herhaalde aandrang van anderen. Daarenboven spreken vader en zoon elkander regelmatig tegen, zelfs op de punten die mij ’t meest konden schelen. Zoodat de mededeelingen van anderen ook wel voor een deel zullen berusten op phantasie, die de leemten van het geheugen aanvult’. Lemoine kocht her en der soorten, en als er toevallig iets ontstond dat als nieuwigheid handelswaarde had, kruiste hij die met andere variëteiten om bijzondere eigenschappen te combineren. ‘Door kruising variatie te krijgen die niet als combinatie van de ouders te beschouwen zijn is moeilijk en zeldzaam, en ’t geschiedt of door “accident” (sport) of door langzame selectie, die natuurlijk ook bij hem overal een rol speelt’. Het bezoek aan begoniakweker Crousse in Nancy, de laatste in de reeks, was gelukkig positief: die bleek net als Bleu geregeld aantekeningen bij te houden. Het doel daarvan was zuiver praktisch: Crousse hoopte zo herhaling van kruisingen die onvoldoende interessants hadden opgeleverd te kunnen vermijden en sneller zijn doel te kunnen bereiken. Meer dan andere kwekers had hij bovendien de gewoonte om van



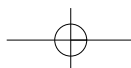
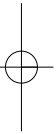


elke moederplant de zaden afzonderlijk uit te zaaien, maar ook hij ging niet zover dat hij eveneens de vaderplanten apart hield: net als zijn collega's be-
stoof hij elke plant met stuifmeel van meer exemplaren en alle zaden gingen
vervolgens door elkaar. Bij het beoordelen van het resultaat van elke moeder-
plant afzonderlijk liet hij zich hooguit leiden door het geheugen om te weten
welke vaders voor de nieuwe kenmerken verantwoordelijk waren.

Al met al was De Vries tevreden over de reis. 'Hoe nieuwe soorten van vaste
planten, door bastaardeeren en zaaien, gewonnen worden, is mij nu in hoofd-
zaak duidelijk geworden', schreef hij na afloop aan Went.⁷⁸ De bezoeken had-
den hem bovendien gesterkt in zijn overtuiging dat de theoreticus de leer-
meester moet zijn van de practicus. In de artikelen die hij over zijn bezoeken
voor het *Tuinbouwblad* schreef geeft hij duidelijk blijk van zijn ergernis over
'hoe weinig belangstelling in wetenschap als basis der praktijk' hij bij de
Franse kwekers was tegengekomen. Anderzijds toonde hij begrip: niet alleen
is een nauwkeurige boekhouding bijhouden omslachtig en bij de grote kwe-
kerijen daardoor eigenlijk ondoenlijk, bij kruisingen spelen zoveel factoren
mee dat er eigenlijk niets te voorspellen valt. Niet alleen de eigenschappen
van de ouders maar ook die van de grootouders, overgrootouders en verder te-
rug worden in zichtbare of latente vorm overgeërfd en kunnen al dan niet te-
voorschijn komen. 'Het blijft elk jaar eene verrassing hoeveel en in welke rich-
tingen men is vooruitgegaan. Alleen dit staat vast, dat door een scherpe keuze
en strenge uitsluiting van alle atavisten het ras in de gewenschte richting elk
jaar verbetert. Maar in bijzonderheden kan men niet afdalen. Vandaar dat
men gerust al het zaad kan dooreen mengen; men zal ten slotte toch eenvou-
dig uit de zaaisels, als zij bloeien, de beste moeten uitzoeken'.⁷⁹

De selectie van monstrositeiten

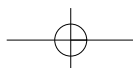
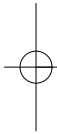
Hoewel De Vries oog had voor alle soorten afwijkingen bij planten ging zijn
aandacht vooral uit naar grote, opvallende afwijkingen die bekend stonden
als 'monstrositeiten'. 'Monstrosities were at that time all we knew of variabi-
lity', zou hij jaren later verklaren.⁸⁰ In zijn 'Beschouwingen' had hij nog be-
weerd dat monstrositeiten niet of slechts in zeer geringe mate erfelijk zijn,
zoals ook de algemene mening luidde.⁸¹ Voor zijn onderzoek zouden ze dus
maar van beperkte waarde zijn. Spoedig was hij er echter van overtuigd dat
monstrositeiten wel degelijk in hoge mate erfelijk zijn; in een artikel uit juli
1889 stelde hij dat voor de eerste keer.⁸² In de volgende tien jaren publiceerde
De Vries een groot aantal artikelen over kweekproeven die hij met monstrosi-
teiten uitvoerde, maar hoewel hij steeds een ander aspect ervan behandelde





meldde hij eigenlijk niet veel nieuws. In het merendeel van de artikelen herhaalt hij zijn conclusie dat de afwijkingen wel degelijk erfelijk zijn, ondersteund met bewijsmateriaal voor één of enkele typen monstrositeiten.⁸³ Dat eerdere onderzoekers monstrositeiten als niet-erfelijke verschijnselen beschouwden komt vele malen terug. Zijn ontdekking van het tegendeel zou hij nog lang als een van zijn belangrijkste wapenfeiten beschouwen.⁸⁴ De enige monstrositeit die níet erfelijk bleek te zijn was vergroening: een onvolkomen en misvormde groei van de bloeiwijze waardoor de plant vaak geen zaden vormt. Zij bleek veroorzaakt te worden door parasieten die in planten kunnen overwinteren.⁸⁵

Het merendeel van zijn artikelen over monstrositeiten publiceerde De Vries in het *Botanisch Jaarboek* dat vanaf 1889 werd uitgegeven door het Vlaamse Botanisch Genootschap *Dodonea*. Vanaf het eerste jaarboek tot en met 1900 zou hij elk jaar een artikel leveren; tien van de twaalf artikelen gaan over monstrositeiten. De artikelen waren in het Nederlands met een uitvoerige Franse samenvatting. De Vries publiceerde over zijn experimenten ook in verschillende Franstalige tijdschriften; voor Duitse tijdschriften schreef hij slechts enkele artikelen. Hij volgde hier dus een ander beleid dan bij zijn plantenfysiologisch onderzoek, toen hij vrijwel alleen in het Duits publiceerde. Wilde hij zijn kennis soms niet al te uitvoerig onder zijn collega's verspreiden en zijn kruit voor latere publicaties drooghouden? Of meende hij, zijn bezoeken aan Franse en Duitse kwekers indachtig, in Frankrijk een aandachtiger publiek te hebben? Opmerkelijk aan de artikelen is verder dat erfelijkheid niet altijd het belangrijkste onderwerp is. Dat is in het bijzonder het geval in de artikelen die hij schreef over klemdraai, een speciaal geval van torsie van de stengel. De hoogleraar botanie in Berlijn Alexander Braun had in de jaren vijftig reeds een verklaring voor het verschijnsel gegeven: de normale kruisgewijze of kransgewijze bladstelling is veranderd in een spiraalgewijze doordat de bladbases aan elkaar gegroeid zijn. Dat zou reeds in de groeitop het geval zijn. Wanneer de internodiën zich gaan strekken draait de stengel zich in tegengestelde richting waardoor de spiraal zo veel als mogelijk is wordt ontrold. Braun en andere onderzoekers hadden maar weinig materiaal voor onderzoek tot hun beschikking gehad vanwege de zeldzaamheid van het verschijnsel. De Vries toonde met behulp van een grote hoeveelheid waarnemingen aan dat Braun gelijk had gehad. Hij had zoveel onderzoek kunnen doen, zo meldde hij trots, doordat hij wél veel materiaal voor handen had gehad, een eenvoudig gevolg van het feit dat hij erfelijke rassen met klemdraai kweekte. Het kweken van monstrositeiten beveelt hij dan ook aan als een manier om meer materiaal

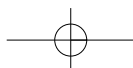
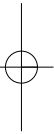


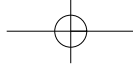


voor morfologisch en anatomisch onderzoek te verkrijgen, niet om meer inzicht in de erfelijkheid van het verschijnsel te verwerven!⁸⁶

Nog opmerkelijker is dat hij slechts in één artikel de pangenesi ter sprake brengt, namelijk in het artikel (uit 1895) over de erfelijkheid van synfisen (aaneengroeiingen): de pangenen die afwijkende eigenschappen dragen 'komen gewoonlijk niet in voldoende aantal voor of hebben ten minste niet het noodige overwicht om meer dan zoogenoemd toevallige monstrositeiten voort te brengen'. Slechts bij 'een zeer gunstige samenloop van omstandigheden' vertoont een monstrositeit zich, 'tenzij ze door selectie bevestigd zijn'.⁸⁷ Het vermogen om een monstrueuze eigenschap te vertonen duidt hij enkele keren aan met het woord 'erfkracht'; hij gebruikt het zowel voor een individuele plant als voor een hoeveelheid zaden van één soort. De erfkracht varieert: hij kan hoog maar ook laag zijn.⁸⁸ Het begrip had hij ook al gebruikt in *Intracelluläre Pangenesis*: het relatieve aantal pangenen voor een eigenschap dat in de celkern aanwezig is bepaalt 'die Kraft der Vererbung' van die eigenschap, zoals het aantal pangenen in het cytoplasma 'die Funktion der einzelnen Organe' bepaalt. Ter illustratie had hij het al genoemde voorbeeld van de gedraaide *Dipsacus sylvestris* gegeven: hoe groter het aantal pangenen in de celkern, des te groter de kans dat de door hen gedragen eigenschap zichtbaar wordt in de volgende generatie. Door selectie is die kans te vergroten. De eenvoudige verklaring daarvoor zou volgens De Vries zijn 'dass durch Züchtung derjenigen Exemplare in den die Eigenschaft durch die meisten (unter sich gleichartigen) Pangene vertreten ist, die relative Anzahl dieser allmählig grösser werden wird'.⁸⁹

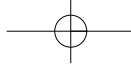
Getuige de artikelen was De Vries aardig succesvol om door selectie de erfkracht (dus het aantal pangenen) van monstrueuze eigenschappen te vergroten. Na enkele jaren steeds de fraaiste monstrueuze planten als zaadragers geselecteerd te hebben gaf in zijn rassen elke generatie ongeveer een derde tot de helft afwijkende planten. Sommige monstrositeiten vertoonden zich pas in het volwassen stadium van de plant. Vanwege de beperkte ruimte in de proeftuin moest de cultuur dan beperkt blijven. Andere vertoonden zich al in de kiemplanten, bijvoorbeeld afwijkingen in het aantal zaadlobben. De Vries kweekte dan duizenden of zelfs tienduizenden kiemplantjes waaruit hij enkele of soms niet meer dan één enkele zaailing selecteerde als zaaddrager voor de volgende generatie en de rest vernietigde. In 1893 had hij van meer dan tachtig uit zaad opgekweekte soorten monstrueuze rassen in cultuur, naast de tweejarige en vaste planten die uit het vorige jaar waren overgebleven.⁹⁰ Een artikel in het Belgische *Botanisch Jaarboek* van 1897 waarin hij de zaden van zijn





rassen aanbiedt voor onderzoek in andere botanische tuinen, laat zien dat hij in tien jaar tijd een breed scala aan afwijkingen had verzameld: fasciatie van de stengel (*Aster tripolium*, *Crepis biennis*, *Geranium molle*, *Picris heracoides*, *Veronica longifolia*); torsie van de stengel (*Dipsacus sylvestris*); synfisen (*Hypochoeris glabra*); fistuleuze (pijpvormige) bloemen (*Chrysanthemum segetum*); afwijkingen in het aantal zaadlobben (*Helianthus annuus*, *Helichrysum bracteatum*); afwijkingen in het aantal bladen (*Trifolium pratense*) en kroonbladen (*Ranunculus bulbosus*); een korte stijl (*Oenothera lamarckiana*); afwijking in de beharing (*Lychnis vespertina*, *Lychnis diurna*); dwerggroei (*Oenothera lamarckiana*); afwijkingen in de kleur van de bloemen (*Linaria vulgaris*) en vrucht (*Solanum nigrum*); het voorkomen van zijaren (*Plantago lanceolata*); en polycefalie (de verandering van meeldraden in stijlen) (*Papaver somniferum*).⁹¹

Door de groeiomstandigheden te veranderen bleek de verhouding tussen ‘erven’ en ‘atavisten’ verder beïnvloed te kunnen worden. Al in de eerste aflevering van de ‘Beschouwingen’, uit april 1885, had De Vries ‘de cultuur in vetten, goed bemesten tuingrond, en met al de zorgen die aan fijne tuinplanten plegen ten deel te vallen’ genoemd als een van de in de land- en tuinbouw gebruikte methoden om variatie te bevorderen en variëteiten te winnen.⁹² Ook de Franse kwekers die hij had bezocht maakten van dat middel gebruik. In een artikel van februari 1894 beschreef hij zijn eerste ervaringen op dit gebied⁹³ en vijf jaar later kwam hij er, na voortgezette proeven, nog eens uitvoerig op terug. Hij beschouwde het blijkbaar als een belangrijke vondst, want hij publiceerde er niet minder dan zes artikelen over, in het Frans, Duits en (voor het eerst) in het Engels.⁹⁴ Door zaden niet in de volle grond maar onder glas te laten ontkiemen, de kiemplanten met veel tussenruimte uit te planten, ze een zonnige plaats in de proeftuin te geven, ervoor te zorgen dat insecten en ziekten zo weinig mogelijk kans kregen en door ze steeds rijkelijk met koemest en hoornmeel te bemesten, werd het aantal monstrueuze planten aanzienlijk groter. Vooral de laatstgenoemde meststof (gemalen hoorns en hoeven van runderen) bevat een hoog gehalte aan stikstof en het bleek van belang te zijn de hoeveelheid stikstof zo hoog mogelijk op te voeren. De conclusie was dat krachtige, sterk ontwikkelde planten de grootste kans hebben om de van de ouders geërfde monstrositeit te vertonen. Voeding en selectie werken dus hand in hand samen in het verhogen van de ‘Individuelle Kraft’. Of zoals De Vries het kortweg beschrijft: ‘La sélection, c’est le choix des mieux nourris’. Het verschil tussen verworven en niet-verworven eigenschappen verviel nu eigenlijk. ‘Nennt man die durch die Ernährung bedingten Abweichungen vom Mittel erworben, so sind gerade diese erblich und bilden gerade sie das

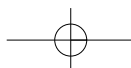
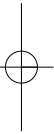


Material für die Selection und Accumulation'.⁹⁵ De Vries' grootste successen waren *Linaria vulgaris* (Vlasbekje) waarbij hij het aantal exemplaren met pelorische bloemen tot 96% wist op te voeren, *Chrysanthemum segetum* (Gele ganzenbloem) met 97% fistuleuze bloemen, en *Helianthus annuus* (Zonnebloem) met 97% syncotylie (aaneengegroeide zaadlobben).

Dat krachtig ontwikkelde planten het beste presteren bleek ook uit het verschillende resultaat dat eenjarige en tweejarige planten gaven. Om de cultuur te vereenvoudigen en meer materiaal te krijgen maakte De Vries tweejarige planten eenjarig door de zaden vroeg uit te zaaien. De kans dat een plant de afwijking gaat vertonen bleek echter groter te zijn wanneer zich aan het einde van het eerste jaar een krachtig ontwikkelde rozet had gevormd en hij de plant zich pas het volgende jaar verder liet ontwikkelen. Op die manier wist De Vries bijvoorbeeld de torsie bij *Dipsacus sylvestris* tot boven de 40% op te voeren, en de fasciaties bij *Taraxacum officinale* (Gewone paardebloem) en *Crepis biennis* (Groot streepzaad) tot boven de 80%.

Een verschijnsel dat op deze waarnemingen aansloot was de verspreiding van een monstreuze eigenschap over één en dezelfde plant. Het bleek dat de kans dat een monstreuze eigenschap zich vertoont tijdens de groei van een plant langzaam toeneemt, dan een maximum bereikt en vervolgens langzaam afneemt. Daarin was de ontwikkeling van een monstreuze eigenschap identiek aan de ontwikkeling van bijvoorbeeld de grootte van de bladen en de lengte van de zijtakken.⁹⁶

Al deze waarnemingen leidden volgens De Vries tot dezelfde conclusie: 'Je grösser die Erbkraft, um so häufiger sind die abnormalen Organe, um so länger ist die Periode über die sie sich auf den einzelnen Sprossen erstrecken, und um so früher treten sie deshalb auf'. Die conclusie is in overeenstemming met wat hij in *Intracellulare Pangenesis* had geschreven: hoe meer pangen en aanwezig zijn, des te groter de kans dat de bijbehorende eigenschap zich vertoont. En zeker ook met wat hij in zijn 'Beschouwingen' van enkele jaren eerder had geschreven: daarin had hij de pangen gelijkgesteld met de levende moleculen van het protoplasma die door het opnemen van voedingsstoffen en het afstaan van producten verantwoordelijk zijn voor de stofwisseling en zich hierbij steeds regenereren en dupliceren. Kortom: hoe meer pangen zich in de celkern bevinden, hoe groter de kans dat die zich naar het protoplasma bewegen⁹⁷, en hoe meer voedingsstoffen aanwezig zijn, des te groter het aantal pangen in het protoplasma (en kennelijk ook in de celkern) wordt. In de artikelen ontbreekt deze pangenetische verklaring echter. Hier en daar zijn vage opmerkingen te vinden die naar de pangenesis lijken te verwijzen: de afwij-

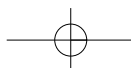
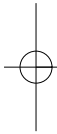




king zou in vroeger jaren 'reeds potentieel voorhanden' geweest zijn;⁹⁸ de plantendelen bezitten 'latente Characteren welke im normalen Laufe ihres Lebens nie zur Entfaltung kommen'.⁹⁹ Voor het ontstaan van een monstrositeit moet een 'erfelijke aanleg' aanwezig zijn,¹⁰⁰ maar er bestaan ook 'latente eigenschappen' die bij kruisingen tevoorschijn komen¹⁰¹ zodat de mogelijkheid bestaat van 'het overslaan van geheele generatiën door de monstrositeit'.¹⁰²

Wellicht was De Vries terughoudend met een verklaring doordat de resultaten niet altijd met de pangenesis in overeenstemming waren te brengen. Zo selecteerde hij gedurende de jaren 1892-1894 exemplaren van *Anethum graveolens* (Dille), *Coriandrum sativum* (Koriander), *Chrysanthemum segetum* (Gele ganzenbloem), *Coreopsis tinctoria* (Meisjesogen), *Bidens grandiflora* (Tandzaad) en *Madia elegans* die in hun aantal schermstralen (de eerste twee) en lintbloemen (de laatste drie) zo ver mogelijk in negatieve zin afweken van het gemiddelde, terwijl hij de planten steeds krachtig bemestte. Soms was er vooruitgang, soms was er achteruitgang en ook kwam het voor dat er noch voor- noch achteruitgang te bespeuren was. Proeven met de vruchtlengte van *Oenothera lamarckiana* waarbij tevens de beide invloeden in de andere richting werden gestuurd, gaven hetzelfde resultaat. Blijkbaar 'heft bemesting tijdelijk de werking der selectie (meer of min volkomen) op', stelde hij als conclusie, de positieve werking van voeding dus erkennend. Maar overtuigend vond hij het resultaat waarschijnlijk niet. De Vries zou over de proef pas jaren later publiceren, met de voorzichtige conclusie dat voeding en selectie gelijke invloeden zijn en dat al naar gelang de omstandigheden de één de ander overheerst. En de relativerende opmerkingen dat waarschijnlijk de geselecteerde exemplaren niet de verst mogelijke afwijking van het gemiddelde hadden vertegenwoordigd, en dat hij alle planten gelijke hoeveelheden mest had gegeven en dat dat bij de ene soort mogelijk andere gevolgen had gehad dan bij de andere.¹⁰³

Verder bleken sommige monstrueuze eigenschappen vrijwel ongevoelig voor de goede zorgen te zijn. Hoezeer De Vries ook zijn best deed, het lukte hem bij sommige niet hun aandeel in de nakomelingen groter te krijgen dan enkele procenten. Ook daarover zou hij pas later publiceren.¹⁰⁴ Daarentegen bleek het zeer eenvoudig te zijn hun aandeel te verminderen. Bij slechte verzorging daalde het aantal snel, tot 0% aan toe, zelfs bij de optimale zaden uit de best geselecteerde rassen. Tijdens zijn proeven had De Vries een aantal keren zaden van zijn rassen naar andere botanische tuinen gezonden. Vanaf 1897 nam hij in de jaarlijkse zaadlijst van de Hortus Botanicus, waarin ter ruiling aangeboden zaden werden opgesomd, zaden van enkele monstrueuze rassen op; in het al genoemde artikel in het *Botanisch Jaarboek* van datzelfde jaar prees



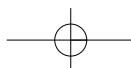
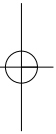


hij de waar aan. Sommigen van zijn collega's wisten een even hoog percentage te krijgen, bij anderen mislukten de culturen geheel. De Vries weet dat laatste aan onvoldoende zorg, want bij goed gezuiverde rassen kan er tussen de verschillende zaden toch nauwelijks verschil bestaan.¹⁰⁵

De wet van Quetelet

Niet lang na het voltooiën van *Intracellulare Pangenesis* ontdekte De Vries het bestaan van een boek dat zijn denken over variabiliteit en erfelijkheid diepgaand beïnvloedde.¹⁰⁶ Het was het al in 1870 verschenen *Anthropométrie, ou mesure des différentes facultés de l'homme* van de Belgische astronoom en wiskundige Adolphe Quetelet.¹⁰⁷ Quetelet betoogde hierin dat de afmetingen en intensiteit van lichamelijke en geestelijke eigenschappen van de mens mathematische wetten volgen. Deze worden duidelijk als men niet naar de mens als individu kijkt maar naar het 'corps social' waarvan iedereen deel uitmaakt. Van grote groepen mensen had hij de vormen, afmetingen, gewichten en krachten bestudeerd, zowel van het hele lichaam als van afzonderlijke lichaamsdelen, en onderzocht hoe deze worden beïnvloed door klimaat, leeftijd, beroep enzovoort. Metingen bij groepen mensen uit dezelfde geografische regio's, van hetzelfde geslacht en min of meer dezelfde leeftijd had hij uitgedrukt in een grafiek. De gevonden waarden had hij in opklimmende volgorde op de x-as gezet en de gevonden frequenties op de y-as. Steeds was de klokvormige curve of Gauss-kromme van de normaalverdeling verschenen, een curve die identiek is met de functie $(a+b)^n$, het zogenoemde Binomium van Newton, als n nadert naar oneindig. De top van de curve vormt de gemiddelde waarde van de hele onderzochte groep; de afwijkingen onder het gemiddelde vormen de linkerzijde van de curve en de afwijkingen boven het gemiddelde vormen de rechterzijde van de curve. Hoe groter de afwijking, des te zeldzamer zij is. Quetelet verklaarde deze verdeling met behulp van de toevalswetten: 'Un phénomène, quel qu'il soit, dépend de causes favorables ou défavorables à son arrivée. Dans le premier cas, les causes favorables ou défavorables peuvent être égales en nombre; dans le second cas, les causes favorables peuvent être plus ou moins nombreuses que les causes contraires'. In het eerste geval komt de waarde in het midden van de curve uit, in het tweede aan de linker- of rechterzijde ervan.¹⁰⁸ Hoewel Quetelet alleen de eigenschappen van de mens had bestudeerd, was hij ervan overtuigd dat de gevonden regel voor de hele natuur geldt.¹⁰⁹

Voor De Vries zullen de door Quetelet gevonden normaalverdeling en de overtuiging dat deze wetmatigheid ook in het plantenrijk opgaat een bevestiging van zijn eigen ideeën hebben betekend. In zijn 'Beschouwingen' uit het





midden van de jaren tachtig had hij het idee van de ‘Formenkreis’ van de Duitse botanicus Johannes von Hanstein besproken: het uiterlijk van elke systematische soort vormt een middelpunt, de afwijkingen van het type strekken zich in alle richtingen daaromheen uit. Grafisch weergegeven zouden de soort en zijn variaties de vorm hebben van een schietschijf: ‘Wij zouden ze moeten laten uitstralen van één middelpunt, dat ingenomen werd door dien vorm dien de overgrote meerderheid der individuen onder die omstandigheden vertoonen, waaronder de soort in het wild het veelvuldigst pleegt voor te komen’. Hoe meer een exemplaar van die vorm afwijkt, hoe verder weg die zou komen te staan van de vorm in het middelpunt. ‘Het zal nu iedereen terstond duidelijk zijn dat over zulk een gebied de individuen geenszins gelijkmatig verspreid kunnen zijn. Integendeel, het middelpunt is het dichtst bevolkt, en van daaruit neemt de dichtheid naar den omtrek toe snel af.’¹¹⁰ In een artikel uit 1890 noemt De Vries ‘de wet van Quetelet’ voor de eerste keer. ‘Hoe algemeen zij geldt is nog niet onderzocht, maar zij geldt in elk geval voor die eigenschappen die in cijfers kunnen worden uitgedrukt’. Ter illustratie geeft hij enkele voorbeelden, onder andere het aantal rijen korrels op maïskolven zoals door hemzelf waargenomen.¹¹¹

De Vries was mogelijk op het werk van Quetelet gewezen door Jules Mac Leod, zijn ambtgenoot uit Gent. Mac Leod had op het Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres in oktober 1887 een lezing gehouden over de statistische bewerking van gegevens over het bezoek van bloemen door insecten. De Vries was vicevoorzitter van het congres geweest en had er zelf ook een lezing gehouden. Mac Leod publiceerde over het onderwerp in het eerste *Botanisch Jaarboek* dat hij kort hierna namens het genootschap *Dodonaea* verzorgde en waaraan De Vries ook een bijdrage leverde.¹¹² Noch in de lezing, noch in het artikel verwijst Mac Leod naar Quetelet, maar zeker is dat diens werk voor hem de inspiratiebron vormde om statistiek op waarnemingen in de levende natuur toe te passen. Mac Leod kende het werk van Quetelet al van jongs af: zijn vader was een van diens correspondenten geweest.¹¹³

Mac Leod, benoemd tot hoogleraar botanie in 1887, wilde zijn onderwijs uitbreiden met een practicum en nam daarvoor dat van De Vries als voorbeeld. Eind 1891 stuurde hij de pas afgestudeerde Eduard Verschaffelt voor een paar maanden naar Amsterdam om er de kunst af te kijken.¹¹⁴ Opvallend is dat juist in de periode dat Verschaffelt in Amsterdam verbleef De Vries druk doende was met statistische metingen. Mac Leods statistische boodschap is dus mogelijk door zijn leerling verder verspreid. De symmetrische curve die De Vries in november 1891 verkreeg na meting van de lengte van vruchten van *Oenothera*

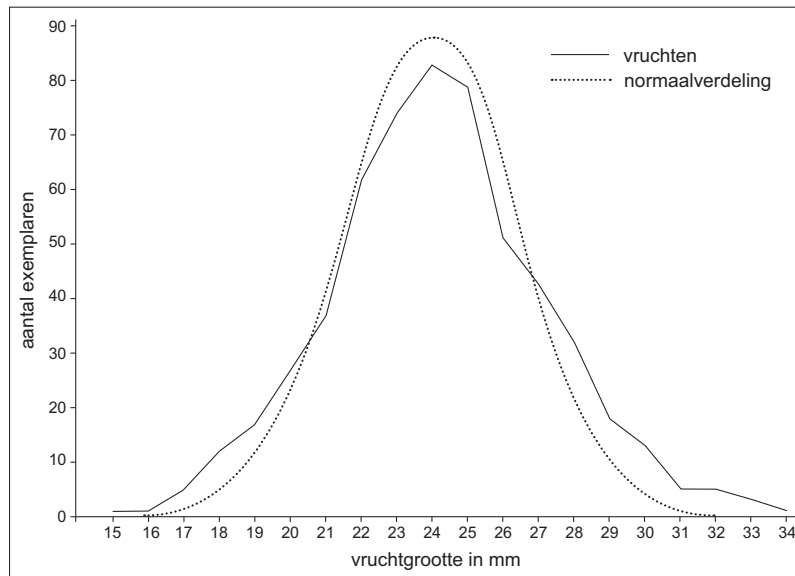


fig. 2: Curve van de lengte van 568 vruchten van *Oenothera lamarckiana* (doorgetrokken lijn) vergeleken met de normaalverdeling (stippellijn).

lamarckiana verwerkte hij in een collegeplaat. Blijkbaar werd de ‘Wet van Quetelet’, zoals het bijschrift op de plaat luidt, toen in de colleges opgenomen.¹¹⁵

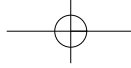
De Vries was erg met Verschaaffelt ingenomen en omgekeerd beviel het Verschaaffelt goed in Amsterdam; hij was vast van plan nog eens terug te komen om wat onderzoek te doen. Toen De Vries’ assistent Goethart in september 1892 niet meer kon helpen bij het microscopiepracticum, wilde hij graag Verschaaffelt in diens plaats aanstellen. In het voorjaar van 1893 werd Verschaaffelt door de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen in Haarlem aangenomen om de Franse vertalingen te verzorgen voor de door de Maatschappij gepubliceerde *Archives*. Goethart trok zich per 1 mei geheel terug en zo was er geen enkele belemmering meer om Verschaaffelt aan te nemen.¹¹⁶ Verschaaffelt zou tot 1896 assistent blijven. In dat jaar ging C.A.J.A. Oudemans met emeritaat. Het leek De Vries vanzelfsprekend dat hij hem als directeur van de Hortus zou opvolgen, en ook de colleges die het meeste in verband met de Hortus stonden, namelijk die in de systematiek en de anatomie, zou overnemen. Eigenlijk leek het hem het beste om het hele onderwijs aan de studenten geneeskunde en farmacie op zich te nemen; zijn colleges fysiologie zouden dan naar



een nieuw te benoemen hoogleraar over kunnen. In de colleges farmacognosie had hij echter geen trek. Curatoren wensten evenwel dat De Vries al Oudemans' taken op zich zou nemen omdat zij één hoogleraar botanie genoeg vonden. De Vries protesteerde hevig en dreigde dat hij het aanbod uit Utrecht om daar de opvolger van Rauwenhoff te worden zou aannemen. Bovendien eiste hij van het gemeentebestuur het voornemen de Hortus te verplaatsen naar een terrein buiten de stad te laten varen. Beide eisen werden ingewilligd: de Hortus zou blijven waar hij was en voor de farmacognosie en de fysiologie zou een (goedkopere) buitengewoon hoogleraar worden aangesteld. Oudemans had zijn leerstoel intussen al aangeboden aan een bevriend apotheker, maar die had voor slechts een buitengewoon hoogleraarschap geen belangstelling. De baan ging uiteindelijk naar Verschaffelt. In 1900 werd Verschaffelt benoemd tot gewoon hoogleraar. De opvolger van Rauwenhoff werd De Vries' vroegere leerling Went, directeur van het proefstation voor suikerriet op West-Java, die als tweede op de voordracht stond. De Vries was daarover zeer verheugd: in zijn felicitatiebrief schreef hij dat het hem een grote voldoening was 'wederom een mijner leerlingen als collega te mogen begroeten'.¹¹⁷

De curve van Galton

Het was waarschijnlijk in het najaar van 1893 dat De Vries een biologisch-statistisch artikel onder ogen kwam van W.F.R. Weldon, docent morfologie van ongewervelde dieren aan de universiteit van Cambridge, dat drie jaar eerder was verschenen. Weldons belangstelling was in de voorgaande jaren geleidelijk verschoven van anatomie en morfologie naar variabiliteit. In 1888 en 1889 had hij onderzoek gedaan naar variatie binnen en tussen lokale rassen van eenzelfde soort. Hij had de lengte gemeten van enkele lichaamsdelen van exemplaren van *Crangon vulgaris* (Gewone garnaal), verzameld op drie verschillende plaatsen aan de Engelse zuidkust. Bij de statistische verwerking van zijn meetgegevens had hij de assistentie gehad van de ontdekkingsreiziger, geograaf en natuurwetenschappelijk onderzoeker Francis Galton die soortgelijke metingen had gedaan bij mensen, gedomesticeerde dieren en cultuurplanten. Galton had vermoed dat op de gemeten eigenschappen de natuurlijke selectie nauwelijks invloed had gehad; zijn onderzoeksmateriaal was immers reeds lang van de natuur afgeschermd. Tevens had hij voorspeld dat selectie ook weinig invloed heeft op de variatie van eigenschappen van in het wild levende organismen: 'So that he expected the frequency, with which deviations from the average size of an organ occurred, to obey the law of error [de normaalverdeling] in all cases, whether the animals observed were under the ac-



tion of natural selection or not'. Weldon had zijn metingen grafisch uitgedrukt naar het voorbeeld van Galton: op de x-as had hij ordinaten uitgezet waarvan de lengten overeenkwamen met de gevonden waarden, één ordinaat per waarneming. Deze kromme had Galton 'ogive' genoemd; de ordinaat die het aantal waarnemingen in twee gelijke helften splitst de 'mediaan' ('M'); en de ordinaten die de twee helften in kwarten verdelen de 'kwartielen' ('Q' en 'Q'). Weldon had de curven van zijn metingen vergeleken met de curve van de normaalverdeling waarbij de mediaan = 0 en de beide kwartielen = +1 en -1. De overeenkomst tussen de theoretische en de praktische curven was welhaast perfect. Weldons metingen hadden derhalve Galtons vermoeden bevestigd: de gemiddelde waarden (M) van de gemeten onderdelen van de drie afzonderlijke populaties waren weliswaar verschillend en de mate van de afwijkingen eveneens, maar in alle gevallen volgde de variatie de normaalverdeling.¹¹⁸

Het artikel van Weldon maakte De Vries nieuwsgierig naar deze alternatieve methode om variatie grafisch weer te geven en die blijkbaar tevens de mogelijkheid bood haar in getallen uit te drukken. Van 568 vruchten van *Oenothera lamarckiana* die hij in oktober 1893 in Hilversum verzamelde mat hij de lengte. Hij bepaalde de waarden van de mediaan en de kwartielen, maar een nauwkeurige vergelijking ervan met die van de normaalverdeling lukte hem

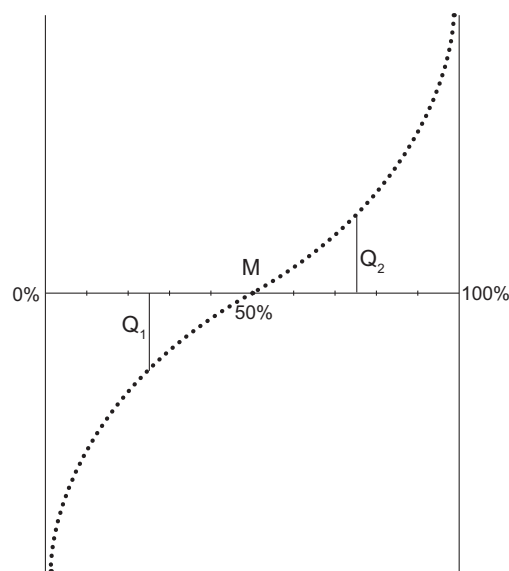
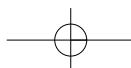


fig 3: Ogive van Francis Galton.

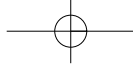




niet. Weldon had voor enkele ordinaten van de theoretische normaalverdeling de waarden gegeven en die kwamen niet overeen met de ordinaten van de curve die De Vries tekende. Hoe de waarde van een willekeurige ordinaat berekend kon worden had Weldon niet aangegeven, en De Vries wist niet hoe dat zou moeten. Erg enthousiast was hij niet over Galtons methode: 'De curven $(a+b)^x$ zijn voor mijn werk beter', concludeerde hij.¹¹⁹

Desondanks (of misschien wel juist hierdoor) bleef De Vries nieuwsgierig naar de statistische ideeën van Galton en hij ging op zoek naar boeken van hem; ze bleken niet eenvoudig te krijgen te zijn, maar uiteindelijk vond hij ze.¹²⁰ Twee waren er voor hem van belang: *Hereditary genius* (1869) en *Natural inheritance* (1889). In het eerste had Galton aan de hand van een grote hoeveelheid data willen aantonen dat bijzondere geestes- en lichaamsgeven erfelijk zijn en niet door de opvoeding worden ingegeven; zijn voorbeelden had hij onder andere ontleend aan schilders, dichters, staatslieden, roeiers en worstelaars en hun familieleden. In het tweede boek had hij een overzicht gegeven van allerlei aspecten van de erfelijkheid waarbij hij uitgebreid gebruik had gemaakt van statistiek.¹²¹ De boeken maakten op De Vries diepe indruk, zelfs dieper dan *Anthropométrie* van Quetelet, zo lijkt het. Vanaf het moment dat hij de boeken had bestudeerd noemt hij in artikelen waarin de statistische benadering van de natuur ter sprake komt de twee statistici namelijk vaak in één adem, en soms geeft hij zelfs alle eer aan Galton. De klokvormige curve van de normaalverdeling duidt De Vries in het vervolg aan als een 'Galton curve', een merkwaardig eerbetoon, want Galton had deze curve in het geheel niet gebruikt. De Vries zou zelf wel steeds de klokvormige curve gebruiken en niet de ogive van Galton; wat dat betreft hield hij dus vast aan de conclusie die hij had getrokken na de eerste kennismaking met Galtons werk.

Mogelijk was De Vries' waardering voor Galton groter dan voor Quetelet omdat hij zich in wetenschappelijk opzicht meer met hem verwant voelde. Galton had met zijn statistische werk steeds de relatie gelegd met erfelijkheid en zelfs soortvorming. Hij zat dan ook dicht bij het vuur: Charles Darwin was een neef van hem (wellicht voor De Vries ook een reden om meer waardering voor Galton te hebben). In zijn *Hereditary genius* uit 1869 had Galton Darwins pangenesis zeer positief besproken, iets dat De Vries vanzelfsprekend ook zeer aangesproken zal hebben. Het door Darwin gemaakte onderscheid tussen fluctuerende variabiliteit door wisselende aantallen gemmules en soortenvormende variabiliteit door het ontstaan van nieuwe gemmules had Galton daarin geïllustreerd met het beeld van 'a rough stone, having, in consequence of its roughness, a vast number of natural facets, on any one of which it might

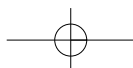


rest in “stable” equilibrium’. Een klein duwtje brengt de steen uit balans, maar hij zal uiteindelijk terugvallen op het vlak waarop hij stond. ‘But, if by a powerful effort the stone is compelled to overpass the limits of the facet on which it has hitherto found rest, it will tumble over into a new position of stability’.¹²² Enkele jaren later had Galton de pangeneses echter een in zijn ogen zware slag toegebracht. Om Darwins hypothese te testen had hij zilvergrijze konijnen door bloedtransfusie het bloed van konijnen met andere vachtkleuren gegeven. De nakomelingen vertoonden echter geen spoor van de kleur van de bloeddonoren. Daarmee was volgens Galton aangetoond dat er geen transport van gemmules plaatsvindt. Darwin had in de tweede druk van zijn *Variation of animals and plants* op Galtons kritiek geantwoord dat hij transport door de bloedbanen niet als een noodzakelijkheid beschouwde; bij lagere dieren en planten kon dit niet eens het geval zijn omdat die geen bloed hebben. De Vries wist zonder twijfel van Galtons experiment; hij kende de *Variation* en zeker het hoofdstuk over de pangeneses immers als geen ander. Galton was na zijn opmerkelijke experiment overigens wel blijven vasthouden aan Darwins idee van ‘particulate inheritance’.¹²³

Hele en halve curven

Galtons boeken lijken De Vries geheel en al overtuigd te hebben van het grote nut van de statistiek bij het onderzoeken van variabiliteit. In juli 1894 schreef hij zijn eerste artikel over zijn statistische waarnemingen.¹²⁴ Dat variatie volgens de normaalverdeling niet alleen voor mensen en dieren opgaat, zoals door Quetelet en Galton was gesteld, maar ook voor planten, illustreert hij hierin met enkele eigen waarnemingen. Maar de belangrijkste boodschap van het artikel is dat variatie ook een andere grafische vorm kan hebben, namelijk een halve curve die hetzij naar links, hetzij naar rechts afloopt. De Vries had dat al jaren geleden opgemerkt. Tijdens zijn verblijf in 's-Graveland in mei 1886 had hij van 416 bloemen van *Caltha palustris* (Dotterbloem) en 337 bloemen van *Ranunculus bulbosus* (Knolboterbloem) het aantal kroonbladen geteld. Van de eerste soort had 72% van de bloemen het normale aantal van vijf bladen en de overige bloemen zes, zeven en acht bladen, in snel afnemende percentages. Van *Ranunculus* had 92% het normale aantal van vijf bladen en slechts enkele hadden zes, zeven, acht of negen bladen. Al in zijn ‘Beschouwingen’ had hij beide gevallen beschreven.¹²⁵ Hij gaf ze nu opnieuw, aangevuld met nieuwe waarnemingen.

De symmetrische curve en de halve curve correspondeerden volgens De Vries met de twee vormen van variabiliteit die Darwin en, in diens voetspoor,





hijzelf hadden onderscheiden en die door Galton zo treffend waren geïllustreerd door de wankelende steen: een symmetrische curve zou de uitdrukking zijn van fluctuerende variabiliteit, de halve curve de uitdrukking van soortenvormende variabiliteit. Anders dan in zijn artikelen over monstrositeiten legt De Vries in dit artikel nadrukkelijk het verband tussen zijn empirische waarnemingen en zijn theoretische pangeneses. Het artikel begint (met verwijzing naar Darwin) met de aanhaling van een passage uit *Intracellulare Pangeneses* waarin hij het verschil tussen beide typen variabiliteit had uitgelegd in termen van pangenen: fluctuerende (continue) variabiliteit berust op wisselende aantallen pangenen, soortenvormende (discontinue) variabiliteit op de vorming van nieuwe pangenen.

Ter ondersteuning van deze stelling beschrijft De Vries een experiment dat hij met nakomelingen van de in 's-Graveland gevonden boterbloemen had uitgevoerd. Van planten die hij in 1887 naar de Hortus had overgebracht, had hij de volgende vier jaren steeds de exemplaren met meer dan vijf kroonbladen (de afwijkende typen dus) en vervolgens de exemplaren met meer dan negen kroonbladen geselecteerd. De variatie was steeds breder geworden (zelfs bloemen met 31 kroonbladen waren verschenen) en de curve had geleidelijk

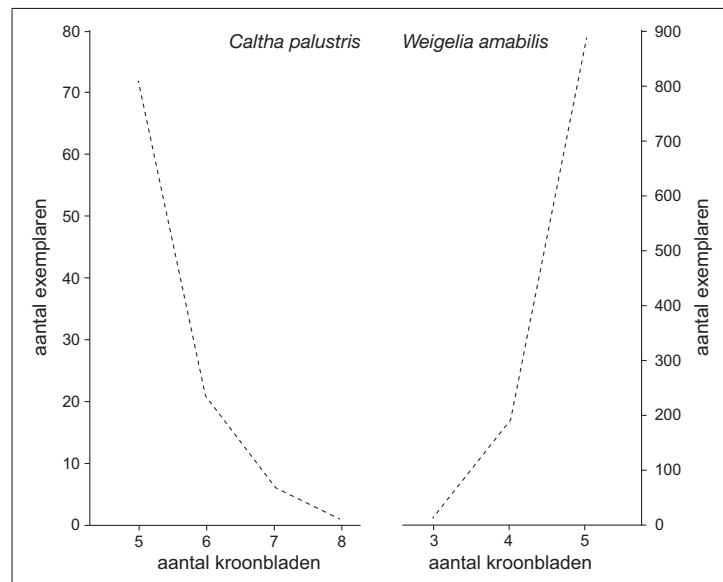
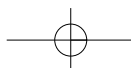
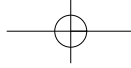


fig. 4: Halve curven van de kroonbladen van *Caltha palustris* en *Weigelia amabilis*.





een symmetrische vorm gekregen met de top van de curve op 9 en (bij de best verzorgde planten) 10. 'Die neue Varietät ist somit zu betrachten als ein Fall von Verdoppelung', concludeerde De Vries. 'Das scheinbar graduellen (individuelle) Variieren beruhte also thatsächlich auf discontinuirlischer Variation, auf dem plötzlichen Auftreten einer anfangs fast latenten Eigenschaft'. De nieuwe variëteit fluctueert zelf ook, vandaar de symmetrische curve. Dat de oorspronkelijke variëteit een halve curve vertoont zou volgens De Vries komen doordat de mate van verdubbeling eveneens de normaalverdeling volgt: zij varieert van 0 (geen verdubbeling, dus vijf kroonbladen) tot oneindig (zoals bleek uit het maximum dat tot 31 was opgelopen).

Een vergelijkbaar resultaat met *Trifolium pratense* (Rode klaver) beschreef De Vries enkele jaren later: de halve curve die de planten in 1891 vertoonden en varieerde van drie tot zeven bladen (met de top op drie), was door het exemplaar met de meeste vier- en vijftallige bladen als zaaddrager te kiezen al het volgende jaar veranderd in een symmetrische curve over dezelfde getallen maar met een top op vijf. De curve was dus niet van gewone drietallige exemplaren van *Trifolium pratense* maar van exemplaren van een vijftallige variëteit, door De Vries toepasselijk *Trifolium pratense quinquefolium* genoemd. Bij verdere

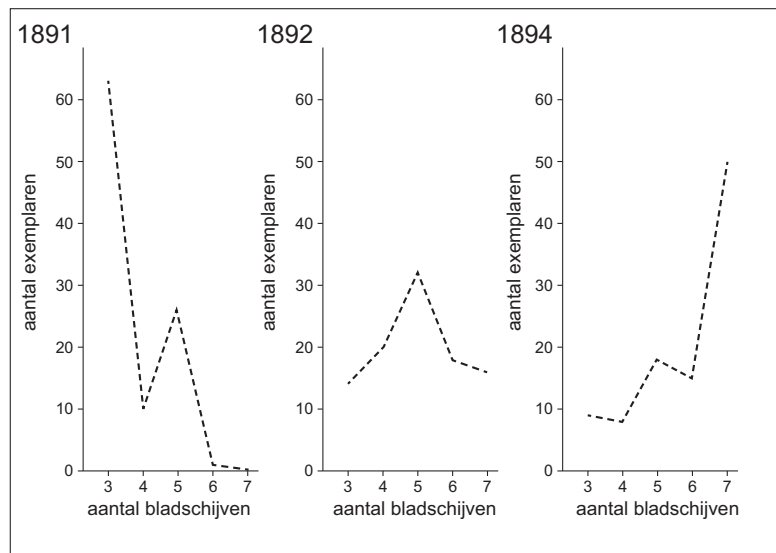
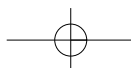


fig. 5: Omkering van de curve van *Trifolium pratense*.



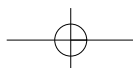


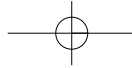
selectie in de volgende twee jaar was het aantal exemplaren met zeven bladen toegenomen en wel zodanig dat op dit aantal een nieuwe top was ontstaan. De breedte van de variatie was echter gelijkgebleven. De curve van het in 1894 verkregen resultaat was opnieuw een halve curve, het spiegelbeeld van de oorspronkelijke curve uit 1891. Blijkbaar, concludeerde De Vries, kent de variëteit *quinquefolium* (in tegenstelling tot *Ranunculus*) een strikte bovengrens die niet overschreden kan worden.¹²⁶

Voor de waarnemingen bij klaver geeft De Vries in het artikel geen verklaring. Hij vergelijkt het geval evenwel met het experiment met *Ranunculus* en dus lijkt de aldaar gegeven verklaring ook hier van toepassing te moeten zijn: de variëteiten 'Ranunculus 10' en 'Trifolium 5' zijn allebei uitingen van een nieuwe erfelijke eigenschap die op zichzelf continu varieert door wisselende hoeveelheden pangen. De veronderstelde verdubbeling bij *Ranunculus* wordt door meer of minder pangen blijkbaar meer of minder uitgewerkt: minder 'Ranunculus 10-pangen' geeft minder dan tien kroonbladen, meer 'Ranunculus 10-pangen' geeft meer dan tien kroonbladen. Zakt het aantal pangen onder de hoeveelheid die nodig is de eigenschap uit te drukken, dan treedt geen enkele graad van verdubbeling op en blijft het aantal kroonbladen gelijk aan het normale aantal. Maar hier moet de analogie ophouden, want 'Trifolium 5' kan natuurlijk geen verdubbeling zijn van 'Trifolium 3'. Ook het feit dat *Trifolium* een strikte bovengrens heeft en *Ranunculus* niet, geeft aan dat de twee gevallen verschillend moeten zijn. Het probleem van de bovengrens bij *Trifolium* snijdt De Vries wel aan, maar hij gooit de handdoek direct in de ring: het is 'eene vraag, waarop het mij nog niet gelukt is een antwoord te vinden'. Over hoe men zich de verdubbeling van een eigenschap zou moeten voorstellen zegt De Vries niets. In een van zijn zakboekjes staat bij notities uit 1893 de term 'dubbelpangeen' als verklaring voor het optreden van een *Matthiola* (Violier) met dubbele bloemen.¹²⁷ Zou bij *Ranunculus* ook zo'n 'dubbelpangeen' voor de eigenschap 'vijfkroonbladen' zijn ontstaan? Het is mogelijk, gelet op De Vries' verklaring voor nog een derde type curve die hij ontdekte: de curve met twee toppen.

Dubbele curven

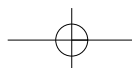
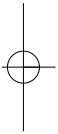
Na het lezen van het werk van Galton en de publicatie van zijn eerste botanisch-statistische artikel verdiepte De Vries zich in wat er nog meer aan biologisch-statistisch onderzoek werd gedaan. In Engeland bleek onder invloed van Galtons werk een kleine 'biological school' ontstaan te zijn. Weldon had zijn onderzoek naar de afmetingen van *Crangon vulgaris* voortgezet en uitgebreid naar *Paleomonetes varians* (Brakwatersteurgarnaal) en *Carcinus maenas* (Strandkrab).

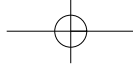




Karl Pearson, hoogleraar toegepaste wiskunde en mechanica aan University College in Londen, was begonnen de theoretische kant van Galtons ideeën verder uit te werken. De statistische onderzoekers waren in januari 1894 bijeengebracht in het door de Royal Society opgerichte ‘Committee for Conducting Statistical Inquiries into the Measurable Characteristics of Plants and Animals’. Galton was voorzitter, Weldon secretaris.¹²⁸ De Vries vond dat laatste ‘best, maar niet aangenaam’, schreef hij aan Went, ‘daar het mij dwingt mijne curven te publiceren, om niet later achteraan te komen met dingen die ik nu al jaren lang gereed heb. Maar liever had ik gewacht tot ik alles ook goed begreep’.¹²⁹ William Bateson, zoöloog verbonden aan de universiteit in Cambridge, en Harold H. Brindley, entomoloog, hadden bij hun metingen van onder andere de lengte van de tang van *Forficula auricularia* (Gewone oorworm) en de lengte van de onderste hoorn van *Xylotrupes gideon* (een neushoornkever van Java) niet een curve met één top verkregen maar een curve met twee toppen. Binnen dezelfde soort vielen er dus twee duidelijk van elkaar te onderscheiden variëteiten te onderkennen. Bateson had het verschijnsel verder uitgewerkt in zijn vuistdikke *Materials for the study of variation* uit 1894, een bundeling van bijna negenhonderd gevallen van variatie bij mens en dier, ontleend aan eigen waarnemingen en literatuur.¹³⁰ Hij had zich daarbij beperkt tot gevallen van, wat hij noemde, ‘meristic variation’: variatie die in gehele getallen kan worden uitgedrukt zoals aantallen tenen, vingerkootjes, tanden en wervels. De behandeling van (zoals hij het betitelde) ‘subversive variation’ (bijvoorbeeld lengte, mate van beharing en kleurschakeringen) wilde hij in een volgend boek geven (de voorbeelden in *Materials* vormen volgens de inhoudsopgave ‘Part 1’). Dat zou echter nooit verschijnen.

Bateson had zijn onderzoek nadrukkelijk verbonden met het vraagstuk van het ontstaan van nieuwe soorten. Hij deelde Darwins opvatting dat variatie de basis van soortvorming is: ‘Variation, whatever may be its cause, and however it may be limited, is the essential phenomenon of evolution. Variation, in fact, is evolution’. Variatie onderzoeken was volgens Bateson dan ook de beste manier om het evolutieproces te kunnen begrijpen: ‘In variation we look to see evolution rolling out before our eyes’. Maar over Darwins voorstelling dat het ontstaan van soorten een geleidelijk proces is dat wordt gestuurd door natuurlijke selectie, daarover had Bateson sterke twijfels gekregen. Soorten zijn discontinu, want duidelijk van elkaar te onderscheiden eenheden. De omgevingsfactoren die de soorten volgens Darwin zouden vormen (de verschillende klimaten, landschappen en dergelijke) gaan echter geleidelijk in elkaar over en zijn dus continu. ‘We must admit, then, that if the steps by

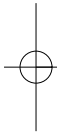


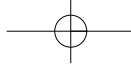


which the divers forms of life have varied from each other have been insensible – if in fact the forms ever made up a continuous series – these forms cannot have been broken into a discontinuous series of groups by a continuous environment'. Met de voorbeelden in zijn *Materials* wilde hij laten zien dat 'the discontinuity of which species is an expression has its origin not in the environment, nor in any phenomenon of adaptation, but in the intrinsic nature of organisms themselves, manifested in the original discontinuity of variation'. Aan een verklaring voor het verschijnsel variatie waagde Bateson zich niet; daarvoor was het volgens hem nog te vroeg. Darwins pangenesis wees hij daarvoor in elk geval zeer beslist af.¹³¹

De Engelse mathematisch-biologen hielden zich vrijwel uitsluitend bezig met variatie bij mensen en dieren. Onderzoek naar de variatie bij planten bleek vooral verricht te worden op het continent: behalve door De Vries voornamelijk door Mac Leod en zijn leerlingen en Franz Ludwig, leraar aan het gymnasium in Greiz. Ludwig was al sinds het einde van de jaren tachtig bezig met het tellen van bloemdelen van composieten. Zijn telwerk had een plantensystematische achtergrond: Ludwig wilde van bloemdelen waarvan in systematische werken het aantal vaak als 'oneindig' werd aangeduid het exacte aantal bepalen om zo soorten beter te kunnen karakteriseren. De statistiek beschouwde hij als een hulpwetenschap van de systematiek. Bij zijn tellingen had hij opgemerkt dat de getallen waarop de toppen van de curven lagen niet willekeurig zijn, maar alle voorkomen in de reeks van Fibonacci: de reeks 0, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55 enzovoort, waarbij elk getal de som is van de twee voorgaande getallen. Zo lagen bij *Chrysanthemum leucanthemum* (nu *Leucanthemum vulgare*, Gewone margriet) en *Chrysanthemum inodorum* (nu *Tripleurospermum maritimum*, Reukeloze kamille) de toppen van het aantal lintbloemen op 21, bij *Anthemis cotula* (Stinkende kamille) op 13, bij *Anthemis arvensis* (Valse kamille) en *Achillea ptarmica* (Wilde bertram) op 8 en bij *Senecio fuchsii* (Echt schaduwkruiskruid) op 5. De curven van deze soorten vertonen bij de andere Fibonacci-getallen vaak kleine toppen. Dat zou er volgens Ludwig op wijzen dat 'bei der Entstehung der Kompositenstrahlen bestimmte Wachstumsgesetze oder mechanische Gesetze allgemeiner Geltung herrschen'. Hij vermoedde dat diezelfde wetten verantwoordelijk zijn voor de aantallen buisbloemen op de bloemhoofdjes van de composieten.¹³²

Batesons curven met twee toppen en Ludwigs curven die de reeks van Fibonacci volgen kwamen De Vries bekend voor. Uit zaden van *Chrysanthemum segetum*, bijeengebracht uit bijna twintig verschillende botanische tuinen ten behoeve van het eerder beschreven onderzoek naar de invloed van bemesting,





waren in 1892 bijna honderd planten opgegroeid die een curve van het aantal lintbloemen van het bloemhoofdje van de hoofdstam hadden gegeven met een top op 13 en een top op 21. Hij had daaruit de planten met 12 en 13 lintbloemen geselecteerd als zaaddragers. De nakomelingen in de twee volgende jaren hadden een symmetrische curve met slechts één top vertoond, op 13. In de cultuur van 1892 waren blijkbaar twee variëteiten van *Chrysanthemum segetum* vermengd geweest: één met de eigenschap van 13 lintbloemen (een soortskenmerk dat onder andere ook voorkomt bij *Anthemis cotula*) en één met de eigenschap van 21 lintbloemen (een soortskenmerk dat onder andere ook voorkomt bij andere soorten van *Chrysanthemum*). Selectie had deze twee rassen al na één generatie van elkaar gescheiden.

In het artikel waarin De Vries dit experiment beschrijft, uit februari 1895, kort nadat hij kennis heeft gemaakt met het werk van Bateson en Ludwig, geeft hij een aanzet tot een verklaring van het resultaat. De Fibonacci-getallen waren 'als Zeichen discontinuïrlicher Variation zu betrachten, während die zwischen ihnen liegenden Zahlen, welche den übrigen Ordinaten jeder einzelnen Curve angehören, Äusserungen continuïrlicher Variationen sind'. Of anders gezegd: 'Die Zahlen 5, 8, 13, 21 sind somit Artmerkmale; die Abweichungen von diesen typischen Zahlen gehorchen der Hauptsache nach den Gesetzen der continuïrlichen Variation'. Zoals Ludwig had aangegeven kon men dezelfde getallen (dus eigenschappen) bij verschillende soorten tegenkomen. Dat was in overeenstemming met wat De Vries in *Intracelluläre Pangenesis* had beweerd. Wellicht dat dit aan zijn enthousiasme voor Ludwigs werk bijdroeg.

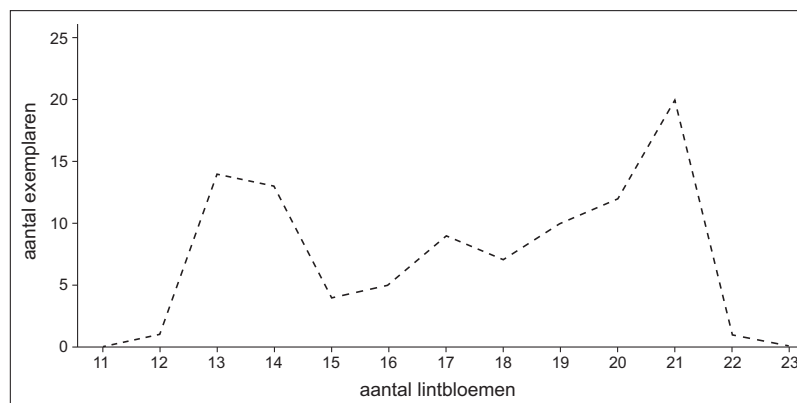
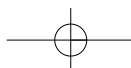
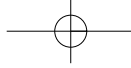


fig. 6: Tweetoppige curve van *Chrysanthemum segetum*.





De bescheiden toppen in de curve op een van de getallen die niet tot de kenmerken van de onderhavige soort behoren maar tot die van een andere soort, zouden volgens De Vries wel eens op ‘versteekten Nebenrassen’ kunnen duiden, zoals dat ook het geval was bij de halve curven. Als dat zo zou zijn, ‘so hatte man hier vielleicht das Material, eine “entstehende Art” experimentell zu studiren’, speculeerde hij.¹³³ Meteen voegde hij de daad bij het woord: opnieuw verzamelde hij zaden van *Chrysanthemum* uit bijna twintig botanische tuinen, die opnieuw een curve met toppen op 13 en 21 gaven. Al na twee jaren strenge selectie had hij een symmetrische curve met één top op 21. De asymmetrische vorm van de curven van de individuele planten die hij geselecteerd had als zaad dragers wees er echter op dat er, zoals De Vries al had vermoed, allerlei tussenvormen bestonden. Bovendien waren er niet alleen vormen met toppen tussen 13 en 21 lintbloemen, maar ook vormen met meer dan 21 lintbloemen. Dat bleek bij voortzetting van de selectie, gecombineerd met zorgvuldige cultuur in tuinaarde met goede bemesting. De Vries wist variëteiten met 26 en 34 lintbloemen te isoleren waarvan aanvankelijk geen spoor te bekennen was geweest, en zelfs exemplaren met 46 en 48 lintbloemen, mogelijk wijzend op een variëteit met 55 lintbloemen. De getallen die buiten de reeks van Fibonacci vielen had Ludwig intussen als ‘nevenreeksen’ getypeerd: zij waren opgebouwd uit doubletten en tripletten of uit optellingen van cijfers uit de hoofdreeks.¹³⁴ De Vries concludeerde nu dat de pakketjes zaden die hij had ontvangen geen mengsels van twee zuivere soorten waren geweest, zoals eerst gedacht, maar afkomstig waren van gemengde rassen. Kruisbestuiving is bij *Chrysanthemum* de regel en variëteiten met alle mogelijke getallen uit de Fibonacci-reeks moesten met elkaar vermengd geraakt zijn.

Net als in het eerdere artikel over de selectie van de variëteit met 13 lintbloemen geeft De Vries een aanzet tot de verklaring van het resultaat. Het verband tussen de verschillende cijfers uit de curven was volgens hem met Ludwigs werk wel duidelijk geworden, maar wat de rol is van ‘den erblichen Einheiten, den Pangenenen, welche dem Spiele dieser Zahlen zu Grunde liegen’ was nog onduidelijk. De diepere oorzaak moest dus bij de pangenenen liggen, maar verder gaat De Vries niet op de zaak in. Wellicht dacht hij dat de laagste getallen uit de hoofd- en nevenreeks elk gebonden zijn aan afzonderlijke typen pangenenen en dat die bij de hogere getallen samenwerken. In dat geval zouden er nog minder typen pangenenen nodig zijn om soortskennmerken bij verschillende soorten uit te drukken dan het aantal getallen uit de reeks van Fibonacci.¹³⁵ Bij de eerder genoemde verdubbeling van het aantal kroonbla-

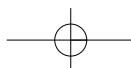
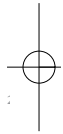
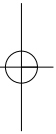


den bij *Ranunculus* en de ‘dubbelpangen’ bij *Matthiola* kan De Vries op dezelfde manier geredeneerd hebben.

Verdere voortzetting van de selectie leverde nieuwe verrassingen op. Het aantal lintbloemen steeg verder, tot 101 aan toe. Bovendien verschenen in 1899 bij één plant enkele lintbloemen tussen de buisbloemen van enkele bloemhoofdjes, en in de nakomelingen van deze plant in het volgende jaar zelfs zeer veel en bovendien in bijna alle bloemhoofdjes. Van *C. indicum* en *C. inodorum* waren variëteiten waarbij de gehele schijf met lintbloemen is bedekt, reeds lang als sierbloemen in de handel. Wat ooit al eens bij deze twee soorten was gebeurd, had zich nu dus herhaald in De Vries’ proeftuin, en dat niet geleidelijk maar met een sprong. Overigens was hiermee wel de grens van het mogelijke bereikt. Doordat de buisbloemen geheel bedekt worden door lintbloemen, worden dergelijke ‘ge vulde bloemen’ niet bestoven. De variëteit is dus praktisch steriel en door bestuiving niet voort te kweken.¹³⁶

Monstrueuze curven

Ook de monstrueuze rassen die hij kweekte onderwierp De Vries aan een statistische analyse. Het bleek dat die hun eigen type curve hebben, zoals hij liet zien in een artikel uit december 1895. Als voorbeeld gaf hij de curve van 150 exemplaren van een gefascieerd ras van *Crepis biennis* (Tweejarig streepzaad) die in de voorgaande zomer hadden gebloeid. Van de 108 exemplaren die gefascieerd waren, varieerde de breedte van de stengel continu van 2 tot en met 19 cm, met een top op 9 cm. Zij vormden een hele curve. De negen exemplaren uit dat jaar die alleen in de top van de stengel fasciatie vertoonden zette De Vries links naast deze curve op de ordinaat van 1 cm en de 33 niet-gefascieerde exemplaren, de atavisten, daar weer links van op de ordinaat van 0 cm. Het resultaat was een ‘dimorfe halve curve’. ‘Cette tendance à l’atavisme est peut-être un des traits les plus caractéristiques des monstruosités, quand on les compare aux variétés ordinaires’, zo omschreef De Vries het verschil met de eerder beschreven gevallen. ‘La race monstrueuse est une race à deux types, liés par des rares transitions. Et cette forme dimorphe se conserve dans le cours des générations, nonobstant la sélection constante du type fascié comme portegraine’. Voor het merkwaardige verschijnsel dat monstrueuze rassen door selectie nooit zuiver konden worden gemaakt had De Vries inmiddels blijkbaar een oplossing gevonden: monstrueuze planten hebben een dubbele natuur. De normale (atavistische) en de afwijkende (monstrueuze) eigenschap zijn innig met elkaar verbonden en kunnen niet van elkaar worden gescheiden zoals dat wel mogelijk is bij twee variëteiten.



De proeven met bemesting hadden aangetoond dat voeding een positieve invloed heeft op het ontstaan van een monstrueuze eigenschap. De best gevoede exemplaren moesten dan ook de rechter top en de minst gevoede exemplaren de linker top vormen. En zoals selectie ('de keuze van de best gevoede') een verschuiving bij de halve curven had veroorzaakt, zo moest dat ook hier gebeuren, redeneerde De Vries. Tevens moest door betere bemesting een aantal atavisten overgaan in exemplaren met een geringe fasciatie, en moest bij de reeds gefascieerde exemplaren de fasciatie toenemen. De linker top van de curve zou dus lager worden, de rechter top naar rechts verschuiven en de lijn tussen beide curven in zou hoger komen te liggen. Een experiment met *Crepis biennis* waarbij een groep zaailingen ruim en een andere groep overmatig werd bemest, bevestigde dit vermoeden evenwel niet. Bij de overmatig bemeste groep nam het aantal atavisten wel af (15% tegen 36%), maar de vorm van de curve van de gefascieerde exemplaren bleef onveranderd en de top verschoof niet. Deze curve werd als geheel wel hoger, wat betekende dat de exemplaren die van atavist in monstruositeit waren veranderd over de gehele curve verdeeld waren. Meer voeding had dus wel de discontinue maar niet de continue variabiliteit bevorderd. De relatie tussen voeding en de breedte van de fasciatie was blijkbaar nogal gecompliceerd. "Toutefois cette complication s'expli-

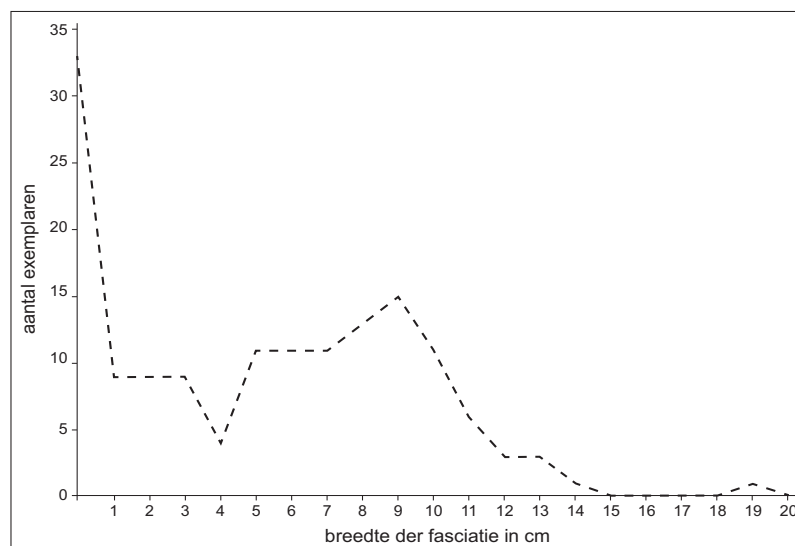


fig. 7: Curve van de fasciatie bij *Crepis biennis*.



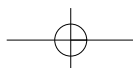
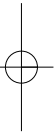
que aisément dans la théorie pangénétique par l'hypothèse de pangènes spéciaux pour la fasciation', aldus De Vries, maar helaas blijft het hier bij: verder wil hij niet op zijn theorie ingaan en hij volstaat met een verwijzing in een voetnoot naar *Intracellulare Pangenesis* en zijn artikel over hele en halve curven.¹³⁷

Het onderscheid dat De Vries in dit artikel maakt tussen monstruositeiten en variëteiten is niet terug te vinden in zijn artikel uit het *Botanisch Jaarboek* uit 1897 waarin hij de zaden van zijn proefplanten aanbiedt. Hij somt daarin de soorten in alfabetische volgorde op, waardoor monstruositeiten en variëteiten kriskras door elkaar staan. Blijkbaar vond hij in dit geval het verschil niet belangrijk.

De theorie en de praktijk van de variabiliteit

In de statistische analyse van zijn experimenten had De Vries een uitstekend middel gevonden om inzicht te krijgen in de verschillende vormen van variabiliteit, maar het ging wel moeizaam en langzaam. Toen zijn oudleerling Went hem eind 1894 suggereerde om veel sneller groeiende schimmels in plaats van planten te gebruiken, reageerde De Vries terughoudend: 'Het bezwaar dat bij gewone planten elke generatie één jaar duurt zal later misschien hinderlijk zijn; thans is alles nog zoo in zijn begin, dat deze snelheid meer dan voldoende is. De menselijke hersenen kunnen haar tenminste nog niet bijhouden, in elk geval de mijne niet. Ik begin nu, na acht jaren, een inzicht te krijgen in wat ik gevonden heb, en ik betreur haast dat de winters zoo kort zijn dat ik mijn materiaal niet bewerken kan vóór 't voorjaar weer daar is. Hoofdzaak is voorloopig dat Galton's denkbeelden en methoden algemeen ingang vinden'.¹³⁸

Op het moment dat hij zijn brief aan Went schreef werkte De Vries aan de derde druk van zijn *Leerboek der plantenphysiologie*. Aan de paragraaf over erfelijkheid en variabiliteit voegde hij twee pagina's toe over de wet van Quetelet-Galton, geïllustreerd met het boven aangehaalde geval van de continue variatie van de lengte van 568 vruchten van *Oenothera lamarckiana*. Voor de theoretische verklaring van de wet gebruikt hij niet de pangenesis, zoals hij had gedaan in het eerste artikel over zijn statistische waarnemingen van enkele maanden eerder en de artikelen die hij nog zou schrijven, maar het binomium $(a+b)^n$, geheel in overeenstemming met de uitleg van Quetelet in diens *Anthropométrie*. De Vries splitst het verschijnsel variabiliteit in twee delen. Ten eerste stelt hij dat een eigenschap slechts in twee richtingen kan variëren: toenemend en afnemend. Ten tweede stelt hij 'dat de grootte van een eigenschap in elk gegeven geval door een zeer groot aantal omstandigheden bepaald wordt, en dat deze

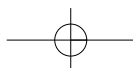


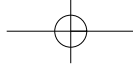


omstandigheden door het toeval beheerscht worden'. De Vries zegt het niet expliciet, maar lijkt te bedoelen dat de twee richtingen worden uitgedrukt door de termen a en b en dat het grote aantal omstandigheden wordt uitgedrukt door de exponent n.¹³⁹

Duidelijker dan De Vries is zijn assistent Eduard Verschaffelt, die na zijn aanstelling als assistent in 1893 aan hetzelfde onderwerp werkte als zijn superieur. Net als De Vries toonde hij in enkele artikelen aan dat de wet van Quetelet-Galton ook voor het plantenrijk opgaat, maar hij werkte bovendien enkele theoretische aspecten van de variabiliteitscurven uit. In een artikel uit september 1895 legt hij de analogie tussen het binomium en de continue variatie als volgt uit: 'Die Vertheilung der Abweichungen von verschiedener Grösse um den Mittelwerth einer gegebenen Eigenschaft herum lässt sich am besten erklären durch die Annahme der Einwirkung einer grossen Anzahl von unabhängigen Variationsfactoren, welche ebenso stark im Sinne einer Vergrößerung, wie einer Herabsetzung des Werthes der betreffenden Eigenschaft wirken'. In de natuur werken de uitwendige omstandigheden 'in allen denkbaren Stufen der Intensität' zodat de exponent van het binomium altijd zeer groot zal zijn. De invloed die de variatie de ene richting opdrijft kan echter wel eens verschillend zijn van de invloed die op de andere richting inwerkt. De termen a en b zijn dan niet meer gelijkwaardig. Een asymmetrische curve is het gevolg. Verschaffelt geeft drie voorbeelden van dergelijke curven.¹⁴⁰

In een eerder artikel had Verschaffelt de waarde V geïntroduceerd als uitdrukking van de 'breedte' van de variabiliteit, de door Galton met behulp van de kwartielen uitgedrukte 'probable deviation' (zie blz. 243). Verschaffelt had de waarde gedefinieerd als $V = Q : M$ (waarbij $Q = (Q^1 + Q^2) / 2$). Deze waarde bleek van soort tot soort te verschillen, en zelfs verschillend te zijn voor afzonderlijke eigenschappen van dezelfde soort. In een artikel uit 1895 beschrijft Verschaffelt het nut dat deze waarde voor de praktijk kan hebben aan de hand van de teelt van suikerriet. Door van een aantal planten de waarde V voor het suikergehalte te berekenen, kan bepaald worden hoeveel planten een proef moet omvatten om met zekerheid een exemplaar met een bepaald suikergehalte te verkrijgen.¹⁴¹ De Vries spreekt in zijn artikelen over zijn statistische waarnemingen nergens over een praktische toepassing van de gepresenteerde kennis, maar het door Verschaffelt geschreven artikel lijkt toch door een idee van De Vries te zijn geïnspireerd. In januari 1895 had De Vries Went gesuggerd de werken van Galton te lezen en deze bij onderzoek in het proefstation voor suikerriet waar hij werkte te gebruiken voor exact dat doel dat Verschaffelt omschrijft.¹⁴²

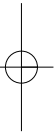




De sprongen van de teunisbloem

Van alle soorten die De Vries in de jaren tachtig en negentig kweekte was er één die zich anders gedroeg dan alle andere: *Oenothera lamarckiana*, de Grote teunisbloem. De soort vertoonde unieke afwijkingen op een manier die zich nauwelijks in regels liet vangen, en zeker niet in curven. Na een paar generaties raakte De Vries ervan overtuigd dat hij met *Oenothera* iets heel bijzonders in handen had. Vanaf 1895 richtte hij zijn aandacht daarom meer en meer op deze soort en minder op zijn monstrositeiten en variëteiten.

Zoals eerder beschreven vond De Vries exemplaren van *Oenothera* in grote hoeveelheden tijdens zijn eerste vakantie in 's-Graveland in 1886 op een verlaten aardappelakker waar de planten hem opvielen door hun rijkdom aan monstrueuze afwijkingen. Negen forse rozetten en zaden van een vijfhoekige vrucht nam hij mee naar de Hortus, hopen dat de monstrueuze kenmerken zich in volgende generaties zouden herhalen. De rozetten groeiden in 1887 uit tot krachtige, bloeiende planten maar vertoonden geen opvallende afwijkingen. De verzamelde zaden gaven slechts vijf bloeiende exemplaren (die waren dus eenjarig, terwijl *Oenothera* normaal tweejarig is). Hiervan waren er drie die gelijk waren aan *lamarckiana* en twee die door hun dikke en brede uiterlijk en het ontbreken van stuifmeel daar duidelijk van afweken. Hoewel dit dus maar een pover resultaat was zag De Vries toch toekomst in de soort, wellicht doordat hij de vorm van de twee afwijkende exemplaren in Hilversum niet had gezien en nu spontaan in zijn proeftuin ontstaan leek te zijn. Van de negen uit de rozetten opgekomen planten en van de twee 'dik-koppen' (later door hem *O. lata* genoemd) zaaide hij in 1888 de zaden in grote hoeveelheden uit: de rozetten-planten gaven ongeveer 15.000 nakomelingen, de *lata*'s (bestoven door de drie 'zuster'-*lamarckiana*'s vanwege het ontbreken van stuifmeel) ruim zeshonderd. Daarnaast zaaide hij zaden van enkele gladbladige vormen (*laevifolia* gedoopt) die hij het voorgaande jaar in Hilversum had gevonden; hieruit ontstonden ruim tweehonderd kiemplanten. Het resultaat was opmerkelijk: uit de derde groep ontstonden zowel *lamarckiana*'s als *laevifolia*'s; uit de tweede groep zowel *lamarckiana*'s als *lata*'s, alsmede één exemplaar dat opviel door het glanzende oppervlak van de bladen (daarom *scintillans* gedoopt); en uit de eerste groep ontstonden *lamarckiana*'s, vijf exemplaren die dwerggroei vertoonden (*nanella*) en vijf exemplaren die gelijk waren aan de eerder ontstane *lata*'s. Samen met de kortstijlige *brevistylis* die De Vries in 1886 in Hilversum had gevonden had hij in drie jaar tijd dus vijf afwijkende vormen van *Oenothera lamarckiana* ontdekt, vormen die voor het merendeel niet in één kenmerk afweken (zoals de monstrositeiten) maar in

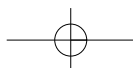


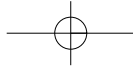


hun gehele voorkomen en die bovendien voor zover hem bekend nooit eerder waargenomen waren.¹⁴³

In de volgende jaren kweekte De Vries exemplaren van *lamarckiana* en van de nieuwe vormen verder, daarbij de nakomelingen van de drie oorspronkelijke groepen stammoeders steeds streng gescheiden houdend. Hoe meer generaties hij kreeg, des te groter werden de verrassingen. De *lamarckiana*'s uit de 'Lamarckiana-familie' (de nakomelingen van de negen rozetten) gaven in de derde generatie (1890-1891) op 10.000 zaailingen wederom enkele *nanella*'s en *lata*'s en bovendien één exemplaar met opvallend rode bladnerven en brede rode strepen op de kelken en vruchten (*rubrinervis*). De Vries verzamelde de zaden van enkele *lamarckiana*'s, maar zaaide die in 1892 niet uit: 'Die Schwierigkeiten der Cultur waren inzwischen so bedeutend geworden, dass ich sie dann einstweilen aufgegeben habe', zo zou hij later schrijven. De kleinere 'Laevifolia-familie' zette hij wel voort en daarbij voerde hij allerlei proeven uit met onder andere bemesting en kunstmatige bevruchting om de kweekproblemen waarop hij was gestuit op te lossen.¹⁴⁴ De *laevifolia*'s waren in de jaren 1889-1894 (bij vrije bestuiving) vrijwel constant: op enkele duizenden exemplaren ontstonden slechts dertien afwijkende individuen (van de vormen *lata* en *nanella* die ook in de 'Lamarckiana-familie' waren ontstaan, en van een nieuwe, smalbladige vorm: *elliptica*). Vanaf 1894 verpakte De Vries de bloemen van zijn *laevifolia*'s vóór de bloei in papieren zakjes om kruisbestuiving te voorkomen; de vorm was vanaf dat moment absoluut constant. Vanuit de *lamarckiana*'s die de generatie van 1888 had opgeleverd ontstonden in 1889 (naast opnieuw *lamarckiana*'s) 21 exemplaren van vijf afwijkende vormen: voor een deel al bekend, voor een deel nieuw. De vormen *nanella* en *rubrinervis* hieronder werden voortgezet en waren de volgende zes generaties zo goed als constant.¹⁴⁵ De 'Lata-familie' werd door De Vries eveneens na 1890 niet voortgezet. Tot dat jaar ontstonden uit de *lata*'s, bestoven door *lamarckiana*'s, telkens de beide oudertypen en enkele exemplaren met nieuwe vormen.¹⁴⁶

De *Lamarckiana*-familie pakte De Vries in 1895 weer op (nu met eenjarige generaties en uitsluitend zelfbestuiving) en het resultaat was meteen spectaculair: naast *lamarckiana*'s waren er negen afwijkende vormen te tellen, waarvan vier geheel nieuw: smalle, langstelige bladen (*oblonga*), bleek en zwak (*albida*), zeer smalle bladen (*sublinearis*) en brede bladen en grote bloemen (*gigas*). Om de kans op afwijkingen te vergroten kweekte De Vries in 1895 ook 10.000 kiemplanten van een in 1888 afgesplitste zijtak van de *Lamarckiana*-familie. Hierin ontstonden acht afwijkende vormen, waarvan twee nog niet eerder in deze familie waargenomen: met smalle bladen (*elliptica*, al bekend uit de *Laevi-*





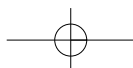
Stamboom van Oenothera Lamarckiana.

Generatie.	gigas	albida	oblonga	rubrinervis	Lam.	nanella	lata	scintillans
5 ^e Generatie 1899 eenjarig.	5	1	.	1700	21	1		
7 ^e Generatie 1898 eenjarig.	.	9	.	3000	11	.		
6 ^e Generatie 1897 eenjarig.	11	29	3	1800	9	5	1	
5 ^e Generatie 1896 eenjarig.	25	135	20	8000	49	142	6	
4 ^e Generatie 1895 eenjarig.	1	15	176	8	14000	60	73	1
3 ^e Generatie 1890/91 tweejarig.				1	10000	3	3	
2 ^e Generatie 1888/89 tweejarig.					15000	5	5	
1 ^e Generatie 1886/87 tweejarig.					9			

fig. 8: Stamboom van de Lamarckiana-familie (uit: Hugo de Vries, 'Over het ontstaan van nieuwe soorten van planten', Verslag van de Gewone Vergaderingen der Wis- en Natuurkundige Afdeling der Koninklijke Akademie van Wetenschappen 9 (1901) 247.

folia-familie) en laatbloeiend en met lange, dunne vruchten (*leptocarpa*). De zijtak werd niet verder voortgezet, de hoofdtak wel en elk jaar waren er weer enkele afwijkende individuen; nieuwe vormen ontstonden er echter niet meer. De acht generaties van 1886 tot en met 1899 omvatten ongeveer 50.000 kiemplanten waarvan er ongeveer 800 exemplaren afweken, zo'n 1,5%.¹⁴⁷ De vormen die (met zelfbestuiving) werden voortgezet (wanneer zij tenminste niet te zwak waren en voortijdig stierven) waren vrijwel allemaal constant; soms produceerden zij een afwijkend exemplaar van een reeds bekend type, maar nimmer was hierbij een *lamarckiana*. Uitzonderingen waren *scintillans* en de zeldzame *elliptica* en *sublinearis*. Zo gaf een exemplaar van *sublinearis* dat in 1896 ontstond in 1898-1899 exemplaren van *lamarckiana*, *sublinearis* en zes andere vormen.¹⁴⁸

Niet minder verrassend was het gedrag van de teunisbloem bij kruisingen. *Lamarckiana*'s gekruist met een van de nieuwe vormen gaven exemplaren van de beide oudertypen en (incidenteel) van de nieuwelingen. Zo leverde een kruising in 1897 van *lamarckiana* met *nanella* exemplaren van deze twee en van *lata*, *oblonga* en *rubrinervis*. Een kruising tussen twee exemplaren van de nieuwe vormen leverde doorgaans de beide oudertypen, *lamarckiana* en andere nieuwe vormen. Bijvoorbeeld: de kruising *lata* x *nanella* in 1897 gaf *lata*, *nanella*, *lamarckiana*, *albida* en *oblonga*. Het betekende dat bijvoorbeeld *rubrinervis* in verschil-



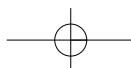
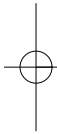


lende jaren ontstond uit onder andere *lamarckiana*, *laevifolia*, *oblonga*, *lamarckiana* x *nanella*, *lata* x *brevistylis* en *scintillans* x *nanella*; en dat *oblonga* ontstond uit *lamarckiana*, *lata*, *nanella*, *lamarckiana* x *brevistylis*, *rubrinervis* x *nanella* en *lata* x *laevifolia*.¹⁴⁹

Na zijn laatste vakantie in 1888 ging De Vries vrijwel elk jaar nog eens naar Hilversum om de oorspronkelijke vindplaats van zijn teunisbloemen te bezoeken. De meeste vormen die in zijn proeftuin waren ontstaan vond hij van tijd tot tijd ook in Hilversum, ter plekke groeiend danwel verborgen in zaden die hij verzamelde en in Amsterdam opkweekte. Ook *brevistylis* en *laevifolia* kwam hij herhaaldelijk opnieuw tegen. In de proeftuin kwamen die in de drie families die hij kweekte merkwaardig genoeg nooit tevoorschijn.¹⁵⁰

Over de teunisbloem schreef De Vries tijdens de jaren negentig slechts één artikel, in 1895. Zijn belangstelling voor *O. lamarckiana*, zo vertelt hij in het artikel, komt voort uit het feit dat hij al enkele jaren ‘une série de formes’ van de plant in cultuur heeft ‘dans le but de faire une étude approfondie sur l’origine des caractères spécifiques’. Van die vormen noemt hij de ‘variétés’ *lata*, *brevistylis* en (die hij later nooit meer zou noemen) *oxypetala*. Verdere informatie geeft hij niet. De bedoeling van het artikel was de in Hilversum gevonden planten te identificeren en hun herkomst te beschrijven. Lamarck had in zijn *Encyclopédie méthodique* uit 1796 een beschrijving gegeven van *Oenothera grandiflora*. Het was hem kennelijk ontgaan dat de plant (met dezelfde naam) al beschreven was door Daniel Solander, welke beschrijving in 1789 was gepubliceerd door William Aiton. Lamarck had zijn beschrijving gemaakt aan de hand van twee exemplaren in zijn herbarium. Nicolas Seringe had in 1828 duidelijke verschillen tussen Lamarcks twee exemplaren en *O. grandiflora* gezien en de planten daarom de naam *Oenothera lamarckiana* gegeven. Lamarcks herbarium werd na enkele omzwervingen inmiddels bewaard in het Muséum d’Histoire Naturelle in Parijs. De Vries deed navraag bij het museum, maar kreeg als antwoord dat de bewuste herbariumexemplaren niet aanwezig waren.¹⁵¹ Tijdens een reisje naar Parijs in september 1895 om (opnieuw) enkele kwekers te bezoeken besloot hij zelf poolshoogte in het Muséum te gaan nemen. En met succes: na veel moeite vond hij de exemplaren terug. De overeenkomst met de in Hilversum groeiende plant was naar zijn overtuiging absoluut.¹⁵²

Vanwege het ontbreken van aantekeningen en publicaties is niet te zeggen hoe De Vries zijn nieuwe *Oenothera*-vormen pangenetisch interpreteerde. In het zojuist genoemde artikel uit 1895 omschrijft hij ze als ‘variétés’. De vorm *brevistylis* kon als variëteit opgevat worden: zij week in één opzicht van de moedervorm af. Ook de vorm *nanella* kon inderdaad zo getypeerd worden: de dwergvorm was ook bij andere soorten bekend en stond vaak als variëteit er-



van te boek. *Nanella* bleek ook dwergexemplaren van andere vormen voort te brengen, en soms gaven de andere vormen dwergexemplaren van zichzelf (zo ontstond uit de reuzenvorm *gigas* in 1897 een *gigas-nanella*). Andere vormen konden echter moeilijk als variëteit worden beschouwd. Gladbladigheid, rode nerven, reuzengroei en smalbladigheid waren afwijkingen die bij andere soorten niet voorkwamen, zelfs niet bij andere *Oenothera*-soorten. Daarnaast onderscheidde de nieuwe vormen zich van *lamarckiana* niet in het ene kenmerk waaraan zij hun naam dankten, maar in hun gehele voorkomen. *Gigas* was niet alleen in bladen en bloemen maar in alle opzichten groter en krachtiger; *rubrinervis* had niet alleen rode strepen en nerven maar was ook sterker behaard, had smalle bladen en de stengel was uitzonderlijk bros; *oblonga* had niet alleen smalle bladen maar was ook als geheel smal en nauwelijks vertakt; de bladen van *scintillans* waren niet alleen glanzend maar ook glad, smal en donkergroen en de plant had bovendien kleine bloemen. De afwijkingen waren tevens bijzonder zeldzaam; in hooguit één op de honderd planten ontstonden zij. Daarin leken ze op monstrositeiten, maar verschil was weer dat er nooit atavisten optraden, volgens De Vries hét kenmerk waarmee monstrositeiten zich van variëteiten onderscheiden.

Getuige De Vries' publicaties over de teunisbloem van na 1900 moet hij al snel een belangrijke conclusie getrokken hebben. Als de nieuwe vormen niet behoren tot de ene vorm van variabiliteit die Darwin in zijn *Variation* en hijzelf in *Intracellulare Pangenesis* had onderscheiden, namelijk de 'fluctuirende Variabilität' die berust op 'dem wechselnden numerischen Verhältniss der einzelne Arten von Pangenien', dan moesten zij behoren tot de andere vorm van variabiliteit: de "artenbildende" Variabilität' die 'in wesentlichen darauf zurückgeführt (muss) werden, dass die Pangene bei ihrer Theilung zwar in der Regel zwei dem ursprünglichen gleiche neue Pangene ungleich ausfallen können'.¹⁵³ Nu was hij bij zijn monstrositeiten en variëteiten al een aantal van dergelijke nieuwe pangenen op het spoor gekomen, maar niet in die vorm en niet in die hoeveelheid bij één en dezelfde soort. Hier was iets anders aan de hand: het leek erop dat hij met de teunisbloem de evolutie op heterdaad had betrapt! Zo'n spectaculaire ontdekking moest natuurlijk degelijk worden onderbouwd en dat kan zijn lange stilzwijgen verklaren. Want niet alles paste zo goed bij het pangenetische mechanisme van soortvorming. Bij sommige nieuwe vormen leken niet één maar enkele eigenschappen tegelijk ontstaan te zijn, zoals bij *rubrinervis* (rode strepen én een brosse stengel) en bij *oblonga* (smalle bladen én het ontbreken van vertakkingen). Bij andere was het gehele wezen van een plant veranderd, zoals bij *gigas* en *lata*. Dat lijkt moeilijk te rij-



men zijn geweest met de afzonderlijke eigenschappen van de pangensis, en ongemakkelijk dicht in de buurt te zijn gekomen van de door De Vries zo ver-smade ‘totaliteiten’ van de tegenstanders van de pangensis zoals Nägeli en Weismann.

De sprongen van de evolutie

In *Intracellulare Pangensis* had De Vries betoogd dat Darwin het (volgens hem op enkele kleine punten na) met zijn ‘provisional hypothesis of pangensis’ als verklaring voor de variatie in het planten- en dierenrijk bij het rechte eind had gehad. Maar de resultaten van zijn proeven om dat betoog experimenteel te onderbouwen – de constatering dat een monstrositeit een (erfelijke) dubbele natuur heeft, de isolering van verborgen variëteiten, het opvallende gedrag van de teunisbloem – hadden hem vooral gebracht bij één aspect van de variatie, namelijk het ontstaan van nieuwe eigenschappen. En daarmee was hij van de pangensis zelf aanbeland bij hetgeen de pangensis moest verklaren: het ontstaan van nieuwe soorten.

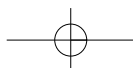
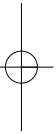
Over Darwins stelling dat soorten veranderen en nieuwe soorten uit oude ontstaan bestond inmiddels, bijna veertig jaar na de publicatie van de *Origin of species*, onder biologen vrijwel geen twijfel meer. Maar over het mechanisme dat die verandering zou sturen, namelijk de permanente selectie van kleine variaties, werd drukker gedebatteerd dan ooit. Argumenten contra waren er te over. Zo ontbraken bij fossiele planten- en diersoorten doorgaans de tussenvormen die er volgens het mechanisme zouden moeten zijn; de ouderdom van de aarde werd geschat op enkele miljoenen jaren, terwijl een geleidelijke evolutie veel meer tijd moet hebben gevegd; menig plant en dier bezat eigenschappen waarvan het nut onduidelijk was, ja zelfs eigenschappen die duidelijk nadelig waren, terwijl volgens de natuurlijke selectie alleen voordelige eigenschappen worden bevorderd; eigenschappen waren vaak zo perfect ontwikkeld dat zij eerder bedacht leken door een intelligente macht. Nu had Darwin in zijn *Origin* selectie weliswaar als het voornaamste maar zeker niet als het enige mechanisme voor soortvorming voorgesteld. Ook de erfelijkheid van verworven eigenschappen, het ontstaan van nieuwe eigenschappen door sprongen (‘sports’ of ‘single variations’) en gecontroleerde ontwikkeling had hij als mogelijkheden gegeven. Maar met de toenemende specialisatie in de biologie waren de nuances verdwenen en had elk mechanisme zijn eigen voor- en tegenstanders gekregen.

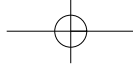
Aan het einde van de eeuw waren er binnen het evolutiedebat vier hoofdstromingen te onderscheiden: het neo-darwinisme (selectie uit het aanbod van



willekeurige variaties leidt tot het ontstaan van nieuwe soorten; de verdedigers beschouwden zich als de enige echte, trouwe aanhangers van Darwin), het neo-lamarckisme (tijdens het leven verworven, door de omgeving ingegeven eigenschappen leiden tot nieuwe soorten; de verdedigers beschouwden zich als de erfgenamen van het gedachtegoed van Lamarck), het saltationisme (van het Latijnse saltus = sprong; soorten ontstaan door het plotseling verschijnen van waarneembare, ingrijpende nieuwe eigenschappen) en de orthogenese (van het Griekse orthos = recht, en genesis = ontwikkeling; nieuwe soorten ontstaan door de ontwikkeling van reeds latent aanwezige structuren en van vormen die in verschillende afdelingen van het planten- en dierenrijk gelijk kunnen zijn). Tussen de verschillende stromingen kwamen echter dwarsverbanden voor. Zowel neo-darwinisten als neo-lamarckisten zagen de evolutie als een langzaam proces van aanpassing; zowel neo-lamarckisten als aanhangers van orthogenese zagen de evolutie als een proces met een duidelijke richting; zowel aanhangers van orthogenese als saltationisten meenden dat niet elke eigenschap in principe ontstaat omdat die nuttig is voor een organisme; zowel saltationisten als neo-darwinisten meenden dat de aard van de variatie geheel willekeurig, zonder invloed van de omgeving tot stand komt. Anderzijds waren er grote en onoverkomelijke verschillen: volgens neo-darwinisten en neo-lamarckisten geven externe invloeden richting aan de evolutie; volgens aanhangers van orthogenese en saltationisten is de evolutie toe te schrijven aan interne oorzaken. Maar terwijl neo-darwinisten meenden dat de omgeving een keuze maakt uit het aanbod van variatie, meenden neo-lamarckisten dat variatie ontstaat als reactie op de omgeving. En terwijl aanhangers van orthogenese een richting in de ontwikkeling veronderstelden, meenden saltationisten dat variatie en verandering volkomen willekeurig zijn. Een extra complicerende factor was dat tussen de aanhangers van de verschillende stromingen interpretatieverschillen voorkwamen waardoor de één meer naar deze en de ander meer naar gene stroming overhelde.¹⁵⁴

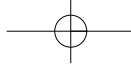
Het belang van Darwins 'sports' voor de evolutie was in de jaren direct na de publicatie van de *Origin of species* benadrukt door Thomas Henry Huxley, Darwins vriend en belangrijkste verdediger in woord en geschrift. Francis Galton had in zijn *Hereditary genius* uit 1869, zoals eerder beschreven, stabiliteit en veranderlijkheid van soorten gevisualiseerd met een veelvlakke steen die wordt omgestoten en een nieuw evenwicht vindt. In *Natural inheritance* van precies twintig jaar later was de steen veranderd in een 'polygonal slab' met facetten van verschillende grootte en dus stabiliteit. Dat beeld illustreerde volgens Galton dat er kleine variaties kunnen ontstaan, dat er een terugval naar een





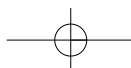
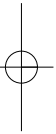
eerdere vorm kan voorkomen, dat een nieuw type kan ontstaan 'without any large single stride, but through a fortunate and rapid succession of many small ones' en dat 'sometimes a sport may occur of such marked peculiarity and stability as to rank as a new type, capable of becoming the origin of a new race with very little assistance on the part of natural selection'. Dat de evolutie uitsluitend met kleine, nauwelijks waarneembare stappen zou verlopen was volgens Galton een beperking voor de theorie van de natuurlijke selectie 'for which it is difficult to see either the need or the justification'.¹⁵⁵ Enkele jaren later lijkt Galton de knoop te hebben doorgehakt. Al in *Hereditary genius* had hij laten zien dat bijzondere gaven weliswaar erfelijk zijn, maar altijd in verzwakte mate worden overgeërfd. Uitzonderlijke ouders krijgen gemiddeld minder uitzonderlijke kinderen; er vindt steeds een 'regression to the mean' plaats. 'The filial centre is not the same as the parental centre, but is nearer to mediocrity; it regresses towards the racial centre', zo legde Galton zijn lezers uit in het voorwoord bij de tweede editie van *Hereditary genius* uit 1892. 'All true variations are (as I maintain) of this kind, and it is in consequence impossible that the natural qualities of a race may be permanently changed through the action of selection upon mere variations. The selection of the most serviceable variations cannot even produce any great degree of artificial and temporary improvement, because an equilibrium between deviation and regression will soon be reached, whereby the best of the offspring will cease to be better than their own sires and dams'. Hoe anders waren de 'sports': 'In these, a new character suddenly makes its appearance in a particular individual, causing him to differ distinctly from his parents and from others of his race'. Een 'sport' was 'a change of typical centre, a new point of departure and consequently a real step forward has been made in the course of evolution'. Hierdoor had natuurlijke selectie bij 'sports' wel en bij variaties geen invloed op de loop van de evolutie: 'When natural selection favours a particular sport, it works effectively towards the formation of a new species, but the favour that it simultaneously shows to mere variations seems to be thrown away, so far as that end is concerned'.¹⁵⁶

Het idee van spronggewijze evolutie werd ook verdedigd door W.K. Brooks, hoogleraar aan de Johns Hopkins University in Baltimore. In zijn boek *The laws of heredity. A study of the cause of variation and the origin of living organisms* uit 1883 gaf hij enkele historische voorbeelden van plotselinge veranderingen bij cultuurplanten en gedomesticeerde dieren, veranderingen die ook in de natuur konden voorkomen, wat volgens Brooks zou betekenen 'that Darwin has overestimated the minuteness of the changes in wild organisms, and has failed to see that natural selection may give rise to new and well-marked races



in a few generations'.¹⁵⁷ William Bateson uit Cambridge onderzocht in 1883 en 1884 onder Brooks' leiding de morfologie van *Balanoglossus* (Eikelworm) in een poging het organisme een plaats in de evolutionaire stamboom van het dierenrijk te geven. Tijdens gesprekken met zijn leermeester maakte Bateson kennis met het saltationisme. Bovendien kwam hij tot de overtuiging dat het reconstrueren van de stamboom van het leven een hopeloze zaak is vanwege de grote lacunes in het fossiele bronnenmateriaal. De evolutie zou volgens hem beter te begrijpen zijn wanneer men zich zou verdiepen in de oorzaken van het ontstaan van variatie, het keuzemateriaal van de natuurlijke selectie, net zoals Brooks gedaan had. De volgende jaren wijdde hij zich daarom aan onderzoek naar de relatie tussen variatie en levensomstandigheden. In Rusland en Egypte onderzocht hij de variatie van *Cardium edule* (Kokkel) in meren met een verschillend zoutgehalte. Was er een correlatie tussen het zoutgehalte en de eigenschappen van de verschillende kokkelpopulaties, kortom: had de omgeving selectief ingewerkt op de soort en daarmee verschillende variaties laten ontstaan? De resultaten gaven dit niet aan: van aanpassing was geen sprake, waarmee voor Bateson zowel het lamarckistische als het darwinistische model van soortvorming verviel. Niet de selectie van variëteiten maar de variëteiten zelf bepalen de loop van de evolutie, zo concludeerde hij. De volgende jaren besteedde Bateson aan het verzamelen van zo veel mogelijk voorbeelden van variatie; het resultaat bracht hij samen in zijn al eerder genoemde *Materials for the study of variation* uit 1894.¹⁵⁸

Met zijn boek stookte Bateson het vuur van de discussie tussen neo-darwinisten en saltationisten in Engeland verder op. Positieve reacties kwamen er van Huxley en Galton, negatieve van Weldon, die met voortgezet statistisch onderzoek juist bewijzen voor de natuurlijke selectie ging zien, en van Alfred Russel Wallace, die in de jaren vijftig onafhankelijk van Darwin het mechanisme van de natuurlijke selectie had uitgedacht en sindsdien een van zijn felste verdedigers was. Er ontstonden heftige polemieken en beide kampen probeerden meer bewijsmateriaal voor hun stelling te verzamelen. Weldon onderzocht de variatie van *Carcinus maenas* (Strandkrab) en ontdekte een duidelijke correlatie met omgevingsfactoren. Van krabben in de Plymouth Sound bleek de breedte van het schild in de periode 1893-1898 gemiddeld kleiner te zijn geworden. Weldon vermoedde een samenhang met een toenemende vervuiling van het water: de kieuwkamers raken vervuild door modder. In zijn laboratorium plaatste hij krabben in extra vervuild water; de brede krabben stierven en de smalle krabben bleven in leven. Omgekeerd plaatste hij krabben in schoon water; na enige tijd was de gemiddelde breedte van het schild





toegenomen. Bateson startte een reeks kruisingsexperimenten met gladde en behaarde plantensoorten. De antagonistische eigenschappen bleven bij de kruisingen als zelfstandige eenheden bestaan, tussenvormen door vermenigving ontstonden niet. Beide kampen waren ervan overtuigd dat het principe van hun zienswijze juist was. Maar bij geen van beide ontstonden bij de experimenten ook werkelijk nieuwe soorten; hooguit nieuwe rassen en variëteiten.¹⁵⁹

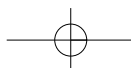
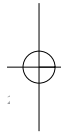
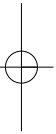
Verdedigers van de sprongsgewijze evolutie roerden zich in de jaren tachtig en negentig ook buiten Engeland en Amerika. De Franse chemicus Armand Gautier meende dat variatie afhankelijk is van de moleculaire structuur van het protoplasma. Veranderingen in de structuur zouden leiden tot veranderingen in de stofwisseling en die op hun beurt weer tot morfologische veranderingen. Plasma-veranderingen zouden vooral ontstaan door plasma-vermengingen, dus door bevruchting en door enten, zoals kwekers lieten zien. Dergelijke vermengingen, hoewel alleen mogelijk bij nauw verwante soorten, hadden duidelijk zichtbare, dus sprongsgewijze veranderingen tot gevolg.¹⁶⁰ Louis Dollo, conservator aan het Museum voor Natuurlijke Historie in Brussel, kwam op basis van ruim tien jaar onderzoek aan fossiele botten tot de conclusie dat de evolutie met sprongen verloopt. 'L'Evolution est discontinue', verklaarde hij in een lezing in 1893.¹⁶¹ De Duitse zoölogen Kölliker, Eimer en Standfuss wezen op sprongsgewijze veranderingen in het dierenrijk.¹⁶² De Russische botanicus Sergei Korschinsky, directeur van de botanische tuin in Sint Petersburg, presenteerde in 1899 een grote hoeveelheid voorbeelden uit de plantenwereld van opvallende vormafwijkingen die geheel constant zijn. Korschinsky noemde het verschijnsel 'heterogenesis'. De afwijkingen die hij hieronder schaarde waren van een heel andere aard dan die gerekend werden tot de zogenaamde individuele variatie: 'Alle individuellen Variationen bleiben innerhalb der Grenzen des Typus, die heterogenetischen dagegen treten aus diesen Grenzen heraus und bilden eine Durchbrechung des Typus'. Korschinsky vermoedde dat de veranderingen het gevolg zijn van wijzigingen in de eicel tijdens of na de bevruchting.¹⁶³

De kennismaking met het werk van Galton, Bateson en de andere genoemden zal De Vries gesterkt hebben in de opvatting die hij impliciet al in *Intracelluläre Pangenesis* had aangegeven en in zijn eerste artikel over statistiek uit 1894 had uitgesproken: bij de uitleg van het verschil tussen fluctuerende variabiliteit en soortenvormende variabiliteit had hij daar als conclusie aan toegevoegd dat 'der artenbildende Process ... im Grunde discontinuïrlich (muss) sein'.¹⁶⁴ Van zijn stellingname in het evolutionaire debat getuigde hij opnieuw



in de rede die hij op 8 januari 1898 uitsprak als rector magnificus van de Universiteit van Amsterdam, ter gelegenheid van de viering van de *dies natalis*. In zijn rede gaf hij, zoals gebruikelijk in rectorale redes, een schets van het onderzoeksveld waarop hij zich bewoog, begrijpelijk gemaakt voor niet-vakgenoten. Hij behandelde het werk van Quetelet en Galton om te laten zien dat biologische variatie aan wetten gehoorzaamt, dat er Eenheid in veranderlijkheid bestaat, zoals de titel van de rede luidde. De wetten gelden voor wat De Vries noemt 'de erfelijkheid in engeren zin', de overerving van individuele eigenschappen van ouders op kinderen, die duidelijk onderscheiden moet worden van de 'erfelijkheid in wijderen zin', de overerving van de eigenschappen van de soort. 'De erfelijkheid in wijderen zin is de grondslag van de gemeenschappelijke afstamming der soorten. Uitzonderingen, of liever afwijkingen van den regel gaan sprongwijze, elke sprong doet eene variëteit ontstaan, en de vereeniging van een zeker aantal variëteitskenmerken stempelt een nieuwen vorm tot soort. De erfelijkheid in engeren zin heeft tot het ontstaan der soorten geen betrekking, zij blijft besloten binnen de grenzen der soort, zij doet rassen ontstaan, maar geen variëteiten'.

Waarschijnlijk met het oog op zijn niet-biologisch gehoor ging De Vries ook in op de betekenis van het variabiliteitsonderzoek voor de maatschappij. Daarbij sloot hij aan bij het werk van Galton die vooral was geïnteresseerd in de variatie bij de mens, in het bijzonder die van de geestelijke en sociale eigenschappen, of volgens De Vries 'die eigenschappen die met zijn levensgeluk het nauwste samenhangen'. Hij deelde Galtons conclusie dat opvoeding en oefening nooit kunnen wedijveren met aangeboren eigenschappen. Zijn mening was daarom dat het onderwijs erop gericht moet zijn 'aan elken leerling dien aanleg te doen kennen die bij hem het best voor verdere ontwikkeling vatbaar is, teneinde hem zodoende tot een doelmatige keuze van zijn toekomstigen werkkring in staat te stellen. Ten onrechte streven onze scholen naar een gelijkvormige ontwikkeling hunner leerlingen. Het voorrecht der hoogeschool elken leerling naar zijn bijzonderen aanleg op te leiden behoorde mijns inziens het gemeenschappelijk doel van alle onderwijs te zijn'. De oorzaken van aangeboren eigenschappen waren nog geheel onduidelijk en verdienden nader onderzoek. Mensen en dieren waren voor dit onderzoek ongeschikt, maar met planten kon men gemakkelijk experimenteren. En het werk van Quetelet en Galton toonde aan dat de wetten van de variabiliteit voor alle levende wezens gelijk zijn. 'Zal de mensch door het kennen en beheerschen van de invloeden die den natuurlijken aanleg bewerken ooit op dien aanleg willekeurig een invloed kunnen uitoefenen? En zal die invloed dan bevorderlijk zijn





aan het menselijk geluk?', vroeg De Vries zijn gehoor. Immers: 'Doel van alle natuuronderzoek toch is het, bij te dragen tot het levensgeluk zijner medemenschen'.¹⁶⁵

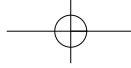
Willem Moll had, zoals gebruikelijk, belangrijk bijgedragen aan de uiteindelijke versie van het rectorale betoog. 'Ik dank je nog wel hartelijk voor de zorg op dien genoeglijken avond aan mijn oratie besteed', schreef De Vries hem nadat de feestelijke gebeurtenis achter de rug was en het boekje met de tekst verspreid. 'Ik heb drie ochtenden noodig gehad om je opmerkingen te verwerken, maar ik vlij mij dan nu ook dat de meesten mijner hoorders mijn betoog hebben kunnen volgen'.¹⁶⁶

Ontdekking, herontdekking of plagiaat?

Zoals eerder gezegd (blz. 220) had De Vries in *Intracellulare Pangenesis* twee methoden onderscheiden waarmee bewijzen voor de zelfstandigheid en mengbaarheid van erfelijke eigenschappen, de kernpunten van de pangenesis, konden worden verkregen: het opsporen en permanent maken van afwijkende eigenschappen en het uitvoeren van kruisingen. Hoe hij de eerste methode invulde en welke resultaten hij verkreeg werd in de voorgaande bladzijden besproken: zij leidde hem van het verzamelen van grote en kleine afwijkingen naar selectieproeven met monstrueuze rassen en naar de teunisbloem. Over hoe hij bij de tweede methode te werk ging en wat de resultaten waren is geen goed beeld te krijgen. Zo veel als De Vries publiceerde over zijn monstruositeiten, zo weinig liet hij los over zijn kruisingen. De reden daarvoor is niet bekend. Wellicht leverden zijn kruisingsproeven hem niet wat hij hoopte, waren ze niet talrijk genoeg om er conclusies aan te verbinden, waren de resultaten zo verwarrend dat er geen duidelijke conclusies uit te halen vielen, of waren de resultaten juist zo opmerkelijk hij ze geheim wilde houden tot een geschikt moment om ermee in de openbaarheid te komen.¹⁶⁷ Aangezien evenmin de aantekeningen van zijn experimenten bewaard zijn gebleven is het niet te zeggen hoe het onderzoek in elkaar stak, hoe uitgebreid het was en hoe hij zijn resultaten interpreteerde. We moeten het doen met enkele verspreide opmerkingen, een paar overgebleven notities, enkele pagina's uit de 'Journalen' die hij van zijn experimenten bijhield en beschrijvingen van zijn experimenten achteraf.

Het ontbreken van de bronnen is des te betreurenswaardiger omdat de kruisingsproeven De Vries brachten tot de zogenaamde 'wetten van Mendel', de basisregels van de erfelijkheidsleer. De leraar natuurwetenschappen Gregor Mendel, augustijner monnik in het Oostenrijkse Brunn (tegenwoordig

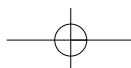
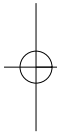
Brno in Tsjechië), had in de jaren vijftig en zestig kruisingsproeven uitgevoerd met variëteiten van *Pisum* (Erwt). Van zeven antagonistische eigenschappen (zoals gladde en rimpelige zaden, gele en groene zaden, witte en paarse bloemen en stengels van ca. 35 cm en ca. 200 cm) had hij vastgesteld dat hybriden altijd slechts één van beide eigenschappen vertonen. De andere eigenschap moest echter nog wel aanwezig zijn. Wanneer hij de hybriden onderling kruiste verscheen namelijk de verdwenen eigenschap weer, en wel in ongeveer 25% van de individuen. De eigenschap die zich in de hybriden vertoont had Mendel 'dominant' genoemd, de eigenschap die tijdelijk verdwijnt 'recessief'. Het leek erop dat de antagonistische eigenschappen van de beide ouders in de hybride nakomelingen als twee zelfstandige eenheden naast elkaar bestonden (waarbij de ene schuilging achter de andere) en dat zij elk afzonderlijk in zuivere vorm op de geslachtscellen van de hybriden overgingen. Bij kruising van hybriden onderling leken de geslachtscellen zich te combineren tot paren volgens de waarschijnlijkheidswetten in de verhouding 1 : 2 : 1. Mendel had zijn resultaten in 1865 bekendgemaakt in twee lezingen voor de 'Naturforschender Verein' in Brünn. Het jaar erna waren zijn lezingen in druk verschenen in de *Verhandlungen* van het genootschap. Hoewel 120 wetenschappelijke organisaties en instellingen op de verzendlijst stonden, het tijdschrift in veel openbare bibliotheken voorhanden was, Mendel overdrukken van zijn artikel verzond aan in elk geval enkele vooraanstaande botanici, de gezaghebbende botanicus Carl von Nägeli uit München (zelf bezig met kruisingsproeven) het werk van Mendel kende en met hem correspondeerde, en bovendien de publicatie in de volgende tientallen jaren enkele keren werd aangehaald,¹⁶⁸ was er niemand die inhaakte op Mendels constatering. De vraag hoe dat mogelijk is geweest heeft aanleiding gegeven tot veel speculatie. Was het omdat het tijdschrift waarin Mendel zijn lezingen publiceerde niet serieus werd genomen? Was het omdat Mendel zelf niet serieus werd genomen, omdat hij een amateur was, een geestelijke, of allebei? Waren de geesten van de botanici in zijn tijd onder invloed van Darwins evolutietheorie te veel geoccupeerd met de dynamiek van eigenschappen en daardoor niet ontvankelijk voor Mendels conclusies over hun stabiliteit? Was het omdat Mendel de resultaten die hij bij *Pisum* had verkregen niet of nauwelijks terugvond bij zijn kruisingsexperimenten met andere soorten, waarmee hij zelf duidelijk maakte dat er van algemene wetmatigheden geen sprake was? Was het omdat Mendel de resultaten presenteerde als erfelijkheidsregels voor hybriden en noch hij, noch anderen de regels konden vertalen naar 'gewone' erfelijkheid? Of was het omdat Mendels eigenlijke bedoeling was nieuwe soorten door kruising te creë-

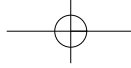


ren, niet ongebruikelijk in zijn tijd en dus niet opmerkelijk voor zijn omgeving, en verwerpelijk voor de trouwe aanhangers van Darwin die overtuigd waren van het mechanisme van aanpassing en selectie?¹⁶⁹

Het was Hugo de Vries die in het voorjaar van 1900 de resultaten van Mendel, zestien jaar na diens dood, als eerste op hun waarde wist te schatten. Op 26 maart liet hij tijdens een bijeenkomst van de Académie des Sciences in Parijs door Gaston Bonnier, hoogleraar botanie aan de Sorbonne-universiteit, bekendmaken dat hij een vaste getalsverhouding had ontdekt tussen antagonistische eigenschappen in het nakomelingschap van hybriden en, bovendien, dat naar zijn overtuiging de geconstateerde getalsverhouding een algemene geldigheid heeft en als ‘wet’ aangemerkt moet worden. Dat Mendel deze ontdekking ruim dertig jaar eerder ook al had gedaan meldde De Vries in deze korte mededeling niet. Dat deed hij wel in een artikel dat verscheen in het aprilnummer van de *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* en een artikel dat in de zomer van 1900 verscheen in de *Revue Générale de Botanique*. De botanici Carl Correns en Erich Tschermak hadden in de voorgaande maanden eveneens de door De Vries (en Mendel) beschreven wetmatigheden ontdekt, zonder daarbij van hun voorgangers of van elkaar geweten te hebben. Bij het vernemen van De Vries' ontdekking haastten zich dat de wetenschappelijke wereld bekend te maken. Sindsdien heeft de vraag wie van de drie de eer van de herontdekking gegeven moet worden velen beziggehouden. Hoe oprecht waren zij geweest in hun bewering de wetmatigheden onafhankelijk van Mendel en van elkaar gevonden te hebben? De discussie is extra gecompliceerd doordat geen duidelijkheid bestaat over wat Mendel zelf voor bedoelingen had met zijn proeven en hoe hij zijn resultaten interpreteerde. Hoe kunnen we spreken over een herontdekking als de ontdekking zelf niet eens helder is?¹⁷⁰

Over De Vries is in de jaren tachtig en negentig van de vorige eeuw door verschillende onderzoekers die de hele herontdekkingsgeschiedenis tot op het kleinste detail hebben nageplozen geoordeeld dat hij niet als een onafhankelijk herontdekker beschouwd kan worden. Zijn pangenesis, de overgebleven aantekeningen van zijn experimenten en zijn publicaties zouden allemaal aantonen dat hij vóór maart 1900 een volstrekt niet-mendelse denkwijze volgde. Zelfs na de herontdekking zou hij daar voor een belangrijk deel nog aan vastgehouden hebben, soms duidelijk aanwijsbaar tegen beter weten in. De Vries zou dus niet alleen geen herontdekker van Mendel zijn, hij zou zelfs niet eens mendeliaan zijn.¹⁷¹ Aantekeningen van De Vries die enkele jaren geleden bekend zijn geworden lijken evenwel het tegendeel te bewijzen: zij la-





ten zien dat De Vries al in 1896 probeerde mendelse verhoudingsgetallen in zijn kruisingsresultaten terug te vinden, en dat hij bovendien een mendelse verhouding als uitkomst van een kruisingsexperiment voorspelde. Deze aantekeningen bevatten echter ook niet-mendelse elementen. Bovendien zijn ze uniek: andere aantekeningen waarin De Vries resultaten uit zijn proeven op een mendelse wijze interpreteert zijn niet bekend. Het is daarom niet te zeggen welke plaats we ze moeten toekennen in zijn denken. Of De Vries in 1896 Mendel al wel of nog niet gelezen had, blijkt er overigens niet uit.¹⁷³

Kruisingen van soorten, variëteiten en monstrositeiten

Het oudst bekende kruisingsexperiment dat De Vries ondernam ving aan in 1892. In dat jaar bracht hij het stuifmeel van onbehaarde exemplaren (*glabra*) van *Lychnis vespertina* (nu *Silene latifolia* subsp. *alba*, Avondkoekoeksbloem)¹⁷³ op drie behaarde exemplaren van *Lychnis diurna* (nu *Silene dioica*, Dagkoekoeksbloem). Het resultaat in het volgende jaar was ruim tweehonderd exemplaren die uiterlijk alle kenmerken van *Lychnis diurna* vertoonden, dus ook behaard waren. Opvallend was echter dat de haren korter waren dan normaal en het midden leken te houden tussen normaal behaard en onbehaard. Kruising van de hybriden onderling leverde in 1894 een cultuur op van ruim 150 planten met de kenmerken van *Lychnis diurna* waarvan twee derde opnieuw behaard was en één derde onbehaard. De eigenschap ‘onbehaard’ van de grootvader was dus weer tevoorschijn gekomen en daarbij, onafhankelijk, overgegaan op een andere soort. Daarmee had De Vries kunstmatig de variëteit *Lychnis diurna glabra* gecreëerd, die zo’n vijftig jaar eerder al eens in de natuur was aangetrof-

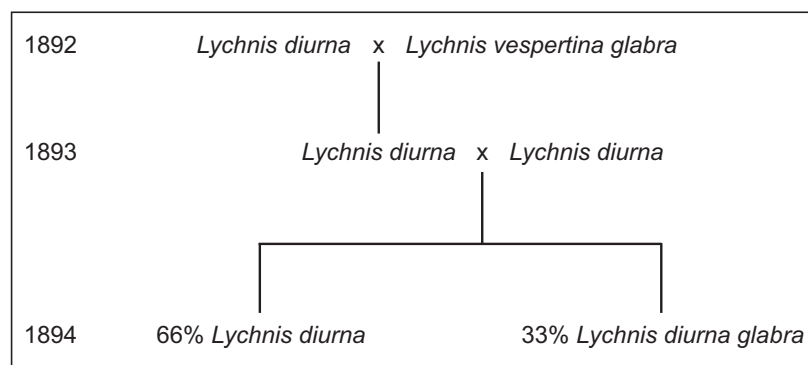
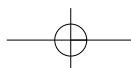
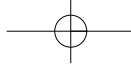


fig. 9: Kruising tussen behaarde *Lychnis diurna* en gladde *Lychnis vespertina glabra*.





fen en door de vinder *Lychnis preslii* was gedoopt. De onbehaarde exemplaren kweekte hij met kunstmatige kruisbestuiving voort; in elke nieuwe generatie waren slechts enkele planten behaard, waarschijnlijk doordat toch vreemd stuifmeel de planten had bereikt.¹⁷⁴

Een vergelijkbaar kruisingsexperiment begon De Vries eveneens in 1892. Al meer dan een decennium had hij een variëteit van *Papaver somniferum* (Slaapbol) in cultuur, namelijk de variëteit 'Mephisto' (rode bloemen met een zwart-violette vlek aan de basis van de kroonbladen) waarbij bovendien de meeldraden voor een deel in stijlen waren veranderd, een monstrueuze eigenschap die 'polycefalie' werd genoemd. Hij bracht het stuifmeel van een monstrueuze Mephisto op een gewoon exemplaar van de variëteit 'Cardinal' (rode, gevulde bloemen met een witte vlek aan de basis van de kroonbladen). De 43 nakomelingen (1893) hadden alle de kleuren van Mephisto, maar vertoonden geen spoor van polycefalie. De Vries kruiste de hybriden onderling en kreeg in 1894 187 planten. Hiervan had ongeveer 20% de kleuren van Cardinal (maar nu enkele in plaats van gevulde bloemen, een variëteit die bekendstond als 'Danebrog') en 80% de kleuren van Mephisto. In beide groepen kwamen polycephale exemplaren voor, in totaal ongeveer 9%. De eigenschap van de grootvader was dus, na een generatie onzichtbaar te zijn geweest, teruggekeerd en daarbij overgebracht op een andere variëteit. De Vries zette de cultuur nog een jaar voort. Een Danebrog-exemplaar zonder polycefalie gaf (na zelfbestuiving) identieke exemplaren van zichzelf, een Danebrog-exemplaar met polycefalie gaf 31% monstrueuze nakomelingen. Een Mephisto-exemplaar met slechts één veranderde meeldraad gaf zowel Mephisto's als Danebrogs, en zowel

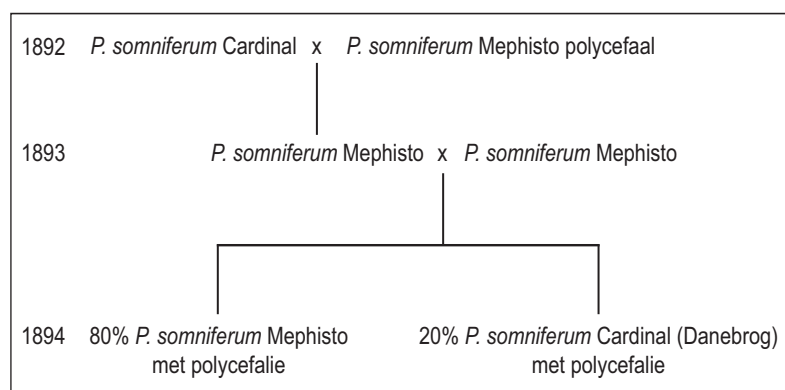
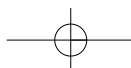
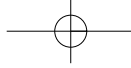


fig. 10: Kruising tussen *Papaver somniferum* Cardinal en *Papaver somniferum* Mephisto met polycefalie.

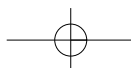
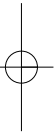




monstrueuze als niet-monstrueuze nakomelingen. Het was door dit alles duidelijk dat de monstrueuze eigenschap door gewone exemplaren kon worden voortgebracht, oftewel: de monstrueuze eigenschap was in gewone exemplaren latent aanwezig.¹⁷⁵

Hoewel de kruising van de beide papavers getuige het aantal hybriden goed was verlopen, sloot De Vries niet uit een fout gemaakt te hebben. Hij wilde de proef daarom herhalen. Een Mephisto met polycefalie begon net te bloeien, maar een Danebrog-exemplaar voor het stuifmeel was niet voorhanden. De Vries riep snel de hulp van Moll in, die enkele bloemknoppen van de begeerde plant stuurde.¹⁷⁶ Moll was, zoals De Vries natuurlijk wist, juist bezig een overzicht te maken van alle soorten en variëteiten uit de familie der *Papaveraceae* die door botanische tuinen en kwekerijen werden gekweekt en had daardoor veel materiaal beschikbaar.¹⁷⁷ De kruising verliep succesvol. Er kwamen in 1894 69 hybriden op, allemaal met het uiterlijk van de moeder-variëteit Mephisto. Slechts vijftien exemplaren (ca. 20%) vertoonden een geringe graad van polycefalie (één, twee of drie extra stijlen), de overige geen enkel spoor. Voor de volgende generatie gebruikte De Vries zaden uit twee vruchten, één met één en één met drie extra stijlen. De 201 exemplaren die opkwamen waren nu voor een deel Mephisto's en voor een deel Danebrogs. Het aandeel van de exemplaren met polycefalie was dit keer nog geringer, namelijk 14%, maar het aantal extra stijlen per exemplaar was nu wel groter. Twee Danebrog-exemplaren vertoonden een volle krans van extra stijlen en hiermee was, net als in het vorige experiment, de nieuwe combinatie *Papaver somniferum polycephalum* Danebrog gerealiseerd. De combinatie bleek de volgende vier generaties constant te blijven.¹⁷⁸

Uit de periode 1893-1899 zijn nog tien kruisingsproeven bekend die opgezet lijken om nieuwe combinaties te creëren. Daarbij kruiste De Vries zowel tussen variëteiten als tussen soorten, zonder schijnbaar belang te hechten aan het verschil. Zo kruiste hij een witbloemige, drietallige variëteit van *Trifolium pratense* (Rode klaver) met een roodbloemige, vijftallige *Trifolium pratense* (1895); kruiste hij een variëteit van *Brunella vulgaris* (Brunel) met witte bloemen en groene kelken met een gewone *Brunella vulgaris* met violette bloemen en donkerbruine kelken (1896); en kruiste hij *Datura stramonium* (Doornappel) (witte bloemen, gladde vruchten) met *Datura tatula* (nu *D. stramonium* var. *tatula*) (blauwe bloemen, gedoornde vruchten) (1897). *Papaver* en *Lychnis* kwamen terug in kruisingen van een lage, witbloemige *Papaver*-variëteit met een hoge *Papaver somniferum* Mephisto (1893), respectievelijk behaarde, tweejarige exemplaren

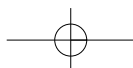
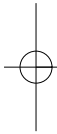


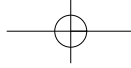


van *Lychnis diurna* met gladde, eenjarige exemplaren van *Lychnis vespertina* (1899). Alle mogelijke combinaties van de twee eigenschappen en hun antagonisten traden na onderlinge kruisingen van de bastaarden steeds op, maar door de grote continue variabiliteit van de eigenschappen waren de grenzen tussen de groepen niet altijd duidelijk te trekken.¹⁷⁹

Bij deze kruisingen volgde De Vries eigenlijk dezelfde werkwijze als de handelskwekers die hij had bezocht: die probeerden immers opvallende eigenschappen, interessant uit commercieel oogpunt, die bij afzonderlijke variëteiten voorkwamen in één nieuwe variëteit te combineren. Na zijn bezoek aan kweker Brun in Lyon schreef De Vries aan zijn vrouw hoe deze een winterharde en fraai bloeiende *Cypripedium* (Vrouwenschoentje) probeerde te maken door de winterharde *C. insigno* te kruisen met een fraaie variëteit: 'Hij meent dat men zoo de eigenschap van fraai te bloeien op *insigno* zou kunnen overdragen (evenals ik de bijvruchtenkrans van mijne *Papaver* op andere soorten wil overbrengen)'.¹⁸⁰ Bij het merendeel van zijn kruisingen gebruikte De Vries echter twee planten die slechts in één eigenschap van elkaar verschilden. Combinaties waren daardoor natuurlijk niet mogelijk; alleen de zelfstandigheid van een eigenschap kon ermee onderzocht worden. De verschilpunten betroffen de kleur van de bloemen (bijvoorbeeld *Linaria vulgaris* (oranje lippen) x *L. vulgaris perlutescens* (gele lippen) en *Veronica longifolia* (blauw) x *V. longifolia* (wit)), de zaden of vruchten (*Solanum nigrum* (zwarte bessen) x *S. nigrum chlorocarpum* (geelgroene bessen)) en het loof (*Amarantus caudatus* (rode bladen) x *A. caudatus viridis* (groene bladen)); het wel of niet aanwezig zijn van beharing en bewapening (*Lychnis vespertina* (behaard) x *L. vespertina* (glad)); wel of geen vorming van zetmeel in de vruchten (*Zea mays* x *Z. mays saccharata*, *Pisum sativum* x *P. sativum saccharatum*); een boven- of onderstandig vruchtbeginsel (*Oenothera lamarckiana* x *O. lamarckiana brevistylis*); de insnijding van de bladen (*Chelidonium majus* (geringe insnijding) x *Chelidonium majus laciniatum* (diepe insnijding)); en de kleur van de lintbloemen (*Calliopsis tinctoria* (gele lintbloemen) x *C. tinctoria brunnea* (bruine lintbloemen)).¹⁸¹ Verder voerde De Vries kruisingen uit tussen monocotyle, dicotyle en tricotyle rassen¹⁸² en tussen rassen met gestreepte bloemen en vruchten, gevulde bloemen en bontbladigheid enerzijds en hun normale tegenhangers anderzijds.¹⁸³ Door de grote variabiliteit van deze eigenschappen was het bijzonder lastig de overerving goed te beoordelen, maar niettemin meende De Vries de afwijkende kenmerken als eenheden in de opeenvolgende generaties te kunnen blijven herkennen.

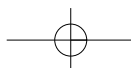
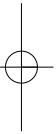
In één artikel uit 1897 en één uit 1899 noemt De Vries van vier kruisingen de verhoudingen die hij had verkregen in het nageslacht van de eerste generatie





hybriden. Ze lijken elke wetmatigheid te ontberen, niet theoretisch berekend te zijn, maar in de praktijk waargenomen en op ruime wijze afgerond tot hapklare brokken: $\frac{2}{3} : \frac{1}{3}$ (verkregen in 1894), 80% : 20% (= $\frac{4}{5} : \frac{1}{5}$, 1896) en $\frac{3}{4} : \frac{1}{4}$ (1896 of eerder, en 1899). Ook meldde hij een kruising waarbij in de nakomelingen van de hybride geen splitsing optrad, namelijk *Lychnis vespertina* x *Silene noctiflora*.¹⁸⁴ De verhoudingen lijken zelfs niet eens bedoeld te zijn om exacte informatie te geven over de verdeling van eigenschappen in het nageslacht van hybriden. Twee verhoudingen noemt De Vries terloops, de twee andere om aan te geven dat de eigenschap van de grootvader na een generatie onzichtbaar te zijn geweest in een substantieel deel van de kleinkinderen weer tevoorschijn was gekomen en dat dus zeker is dat eigenschappen zelfstandige eenheden zijn. Bij één verhouding, namelijk die bij de kleinkinderen van de kruising tussen de behaarde *Lychnis diurna* en de gladde *Lychnis vespertina* (al eerder beschreven) wijst hij op de pangeneses: 'Mijn proef leert hoe de latentie van eene eigenschap door kruising op een andere soort kan worden overgebracht en levert een nieuw argument voor de grondstelling der pangeneses dat gelijke eigenschappen bij verschillende soorten door dezelfde stoffelijke dragers veroorzaakt worden'. De eigenschap 'onbehaard' van *Lychnis vespertina* was namelijk overgebracht op *Lychnis diurna*.¹⁸⁵ Over de aantallen pangenen die in het spel moeten zijn zegt De Vries niets. Volgens de pangeneses is een exemplaar dat een eigenschap niet vertoont een exemplaar met (te) weinig pangenen, en een exemplaar dat een eigenschap wel vertoont een exemplaar met veel pangenen. Dat zou dus betekenen dat in dit geval de groepen pangenen bij de achtereenvolgende kruisingen bij elkaar gebleven zijn en dat zij zich gedragen hebben als afzonderlijke eigenschappen.

De kruising tussen de twee soorten *Lychnis* komt ook voor in een artikel uit 1900, de gedrukte versie van een lezing die De Vries in juli 1899 had gehouden in Engeland (waarover straks meer). Dit artikel bevat meer, afwijkende en tegenstrijdige gegevens en heeft daardoor nogal wat speculaties losgemaakt. Volgens de beschrijving in het artikel hadden alle hybriden kortere haren dan de moederplant. De Vries geeft hiervoor geen verklaring, maar blijktbaar had de ene eigenschap de andere op de een of andere manier afgezwakt. De kruisingen tussen rode, behaarde hybriden hadden het volgende jaar nakomelingen opgeleverd met een verschillend uiterlijk: 'Only about three-fourths were hairy, the rest hairless. I had 99 hairy and 54 hairless, in all 153 plants'. De verhouding tussen behaard en onbehaard was dus eigenlijk 2 : 1 in plaats van 3 : 1. Gesuggereerd is dat De Vries aanvankelijk '2 : 1' in zijn artikel had geschreven, maar deze in de drukproef veranderde in '3 : 1' om de resultaten in overeen-





stemming te brengen met de hem toen inmiddels bekende wetten van Mendel. Ook kan het zijn dat hij het hele artikel na de herontdekking heeft geschreven en zijn oude praktische waarnemingen naast het nieuw verkregen theoretische inzicht zette: het resultaat was 2 : 1, maar vanwege de geringe omvang van het materiaal zou dit voor hem toch voldoende bewijs zijn geweest voor de 3 : 1 verhouding. Tevens is gedacht dat hij een rekenfout maakte: hij zou het aantal onbehaarde exemplaren afgezet hebben tegenover het totaal aantal exemplaren, dus 54 : 153. Hoe dan ook: in juli 1899 zou hij nog geen benul hebben gehad van de mendelse verhouding.¹⁸⁶ Overigens meldt De Vries in zijn lezing ook dat hij in 1893 tevens witte behaarde hybriden had gekruist en dat in de nakomelingen 'the hairyness was inherited, as in the red-flowered plants, in three-fourths of the individuals'. Aantallen planten noemt hij hierbij niet.

De kleur van de bloemen had zich op vergelijkbare manier gedragen. De moederplanten hadden donkerrode, de vaderplanten witte bloemen. Bij de hybriden varieerde de kleur: 'The great majority were purple, some were quite white, others dark red, but, as it appeared to me, not so deeply red as the mother plants in 1892. Between these three principal colours there were numerous grades of intermediate tints'. De Vries gaf als verklaring dat de rode moederplanten waarschijnlijk hybriden waren geweest en dus de kleur wit hadden bezeten. Hij had ze als schijnbaar meest typische exemplaren van *L. diurna* geselecteerd uit een 'brightly coloured mixture', opgekomen uit zaden die hij vanuit andere botanische tuinen had ontvangen en waarvan hij de zuiverheid dus niet had kunnen controleren. De kleur van de bloemen bleek ook in de volgende generaties te variëren. De Vries bestoof (in 1893) donkerrode hybriden met net zo donkerrode hybriden, en het resultaat (in 1894) was zowel rode als witte nakomelingen. De volgende drie jaren kruiste hij rode (onbehaarde) exemplaren onderling en elke keer waren onder de (vrijwel 100% onbehaarde) nakomelingen ongeveer 6% witte planten. Witte hybriden die in 1893 werden bestoven gaven echter in de volgende vier generaties 100% witte nakomelingen.¹⁸⁷ Voor deze resultaten geeft De Vries geen verklaring.

De statistiek van kruisingen

Zijn eerste kruisingsexperimenten voerde De Vries uit in de jaren dat hij steeds meer onder de indruk kwam van het werk van Quetelet en Galton. Continue variabiliteit, ontluikende discontinue variabiliteit, verborgen continue en discontinue variabiliteit, veranderingen in de variabiliteit door selectie en voeding en de specifieke variabiliteit van monstrositeiten: zij bleken

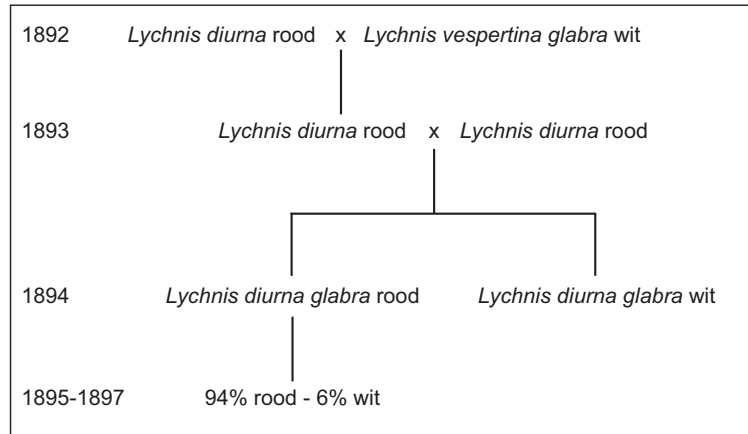
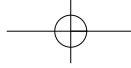
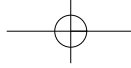


fig. 11: Kruising tussen *Lychnis diurna* met rode bloemen en *Lychnis diurna* met witte bloemen.

allemaal de door Quetelet en Galton geformuleerde wetten te volgen en in curven uitgedrukt te kunnen worden. Een bij toeval bewaard gebleven en dus geheel willekeurige aantekening uit de zomer van 1896 laat zien dat De Vries ook de resultaten van zijn kruisingen aan statistische analyses onderwierp. Met zoveel successen bij de andere variabiliteitsverschijnselen lijkt dat eigenlijk niet meer dan een logische stap geweest te zijn. Het kenmerk van een wet is immers dat die universele geldigheid heeft.

In de aantekening stelt De Vries zichzelf de vraag of in de in het voorgaande jaar verkregen blauw- en witbloeiende nakomelingen van een hybride exemplaar van *Veronica longifolia* (Langbladige ereprijs) de getalsverhouding 1 : 4 : 6 : 4 : 1 te herkennen is. Dat lijkt inderdaad het geval te zijn: hij herkent duidelijk een vijftal kwalitatieve groepen in relatieve kwantiteiten die met de verhouding overeenstemmen. Twee maanden later gaat hij echter aan deze conclusie twijfelen: de getalsverhouding 1 : 2 : 1 lijkt hem beter te passen. Tussen de twee getallenreeksen is een wiskundig verband. Het zijn allebei uitwerkingen van het binomium $(a+b)^n$, de eerste met $n=4$ en de tweede met $n=2$. Quetelet had in zijn boek *Anthropométrie* voorbeelden van de uitwerking van het binomium gegeven en deze vergeleken met de trekking van ballen met de kleuren zwart en wit uit een bak met een oneindig aantal, maar in gelijke verhouding:

Supposons ... qu'on fasse différents tirages, d'abord de deux boules, puis de trois, puis de quatre, etc.; nous aurons successivement, en désignant par b et n les boules blanches et noires:



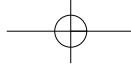
$$(b+n) = b+n$$

$$(b+n)^2 = b^2 + 2bn + n^2$$

$$(b+n)^3 = b^3 + 3b^2n + 3bn^2 + n^3$$

In een tabel had hij de getalreeksen die men krijgt bij de trekkingen van één tot en met twintig ballen bij elkaar gezet, reeksen die samen de zogenaamde ‘driehoek van Pascal’ vormen. In De Vries’ eigen exemplaar van *Anthropométrie* is duidelijk te zien dat hij dit gedeelte van het boek goed heeft bestudeerd: naast de tabel maakte hij aantekeningen en zowel op de pagina met de Franse titel als in de inhoudsopgave schreef hij een verwijzing naar de pagina waarop de tabel wordt gegeven.¹⁸⁸ Het kan haast niet anders dan dat De Vries bij de interpretatie van zijn *Veronica*-experiment deze passage in Quetelets boek in gedachten heeft gehad. De analogie is groot. Quetelet spreekt over ballen met de kleuren zwart en wit; De Vries over planten met de kleuren blauw en wit. Quetelet theoretiseert over de combinaties van ballen getrokken uit een ‘hybride’ bak met zwarte en witte ballen; De Vries theoretiseert over de gekleurde planten die via kruising ‘getrokken’ zijn uit hybride *Veronica*’s die de eigenschappen blauw (veel pangenen) en wit (weinig pangenen) hebben geërfd van hun respectievelijke ouders.

De *Veronica*-plant waarom het allemaal draait is zonder twijfel het exemplaar dat De Vries in 1889 van Moll had ontvangen en dat een hybride was gebleken te zijn. Uit haar zaden ontstonden namelijk zowel blauwbloeiende als witbloeiende exemplaren.¹⁸⁹ De Vries liet verschillende keren zaden van de bijzondere plant uitzaaien. In zijn in 1900-1903 gepubliceerde *Die Mutationstheorie* beschrijft hij het resultaat dat hij in 1893 had verkregen: 166 blauwe (78%) en 48 witte (22%) nakomelingen. In de aantekening gaat het om het nageslacht dat hij in 1895 had verkregen. Dat bestond uit vijftien blauwbloeiende en een niet genoemd aantal witbloeiende exemplaren. Van elk exemplaar afzonderlijk verzamelde De Vries de zaden en hij zaaide die in 1896 ook weer afzonderlijk uit. Om het resultaat te kunnen beoordelen hoefde hij niet te wachten tot de planten in bloei kwamen; hij kon dit al aan de kiemplanten zien aan de hand van de kleur van de stengel: een blauwbloeiende *Veronica* heeft een roodgroene stengel, een witbloeiende *Veronica* een heldergroene stengel. De vijftien blauwbloeiende moederplanten bleken 1 tot 33% witte nakomelingen te hebben, de witbloeiende moederplanten 94 tot 100% witte nakomelingen. Deze percentages of, zoals De Vries ze noemde, deze ‘erfcijfers’ verdeelde hij op de volgende manier:



1	9	13	20	23	29%	94 – 100%
	11	15		23	29	
		17		26	30	
			27	33		

5/16 wet:	1	4	6		4	1

Men ziet dus dat met de cijfers der 5/16-bastaard wet zeer evident de groepen der erfciijfers corresponderen. Tusschen de cijfers 1.4.6.4.1 liggen in de erfciijfertabel evident hiaten. Dit blijkt ook uit deze schrijfwijze (erfciijfers op afstanden met 1% als eenheid):

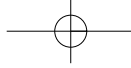
1.....9.11.13.15.17..20..23..2627292930..33
23

[PIJL NAAR LINKS][PIJL NAAR RECHTS] [PIJL NAAR LINKS] [PIJL NAAR RECHTS][PIJL NAAR LINKS][PIJL NAAR RECHTS] = hiaat

Gelet op de trekkingen van Quetelet zouden de blauwe en witte moederplanten (met b voor blauw en w voor wit) samengesteld moeten zijn geweest als:

1 bbbb : 4 bbbw : 6 bbww : 4 bwww : 1 wwww

(vandaar ook De Vries' benaming '5/16-wet': vijf mogelijke combinaties bij zestien mogelijke permutaties). Wellicht meende De Vries dat in de hybride ouders van deze moederplanten de beide eigenschappen als paren aanwezig waren geweest en dat bij de splitsing van chromosomen voor de vorming van voortplantingscellen de eigenschappen zich volgens de wetten van de kansberekeningen hadden gegroepeerd: bb, bw, wb en ww. Een kruising van twee hybriden zou dan neerkomen op $(b+w)^2 \times (b+w)^2 = (b+w)^4$. Wanneer bij de moederplanten hetzelfde mechanisme zou werken, zouden bbbb-planten bij zelfbestuiving 100% blauwe nakomelingen moeten geven (De Vries vond 1% wit), bbbw-planten 5% nakomelingen met in meerderheid de eigenschap wit (bwww en wwww) (De Vries vond 9-13%) en bbww-planten 31% nakomelingen met in meerderheid de eigenschap wit (De Vries vond 23-33%). (Dat De Vries de generatie van 1896 in de aantekening indeelt volgens de verhouding 1 : 4 : 6 : 4 : 1 van de generatie van 1895 duidt erop dat er alleen zelfbestuiving



had plaatsgevonden.)¹⁹⁰ Ook kan hij gedacht hebben dat de planten waaruit de hybriden zijn ontstaan elk één eigenschap hebben geleverd, dat de hybriden zelf elk twee eigenschappen hebben geleverd (in elke mogelijke combinatie), en dat de nakomelingen van de hybriden er elk vier hebben geleverd. Met zelfbestuiving zouden de erfcijfers hierbij moeten zijn 0% wit, 3% wit en 36% wit. Met kruisbestuiving echter zou na een oneindig aantal generaties de exponent ook oneindig zijn, met een normaalverdeling als resultaat.

Het werk van Galton kan De Vries hier ter inspiratie hebben gediend. Galton had immers ontdekt dat er in volgende generaties regressie optreedt naar het gemiddelde. Bovendien had Galton de door Quetelet geformuleerde wet bevestigd dat hoe groter het aantal kansen voor een eigenschap is om af te wijken, des te groter de kans is op een gemiddelde waarde. De Vries kan dit vertaald hebben naar de gedachte dat extremen (zuiver witte en zuiver blauwe exemplaren, exemplaren dus met extreem veel en extreem weinig pangenen voor blauw) na een groot aantal generaties (vrijwel) verdwijnen en dat het aantal gemiddelden toeneemt. De normaalverdeling, het resultaat van het nageslacht na oneindig veel generaties, zou dus geheel toe te schrijven zijn aan interne factoren. Zoals beschreven duidde De Vries in publicaties uit deze zelfde jaren juist externe factoren als voeding en verzorging aan als oorzaken voor de normaalverdeling.

Uit het vervolg van de aantekening is evenwel op te maken dat er niet uit-

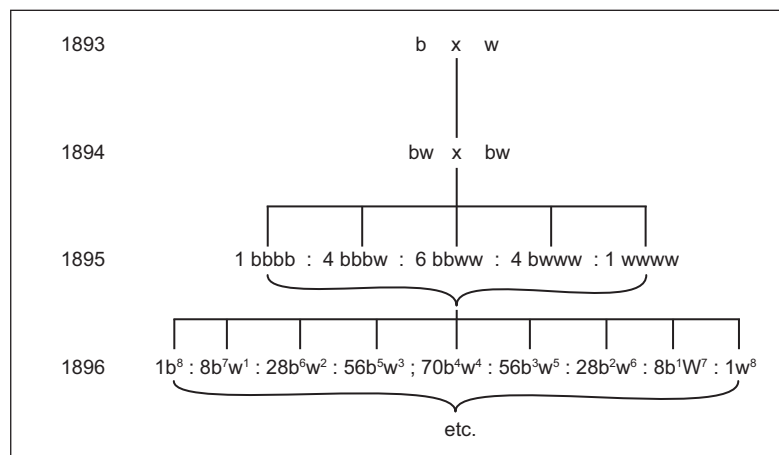
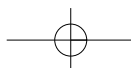
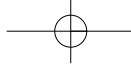


fig. 12: Hypothetische verklaring van de '5/16-wet'.





sluitend zelfbestuiving plaats had gevonden: tussen de blauwbloeiende exemplaren was er tevens kruisbestuiving geweest. Er zouden dus meer factoren blauw in het spel zijn geweest, dus meer blauwbloeiende exemplaren zijn ontstaan, en de percentages witte exemplaren zouden dus lager moeten zijn uitvallen.

Twee maanden nadat hij de *Veronica*-kiemplantjes had geteld en in de uitkomsten de 5/16-wet had herkend, kwam De Vries tot de ontdekking dat hij zich vergist had. Twee cijfers moesten gecorrigeerd worden en twee cijfers worden toegevoegd. De hiaten in de reeks werden hierdoor minder 'evident' en een nieuwe rangschikking van de erfcijfers was noodzakelijk. De Vries rangschikte ze nu volgens de '1.2.1-wet', zoals hij schrijft:

1	5	9	—	14	20	23	29	94
<u>-100%</u>								
1	6	11	—	15		23	29	
		—		26	30			
		—			27	33		

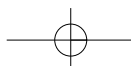
Wat De Vries zich bij deze wet in (pan)genetisch opzicht voorstelde is duidelijker dan bij de 5/16-wet. In het vervolg van de aantekening legt hij de consequenties van de wet namelijk aan zichzelf uit:

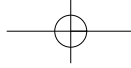
Volgens de 1.2.1. wet moeten de oudtypisten, hoe ook bestoven, steeds 100% blauwe geven, terwijl de c[entrale] b[astaarden] bij vrije bestuiving (met uitsluiting van witte), dus door c[entrale] b[astaarden] en door oudtypisten, t[usschen] o en 25% witte zouden moeten geven. Men zou dus moeten verwachten:

Op de 100 ex.	25	50	25
met 100% blauw	m[et] 1-25%	wit	m[et] 100% wit

M.a.w. die nu 1-11% wit hebben zouden oudtypisten moeten zijn, die met 14-33% echter centrale bastaarden.

Het nageslacht van hybriden zou volgens de '1.2.1-wet' dus voor één vierde moeten bestaan uit 'oudtypisten' die altijd, ook na bestuiving door witte exemplaren, blauwe nakomelingen geven (volgens de pangensis: met veel pangenen); voor twee vierde uit 'centrale bastaarden' die bij bestuiving hooguit 25% blauwe nakomelingen geven (volgens de pangensis: met minder





maar voldoende pangenen); en voor één vierde uit witte exemplaren die altijd witte nakomelingen geven (volgens de pangeneses: met te weinig pangenen). Schematisch weergegeven:

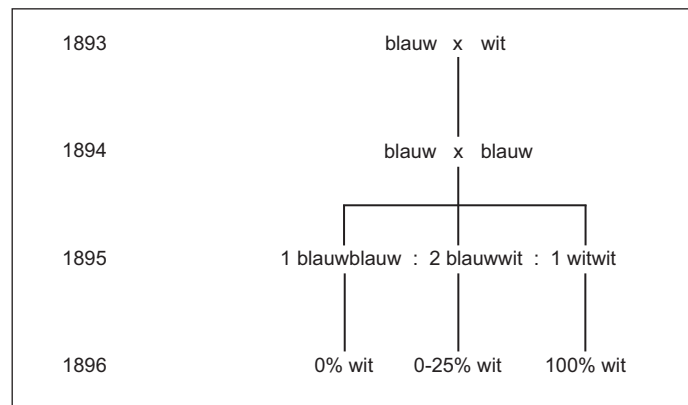


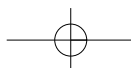
fig. 13: Verklaring van de '1.2.1-wet'.

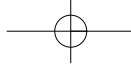
Elke hybride zou volgens dit schema slechts één eigenschap aan zijn nakomelingen geven, hetzij blauw, hetzij wit. Alleen de combinaties bb, bw, wb en ww zijn mogelijk, oftewel 1 bb : 2 bw : 1 ww, oftewel (b+w)².

Vanwege de aanwezigheid van voldoende pangenen in drie van de vier mogelijk combinaties is het resultaat uiterlijk gezien een 3 : 1 verhouding. Uit de erfcijfers van de vierde generatie blijkt de werkelijke, pangenetische samenstelling in de derde generatie. Het lijkt erop dat dit het doel van De Vries' rekenarij is: de pangenetische samenstelling van de generatie van 1895 achterhalen met behulp van de uiterlijke samenstelling van de generatie van 1896. Dat zou verklaren waarom hij vooral geïnteresseerd is in de erfcijfers van de blauwe exemplaren: daarin zitten twee verschillende pangenetische types verborgen. In *Die Mutationstheorie* zou De Vries deze techniek later beschrijven als 'die Methode der Erbzahlen'.¹⁹¹

Het in 1896 verkregen resultaat was echter niet in overeenstemming met wat men zou moeten krijgen. Het is immers: 1-11% wit 14-33% wit 94-100% wit. De Vries lost dat als volgt op:

J[ournaal] [18]96 p[agina] 234 onder leert, dat bij 't sorteren op de kiemplanten een scherper toezien meer blauwe doet vinden. Dus zouden alle tellingen te veel witte aanwijzen.





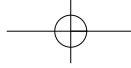
En een correctie in dien zin zou de gevonden cijfers beter met de 1.2.1. wet doen overeenkomen.

Scherper keuzen is dus bepaald noodig bij het tellen.

Bij het beoordelen van de kiemplanten op hun kleur van stengel en bladen als aanwijzing voor hun latere bloemkleur zou hij dus aan te veel exemplaren een heldergroene kleur toebedacht hebben. Theorie en experiment zijn hier niet met elkaar in overeenstemming. De Vries geeft het laatste de schuld: het experiment is onzorgvuldig uitgevoerd. Een terugkeer naar de eerder gehanteerde '5/16-wet' is blijkbaar geen optie.

De '5/16-wet' en de '1.2.1-wet' komen nog enkele keren voor in de zeer spaarzaam overgeleverde aantekeningen van De Vries' experimenten uit de jaren negentig. Aan de '5/16-wet' refereert hij in een opmerking over een kruising waarbij een soort met pelorische bloemen betrokken is (waarschijnlijk *Linaria vulgaris*).¹⁹² Op enkele losse pagina's van een index op de jaarlijkse Journalen die hij van zijn proeven bijhield staat de '1.2.1-wet' vermeld bij kruisingen met de soorten *Lychnis vespertina* x *L. vespertina glabra* (Journaal 1895); *Oenothera brevistylis* (Journaal 1897); *Lychnis diurna glabra* (Journaal 1898); en *Linaria vulgaris peloria* x *L. vulgaris* (Journaal 1899; net als bij *Veronica* zou hij beide wetten dus op dezelfde kruising hebben toegepast); de aantekeningen van deze kruisingen zelf zijn niet bewaard gebleven.¹⁹³ In de index op zijn collectie droge preparaten noteerde De Vries het bezit van drie maïskolven, een in 1899 verkregen resultaat van de kruising *Zea mays saccharata* (suikerhoudende maïs) x *Z. mays* 'harlekijn' (zetmeelhoudende maïs), 'alle drie bastaardkolven met 25% suikerkorrels ter demonstratie der splitsingswet (1.2.1)'.¹⁹⁴

Een aantekening over een kruising van *Aster tripolium* (Zeeaster), afkomstig uit het Journaal van 1896, lijkt op een versluierde manier naar de '1.2.1-wet' te verwijzen. Tijdens een excursie in augustus 1895 naar Huizen vond De Vries een witbloeiend exemplaar te midden van honderden blauwbloeiende (normale) exemplaren. De plant kon vanzelfsprekend alleen door zelfbestuiving of door kruisbestuiving door blauwbloeiende exemplaren bevrucht zijn. De Vries nam het exemplaar mee naar de Hortus en liet de zaden rijpen. In het volgende voorjaar zaaide hij de zaden. 'Doel: bloeien allen wit?', zo schreef hij in zijn Journaal. Het antwoord volgde enkele maanden later: 'Neen!'. Slechts één exemplaar had witte bloemen, tegen achttien exemplaren met blauwe bloemen. De verklaring hiervoor omschreef hij als volgt:



De paarsche ex[emplaren], uit witte moeder, moeten volgens de wet der pangenkruising (p. 187) paarsche vaders hebben en centrale bastaarden zijn. Zij leren dan, dat de witte ex[emplaren] te Huizen ... [voor] 95% door paarsche bevrucht zijn.

Deze veronderstelling kon eenvoudig worden gecontroleerd door de cultuur het volgende jaar voort te zetten:

Win dus zaad en zaai dit. Als er dit jaar geen witte bloeien, en alle ex[emplaren] dus centrale bastaarden zijn, moet het zaad 75% paarsche en 25% witte geven. Dit te onderzoeken.

Volgens de beschrijving van deze kruising in *Die Mutationstheorie* verzamelde De Vries van zeven blauwbloeiende exemplaren de zaden. Die gaven in 1897 maar liefst 682 bloeiende nakomelingen, waarvan 169 (25%) met witte bloemen. Uit de zaden van het ene witbloeiende exemplaar kwamen alleen witbloeiende exemplaren op. Het volgende schema (identiek aan het bovenstaande voor de kruising van *Veronica*) kan De Vries hierbij in gedachten gehad hebben:

De combinaties blauwblauw en blauwwit geven blauwe bloemen door de aanwezigheid van blauw. Uiterlijk dus een 3 : 1-verhouding, genetisch een 1 : 2 : 1-verhouding.

Het is erg verleidelijk om in de aantekeningen over het experiment met *Veronica longifolia* en (in mindere mate) de aantekening over het experiment met *Aster tripolium* het bewijs te zien dat De Vries in 1896 de wetten van Mendel kende.

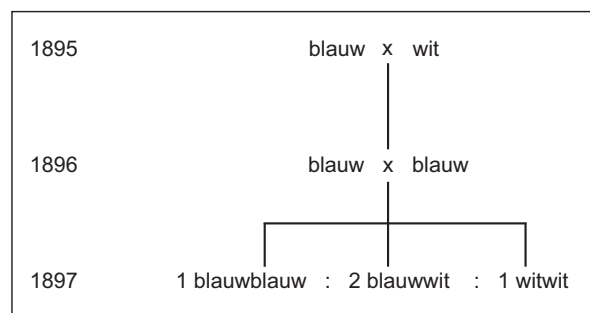
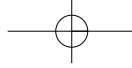


fig. 14: Verklaring van het resultaat van de kruising van *Aster tripolium* met blauwe bloemen met *Aster tripolium* met witte bloemen.

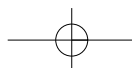
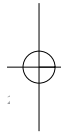
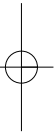


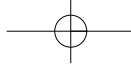


Hij kruiste planten met duidelijk herkenbare antagonistische eigenschappen; zag de antagonistische eigenschappen in de hybride zich niet vermengen maar als afzonderlijke eenheden in stand blijven, de één dominerend over de ander; en hij beredeneerde met behulp van de wetten van de kansberekening een verhouding 1 : 2 : 1 in het nageslacht van hybriden, een verhouding die uiterlijk een verhouding 3 : 1 is omdat de ene eigenschap domineert over de andere. De aantekening over het *Veronica*-experiment laat echter zien dat ook de verhouding 1 : 4 : 6 : 4 : 1 een serieuze rol in zijn gedachten speelde. De Vries' afweging of nu de 5/16-wet of de 1.2.1-wet bij zijn *Veronica*-experiment van toepassing was lijkt erop te wijzen dat hij twijfelde over de waarde van beide wetten, betwijfelde of de wetten algemene geldigheid hadden, en wellicht betwijfelde of er werkelijk van universele wetten sprake was. De onmendelse stelling uit de pangeneses dat een zichtbare eigenschap en een onzichtbare eigenschap staan voor respectievelijk veel en (te) weinig pangenens lijkt overigens geen belemmering te zijn geweest. Zoals eerder opgemerkt (blz. 216-217) gedragen de pangenens zich als een collectief, dus als zuivere eigenschappen.

Op conferentie

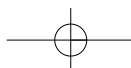
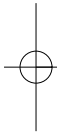
Ook William Bateson in Engeland had inmiddels het uitvoeren van kruisingen ontdekt als een methode om variatie te onderzoeken. Tijdens een verblijf in Italië in 1895 had hij twee vormen van *Biscutella laevigata* (Brilkruid) ontdekt: met behaarde en met gladde bladen; tussenvormen ontbraken niet, maar waren relatief gering in aantal. Zijn assistente Becky Saunders kweekte in 1895 en 1896 ruim tweehonderd planten op uit de zaden die Bateson had verzameld. Aangezien de twee vormen in Italië naast elkaar hadden gegroeid en gebloeid, moesten deze planten voor een deel hybriden zijn. Het bleek echter heel gemakkelijk te zijn behaarde en onbehaarde exemplaren van elkaar te onderscheiden. Tussenvormen kwamen opnieuw weinig voor, en die er waren verloren hun beharing naarmate ze zich verder ontwikkelden. De twee antagonistische eigenschappen waren dus als zelfstandige eenheden blijven bestaan; er was nauwelijks 'a blending of parental characters' opgetreden. Kunstmatige kruisingen, uitgevoerd in 1896, gaven hetzelfde resultaat.¹⁹⁵ In 1897 begon Saunders een nieuwe reeks kruisingsexperimenten met behaarde en gladde vormen van *Datura stramonium*, *Datura tatula*, *Lychnis vespertina*, *Lychnis diurna* en *Matthiola incana* (Violier). Voor de gladde *Lychnis diurna* werden planten gebruikt uit de Cambridge Botanic Garden, ontstaan uit zaden die De Vries had gestuurd. De experimenten leverden allemaal hetzelfde resultaat op als bij *Biscutella*: 'In all the cases of mixed progeny there is a sharp

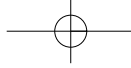




discontinuity'. Bateson zelf intussen was kruisingsexperimenten begonnen met vlinders en pluimvee.¹⁹⁶

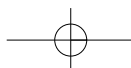
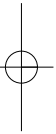
Op voorstel van Bateson organiseerde de Royal Horticultural Society op 11 en 12 juli 1899 in Chiswick en Londen een 'International Conference on Hybridisation (the cross-breeding of species) and on the cross-breeding of varieties'. Het onderwerp was onder kwekers bijzonder actueel. 'A few years ago by the expression "new plants", we meant plants newly introduced from other countries, but, with the possible exception of orchids, the number of new plants of this description is now relatively few', aldus Maxwell Masters, arts, botanicus, hoofdredacteur van de *Gardener's Chronicle* en voorzitter van de conferentie in zijn openingswoord. "The "new plants" of the present day, like the roses, the chrysanthemums, the fuchsias, and so many others, are the products of the gardener's skill. From peaches to potatos, from peas to plums, from strawberries to savoys, the work of the cross-breeder is seen improving the quality and the quantity of our products, adapting them to different climates and conditions, hastening their production in spring, prolonging their duration in autumn'.¹⁹⁷ Bateson hoopte dat door de conferentie kwekers zich ervan bewust zouden worden dat ze bij het wetenschappelijk onderzoek naar variabiliteit bij twee problemen de helpende hand konden bieden: hoe kunnen individuen door ook maar enigszins te variëren van hun soortgenoten een kans hebben op een langer leven en meer nakomelingen, en hoe kunnen die kleine variaties blijven bestaan als die paar afwijkende individuen zich voortplanten met de meerderheid van niet-afwijkende individuen, het zogenaamde 'swamping effect of intercrossing'? 'Now on each of these two points the work of the hybridist and the experimental breeder comes in exactly. It is he who can see the variations arise, and can note their size and find out exactly how large they are – whether they are great or small – whether offspring do really differ but little from their parents, or whether, in certain cases and in respect of certain characters, the differences in variation may not be very great and definite; whether, also, the supposed swamping effect is a real one or not, or to what extent it is real, and in regard to what characters'.¹⁹⁸ Het bestuur van de Society op zijn beurt meende dat omgekeerd de kweker veel kon leren van de wetenschapper. 'For scientific reasons ... no less than for practical purposes, the study of cross-breeding is most important, and we welcome the opportunity that this conference affords of extending our knowledge of the life history of plants, in full confidence that it will not only increase our stock of knowledge, but also enable us still further to apply it to the benefit of mankind', aldus Masters.





Het zal ook door Bateson zijn geweest dat De Vries als een van de sprekers op de conferentie werd gevraagd. Bateson nodigde hem bovendien uit om de dagen ervoor bij hem in Cambridge te logeren. De Vries accepteerde de uitnodiging, maar liet weten dat ‘he must “take great care of his health and be very sober”’, aldus Bateson aan zijn vrouw Beatrice die gedurende die dagen elders verbleef maar door haar echtgenoot nauwkeurig op de hoogte werd gehouden van de gebeurtenissen aan het thuisfront. ‘I suppose F[rancis] D[arwin] intoxicated him on the last visit’.¹⁹⁹ De kennismaking viel aan beide kanten meteen goed uit. ‘De Vries is a really nice person, very simple and rather rough in style. It is delightful to have a person with whom one can change a word’, zo omschreef Bateson zijn eerste indrukken aan zijn vrouw. De hele eerste dag was gevuld met ‘solid talk, till I think we are both played out’. Ook Saunders was enthousiast: ‘Saunders talked and chattered as I never saw her do before’. Maar al snel vielen Bateson ook wat minder aangename kanten van De Vries op. ‘I fear he didn’t use ‘is’ ot water. He declined a cold bath before dinner yesterday with an emphasis that might have been put on the stage. He has I think no sponge. His linen is foul. I daresay he puts on a clean shirt once a week, “whether he requires it or not”, as I have heard said. Art does not reach his soul. I showed him round and thought I was making some impression – when we got to Queens’ [College] I shewed him the Master’s Lodge [een gebouw uit het einde van de zestiende eeuw]. By way of remark he said he supposed it was “a new part” – presumably because it has white plaster outside. So I left his art education. He is a true furriner [foreigner] as the Briton conceives him. Today being the hottest of the year he asked to have the drawing room window shut. “Tank you, yes, it is better so, I zink”’.²⁰⁰ De volgende dag moest Bateson opnieuw even zijn verbazing over de ongemanierdheid van zijn gast aan zijn vrouw kwijt: ‘De V[ries] did not take his bath. I fear also he did not tip Lena [de huishoudster die het diner had verzorgd]’.²⁰¹

Niet alleen op De Vries’ uitspraak van het Engels viel nogal wat aan te merken, ook zijn grammatica was verre van perfect. ‘De Vries’s English is sufficient but very incorrect. He is still in the stage of “becoming” his hat and so forth’, schreef Bateson aan Beatrice. Dat bleek nogmaals toen De Vries hem de tekst van zijn lezing liet lezen: ‘I have thoroughly revised the English of his paper – queer stuff it was’.²⁰² De Vries had zijn lezing de titel ‘Hybridisation as a means of pangenetic infection’ gegeven.²⁰³ Bateson zal ook die titel met enige bedenkingen bezien hebben. Hij was immers bepaald niet enthousiast over Darwins pangenesis, net als trouwens meer Engelse botanici en zoölogen zoals hij De Vries duidelijk maakte. De Vries’ *Intracellulare Pangenesis* had weinig





indruk gemaakt, als het al was gelezen; zelf had Bateson het boekje niet eens. ‘I have been very much disappointed that my endeavours to defend Darwins God Pan, as he called it,²⁰⁴ have found so little sympathy in England’, schreef De Vries aan Bateson ruim een jaar na zijn bezoek. Dat juist in Engeland Darwins hypothese en zijn eigen versie daarvan zo werden genegeerd, stak hem bijzonder. ‘I feel quite sure that Darwin, if he could have read my little book, would have approved of my conception of his pangensis’. De Vries deed tijdens zijn bezoek nog wel pogingen zijn gastheer ervan te overtuigen dat diens idee van zelfstandige erfelijke eigenschappen en Darwins pangensis op hetzelfde principe berustten, maar tevergeefs.²⁰⁵ Wellicht dat De Vries het door dit alles raadzaam achtte de titel voor de gedrukte versie van zijn lezing, die het jaar daarop verscheen in het door de Royal Horticultural Society uitgegeven ‘Hybrid conference report’, te wijzigen in het neutrale ‘Hybridising monstrosities’.

Was De Vries dan in de titel van zijn lezing misschien wat voorzichtiger geworden, in de tekst was hij dat allerminst. Het hele artikel was én bleef een pleidooi voor Darwins pangensis. ‘One very important result from pangensis appears to me to be that one and the same quality in various organisms depends upon the presence of the same material bearer. Such material unities may therefore be transferred from one species to another by means of hybridising’, zo hield hij de verzamelde ‘hybridists’ voor, in een snikhete tent in Chiswick Gardens tijdens de eerste dag van de conferentie. ‘Thence must arise hybrids which would be just as stable as ordinary species, and which therefore, in certain cases, could imitate normal species’. Als bewijzen voor die stelling behandelde De Vries het ontstaan van *Dipsacus fullonum* met klemdraai (kleinkind van een gewone *Dipsacus fullonum* en een gedraaide *Dipsacus sylvestris*), en het ontstaan van een onbehaarde *Lychnis diurna* (kleinkind van een gewone, behaarde *Lychnis diurna* en een onbehaarde *Lychnis vespertina*, zoals eerder beschreven). Exemplaren van de planten had hij bij zich als demonstratie- en bewijsmateriaal.²⁰⁶

Bateson was over het algemeen tevreden over de conferentie, zoals blijkt uit zijn verslag aan Beatrice: ‘The whole thing has been well worth coming to and I think I shall get a good deal from it in various ways. De Vries has been a great stand-by. We were the only two of the recognised scientific people who attended after all’.²⁰⁷ De Vries was zeer te spreken over het feit dat de conferentie een ontmoeting was van wetenschappers en kwekers, zo liet hij weten in een toast tijdens het afsluitende diner: ‘Formerly there was very little feeling of com-

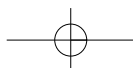
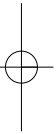


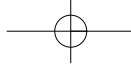
munity or of continuity between practice and science, but now on both sides this estrangement is being diminished, and the same sort of bonds that have brought engineering and electricity and all applied sciences to act together, in order to allow such magnificent results, must be brought into action in order to unite scientific and practical horticulturalists in the realms of hybridisation'. Het was een toast met oude wijn in een nieuw glas.²⁰⁸

De ontdekking van de dubbele bevruchting

In april 1899 las De Vries in het *Botanisches Centralblatt* een samenvatting van een artikel dat was verschenen in het tijdschrift van de Russische Keizerlijke Academie van Wetenschappen en dat was geschreven door Sergej Nawaschin, hoogleraar botanie aan de universiteit van Kiew. Nawaschin had bij twee soorten liliaceën waargenomen dat de stuifmeelbuis die in de embryozak doordringt twee spermakernen bevat. De ene versmelt met een van de kernen van de embryozak (waarvan er doorgaans acht aanwezig zijn); zij vormen samen de kiemcel waaruit het nieuwe individu ontstaat. De andere versmelt met twee van de andere kernen van de embryozak (vanwege hun ligging 'poolkernen' genoemd). Daaruit ontstaat het triploïde endosperm dat het kiemplantje bij het begin van zijn ontwikkeling de noodzakelijke voedingsstoffen levert. Diezelfde maand ontving De Vries een overdruk uit de *Comptes Rendus* van de Franse Académie des Sciences: Louis Guignard, hoogleraar botanie aan de École de Pharmacie in Parijs, had in een lezing voor het geleerde genootschap gemeld precies dezelfde ontdekking als Nawaschin gedaan te hebben bij twee soorten van *Lilium*.²⁰⁹

Voor het 'wetenschappelijk bijblad' van de editie van 1 juli 1899 van het *Album der Natuur* gaf De Vries een korte impressie van de ontdekking. Wellicht had hij de aanstaande hybridisatie-conferentie in zijn hoofd, want in het artikelje stelde hij de vraag of 'in het kiemwit [endosperm] bij bastaarden ook bastaardeigenschappen kunnen gevonden worden (bijv. bij bastaarden van de suikermaïs)'.²¹⁰ Al jaren eerder had De Vries zelf vastgesteld dat een vrouwelijke maïsplant korrels kan ontwikkelen met de kleur en vorm van de korrels van de mannelijke plant waarmee zij is bestoven. In de zomer van 1876 had hij bij zijn onderzoek voor het Pruisische ministerie van Landbouw in zijn proeftuin in Halle kruisingen uitgevoerd tussen onder andere zwarte en witte maïs en zetmeelmaïs en suikermaïs (bij de laatstgenoemde variëteit zijn de korrels gevuld met suikers (vooral dextrine) waardoor deze uitdrogen en een gerimpeld oppervlakte krijgen; het verschil tussen beide variëteiten is derhalve duidelijk te zien). Enkele kolven had hij al die jaren bewaard en gebruikt als demonstra-





tiemateriaal op college.²¹¹ Sinds zijn komst naar Amsterdam had hij nog maar weinig met maïs gewerkt omdat de soort zich vanwege het klimaat niet altijd goed ontwikkelde. Maar juist in augustus 1898 had hij opnieuw een kruising uitgevoerd tussen suikermaïs (als moederplant) en zetmeelmaïs (als vaderplant) om nieuw demonstratiemateriaal te verkrijgen. De rijpe kolven droegen beide typen korrels omdat De Vries ook zelfbestuiving toegelaten had. Bij alleen kruisbestuiving zou de kolf louter zetmeelmaïskorrels bevat hebben en daarmee identiek zijn met een kolf van een zelfbestoven zetmeelmaïsplant. En het was nu juist zijn bedoeling geweest om het effect van kruisbestuiving te demonstreren. Om zijn suggestie dat het endosperm van de door kruisbestuiving ontstane zetmeelmaïskorrels een hybride natuur heeft te controleren, was het nodig te onderzoeken of ook de embryo's van de zetmeelmaïskorrels hybriden waren. Van een van de kolven zaaide hij daarom de twee soorten korrels in 1899 afzonderlijk uit en dit keer zag hij er nauwkeurig op toe dat de planten die opgroeiden niet door stuifmeel van de andere variëteit werden bestoven. De kolven van de planten die uit suikermaïskorrels opkwamen bleken alleen suikermaïskorrels te bevatten. De kolven van de planten die uit zetmeelmaïskorrels opkwamen bleken zowel suikermaïskorrels als zetmeelmaïskorrels te bevatten, en wel in de verhouding 1 : 3.

Dit resultaat was een prachtig, experimenteel verkregen bewijs voor de door Nawaschin en Guignard ontdekte 'dubbele bevruchting'. Om zijn vondst wereldkundig te maken deed De Vries een beroep op zijn collega Gaston Bonnier uit Parijs. In 1898 had Bonnier zijn hulp aangeboden voor het geval De Vries nieuwe bevindingen onder de aandacht van Franse botanici wilde

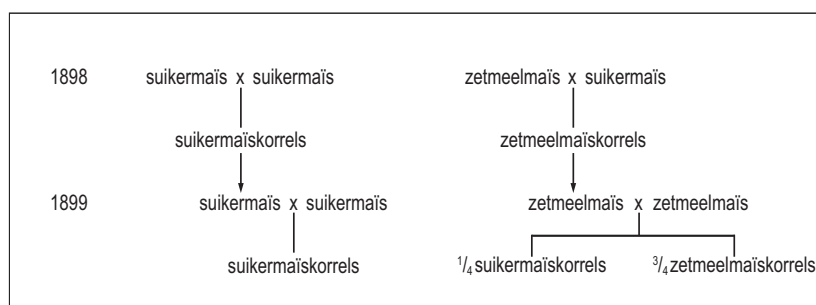
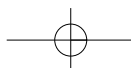


fig. 15: Kruising tussen *Zea mays* met suikerhoudende zaden met *Zea mays* met suikerhoudende zaden (links) en kruising tussen *Zea mays* met suikerhoudende zaden met *Zea mays* met zetmeelhoudende zaden (rechts).

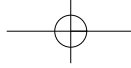


brenge. Hij kon een korte mededeling bezorgen tijdens een bijeenkomst van de Académie des Sciences (waarvan hij zelf lid was) of een artikel plaatsen in de *Revue Générale de Botanique* (waarvan hij zelf de hoofdredacteur was), zo had hij geschreven.²¹² De Vries had dat aanbod met beide handen aangegrepen: over zijn experimenten met monstrositeiten had hij Bonnier twee artikelen gestuurd: één kort, bedoeld om voor te lezen in een bijeenkomst van de Académie, en één lang, bedoeld voor publicatie in de *Revue*.²¹³ Diezelfde strategie volgde hij nu weer: een korte mededeling over het maïsexperiment presenteerde Bonnier in de vergadering van de Académie van 4 december 1899 (met maïskolven die De Vries hem had opgestuurd als demonstratiemateriaal)²¹⁴, een lang artikel erover verscheen in de aflevering van april 1900 van de *Revue*.²¹⁵

De betekenis van de 1 : 3-verhouding, die in beide artikelen wordt genoemd, is in analyses van de herontdekkingsgeschiedenis verschillend geïnterpreteerd. Enerzijds is gesteld dat de verhouding onomstotelijk bewijst dat De Vries de wetten van Mendel in december 1899 kende.²¹⁶ Anderzijds is gesteld dat de verhouding niet meer was dan een constatering; een verklaring voor de getallen geeft De Vries immers niet. De verhouding was in de voorgaande jaren al door enkele kwekers van maïs opgemerkt. Ingewijden zullen de getallen dan ook niet verbaasd hebben.²¹⁷

Opvallend is dat De Vries nadrukkelijk stelt dat hij noch bij de oogst in 1898 noch bij de oogst van 1899 'aucune graine intermédiaire, moitié sucrée, moitié amylicée' had aangetroffen. In zijn lezing in Engeland een half jaar eerder had hij bij *Lychnis* paarse bloemen beschouwd als de hybride vorm tussen wit en rood, en korte haren als de hybride vorm tussen behaard en onbehaard.

Van de in 1899 verkregen oogst bestemde De Vries drie maïskolven voor zijn collectie preparaten die hij voor onderzoek en onderwijs bijhield. 'Alle drie bastaardkolven met 25% suikerkorrels ter demonstratie der splitsingswet (1.2.1)', schreef hij in de index op zijn collectie. Wanneer hij dit schreef is uit de index niet op te maken.²¹⁸ Het kan zijn dat hij deze omschrijving pas maakte nadat hij van Mendels ontdekking kennis had genomen. Anderzijds gebruikte De Vries al in 1896 de term '1.2.1-wet', zoals bleek uit de aantekening over het experiment met *Veronica*. De opmerking over het doel van de kolven in de index komt opvallend genoeg overeen met wat De Vries in maart 1900 zou schrijven in een van de artikelen waarin hij zijn herontdekking van de wetten van Mendel bekendmaakt: de wetten zijn duidelijk te demonstreren met behulp van bloeiende planten, met vruchten en met de bladen van de (kiem)planten van enkele soorten, maar deze hebben allemaal een beperkte



levensduur. 'J'ai donc cherché un moyen de démonstration à la fois plus durable et plus facile de la loi de disjonction des hybrides et je me suis adressé dans ce but aux épis de maïs, sur lesquels on peut compter directement les graines des deux sortes, pourvu qu'elles aient des caractères antagonistes visibles à l'oeil nu'.²¹⁹ Dat zou betekenen dat hij de wetten al in het begin van 1898, bij de aanvang van de maïskruising, kende. Maar het lijkt erop dat hij pas na het lezen over de herontdekking van de dubbele bevruchting in april 1899 bedacht dat de dubbele bevruchting bij maïs ook tot hybride endosperm kan leiden. Bovendien beweerde hij in de mededeling over de dubbele bevruchting voor de Académie slechts dat hij met het toelaten van zelfbestuiving in 1898 de bedoeling had gehad 'à démontrer l'origine de ces épis'.

De bevruchting van het endosperm verloopt overigens anders dan die van een eicel: er versmelten immers niet twee maar drie haploïde kernen. Een maïsplant die een hybride is tussen suikermaïs en zetmeelmaïs vormt haploïde embryozak-kernen, hetzij (voor de helft) met de eigenschap 'zetmeel', hetzij (voor de andere helft) met de eigenschap 'suikervormend'. Bij twee (identieke) poolkernen voegt zich óf een kern met de eigenschap 'zetmeel' óf een kern met de eigenschap 'suikervormend'. Aangezien de eigenschap 'zetmeel' domineert, is het resultaat een 1 : 3-verhouding.

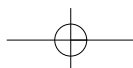
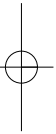
De ontdekking van Mendels artikel

Het verschijnsel dat de zaden of vruchten van een moederplant de eigenschappen overnemen van de plant waardoor zij is bestoven, zoals bij maïs, en dat de invloed van vreemd stuifmeel dus blijktbaar wel eens verder gaat dan alleen de bevruchting van de eicel, was al enkele jaren bekend. Wilhelm Focke, arts en botanicus uit Bremen, had voor deze aldus beïnvloede zaden en vruchten de verzamelnaam 'xeniën' bedacht.²²⁰ Carl Correns, privatdocent botanie aan de universiteit van Tübingen, was in 1894 begonnen met kruisingsexperimenten om het verschijnsel te onderzoeken maar vooral om de gerapporteerde gevallen te verifiëren. Er was nog weinig over xeniën bekend en er werd zelfs getwijfeld of het verschijnsel wel bestond. Correns werkte onder andere met liliaceën, erwten en maïs, en vond alleen bij de laatste soort het veronderstelde verschijnsel bevestigd, en dan alleen nog voor de kleur en de chemische samenstelling van het endosperm. Correns bedacht twee verklaringen. Ofwel de kern van het endosperm wordt net als de eicel bevrucht door een spermakern; 'ein Maiskorn, das durch Bestäubung mit einer anderen Rasse entstanden ist, enthielte also neben dem Bastard-Embryo noch ein Bastard-Endosperm'. Ofwel alleen de eicel werd bevrucht en er 'fände eine enzymatische Einwirkung von



Bastard-Embryo auf das Endosperm statt'. Lange tijd had hij vastgehouden aan de tweede verklaring, maar de ontdekking van de 'dubbele bevruchting' door Nawaschin en Guignard had hem van gedachte doen veranderen, zo liet hij weten in een artikel dat hij in december 1899 schreef (en dat omstreeks 25 januari 1900 gepubliceerd werd). 'Ich bin fest überzeugt, dass die histologische Untersuchung des Befruchtungsvorganges auch beim Mais eine Verschmelzung des zweiten generativen Zellkernes mit den Polkernen im Embryosack zeigen wird', aldus Correns. 'Damit ist dann die Xenienbildung beim Mais erklärt'. Bij xenien die buiten de embryozak zouden worden gevormd wilde Correns 'ein dickes Fragezeichen machen'. Sommige gerapporteerde xenien zouden volgens hem in werkelijkheid helemaal geen xenien zijn, zoals de blauwkleuring van de zaden van *Matthiola* (Violier) die door het ontstaan van blauwe proteïne-korrels zou ontstaan. 'Es ist im wesentlichen das gleiche Verhalten, wie bei der Bastardirung gelb- und grüsamiger Erbsen-Rassen, das schon Darwin und Mendel richtig deuteten', zo eindigt Correns zijn artikel.²²¹

Correns had het artikel van Mendel toen, volgens eigen zeggen vele jaren later, net enkele weken eerder ontdekt door een verwijzing in een boek van de eerdergenoemde Wilhelm Focke. Hij had het echter niet nodig geacht er een publicatie aan te wijden. Hij had bovendien eerst verder onderzoek willen doen om Mendels beweringen te controleren.²²² Er is verondersteld dat De Vries het artikel van Correns direct na verschijning in januari 1900 las, dat hij uit de verwijzing begreep dat Correns het werk van Mendel eveneens kende en dat hij dus snel moest zijn met de publicatie van de door hem gevonden wetmatigheden, wilde hij de prioriteit van de herontdekking van de wetten kunnen opeisen.²²³ Dat De Vries toen inderdaad het artikel van Mendel al kende is echter niet zeker. In het artikel 'Das Spaltungsgesetz der Bastarde', gepubliceerd in de aflevering van april 1900 van de *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* en ontvangen door de redactie op 14 maart, noemt hij Mendels artikel voor de eerste keer. 'Diese wichtige Abhandlung wird so selten citirt, dass ich sie selbst erst kennen lernte, nachdem ich die Mehrzahl meiner Versuche abgeschlossen und die im Text mitgetheilten Sätze daraus abgeleitet hatte', aldus een voetnoot.²²⁴ Wanneer dat is geweest is hieruit niet op te maken; het kan enkele jaren, maar ook enkele dagen vóór het schrijven van het artikel zijn geweest. In elk geval zou het geweest moeten zijn nadat De Vries er zelfstandig van overtuigd was geraakt dat de splitsingsverschijnselen die hij waarnam wetmatigheden zijn. Verschillende keren heeft hij beweerd dat het de kruising *Papaver somniferum* Mephisto x *Papaver somniferum* Danebrog was geweest die hem dat inzicht had opgeleverd.²²⁵



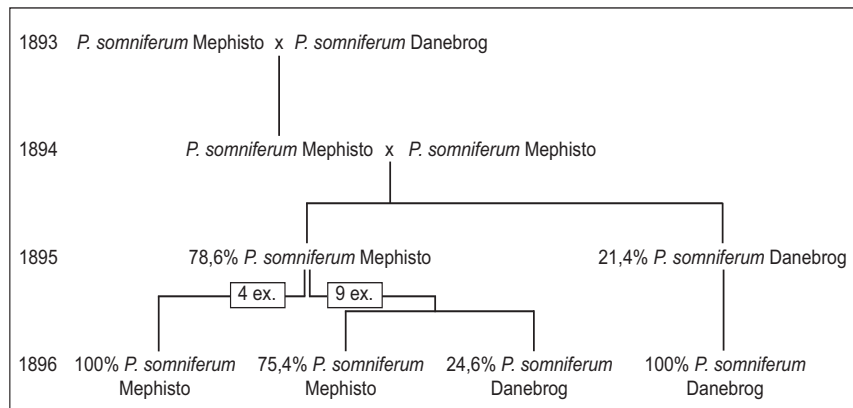
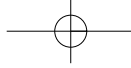


fig. 16: Kruising van *Papaver somniferum* Mephisto met *Papaver somniferum* Danebrog.

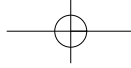
Deze kruising, uitgevoerd in 1893, leverde in 1894 69 hybriden op met het uiterlijk van Mephisto. Twee zelfbestoven hybriden gaven in 1895 samen 201 nakomelingen; hiervan hadden 158 het uiterlijk van Mephisto en 43 van Danebrog, een verhouding van 78,6 : 21,4%. Tien zelfbestoven Danebrogs gaven in 1896 1380 Danebrogs en twee Mephisto's; van dertien zelfbestoven Mephisto's gaven vier planten uitsluitend Mephisto's (472 exemplaren) en negen planten zowel Mephisto's als Danebrogs (in de verhouding 1095 : 358, dus 75,4 : 24,6%). Het resultaat van 1896 toonde aan dat in de verhouding 3 Mephisto's : 1 Danebrog van 1895 in werkelijkheid een verhouding 1 zuivere Mephisto : 2 hybride Mephisto's : 1 zuivere Danebrog verscholen zat, precies zoals De Vries diezelfde zomer ook vermoedde bij het eerder beschreven experiment met *Veronica*.²²⁶ Ook het experiment met *Papaver* is trouwens hiervoor al eens beschreven: het was namelijk het experiment waarbij De Vries met succes polycefalie van de variëteit Mephisto wist over te brengen op de variëteit Danebrog. Volgens de beschrijving van het experiment in *Die Mutations-theorie* was die nieuwe combinatie 'das Ziel meiner Cultur'. Probeerde De Vries met het experiment nu twee vliegen in één klap te slaan, of was het verdwijnen en verschijnen van de Danebrog-kleuren een onbedoeld nevenverschijnsel? Bij de beschrijving van het overdrachts-experiment in een artikel uit 1899 vermeldde hij wel de aard van de kleuren, maar niet de verhoudingen. Het gedrag van de bloemkleuren was hem dus in elk geval wel opgevallen.²²⁷

Toen de Amerikaans-Canadese botanicus H.F. Roberts in 1924 De Vries vroeg naar de ontdekking van de splitsingswetten presenteerde hij een geheel



andere versie van de geschiedenis: ‘In 1893, I crossed *Oenothera lamarckiana* with *O. lam. brevistylis*, and found their progeny to be uniform, and true to the specific parent in 1894, but splitting in the second generation 1895, giving 17-26 [%] individuals with the recessive character. ... Many other species were tried with the same result, and dihybrid crosses showed the laws of chance to be valid for them also’.²²⁸ Dat deze kruising inderdaad een belangrijke rol speelde bij de ontdekking suggereert de beschrijving ervan in *Die Mutationstheorie*: uit de uniforme generatie van 1894 ‘entstanden in der zweiten Generation [1895], den mir damals [-EZ] bekannten Regeln der Bastardspaltung entsprechend, etwa zu einem Viertel Individuen mit den Merkmalen der *O. brevistylis*’. De bedoeling van deze kruising was de variëteit kunstmatig te verkrijgen; *O. brevistylis* vormt bij zelf- en kruisbestuiving namelijk nauwelijks zaden. In 1889 had De Vries al eens in het veld verzameld stuifmeel van de variëteit op *O. lamarckiana* in de Hortus gebracht. ‘Daraus gingen aber nur Pflanzen mit normalen Blüten hervor. ... Ich gab dann die Cultur auf und gewann keine Samen, da ich den Versuch als misslungen betrachtete. Erst einige Jahre später wurde es mir klar, dass ich mich geirrt hatte, und somit wiederholte ich im Sommer 1893 die Kreuzung genau in denselben Weise’. De Vries had dus bij het uitvoeren van de kruising in 1889 verwacht dat de eigenschap van de vader al in de volgende generatie hybriden zichtbaar zou zijn. In 1892 of 1893 zou hij zich dan gerealiseerd hebben dat de eigenschap in de hybride onzichtbaar aanwezig was en zich in de volgende generatie weer kon vertonen, waarop hij de kruising herhaalde.²²⁹

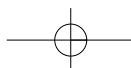
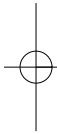
Is de versie over de kruising met *Oenothera* de juiste, dan zou De Vries op z’n vroegst in de zomer van 1895 Mendel gelezen hebben. Is de versie over de kruising met *Papaver* de juiste, dan zou hij Mendel op z’n vroegst in de zomer van 1896 gelezen hebben. Deze jaren komen ongeveer overeen met hetgeen De Vries in 1901 of 1902 schreef aan Liberty Hyde Bailey, hoogleraar tuinbouw aan Cornell University in Cornell (New York): ‘Many years ago you had the kindness to send me your article on “Cross breeding and hybridization” of 1892; and I hope it will interest you to know that it was by means of your bibliography therein that I learned some years later afterwards of the existence of Mendel’s papers, which are now coming to so high credit. Without your aid I fear I should not have found it at all’. Bailey had de lezing op 1 december 1891 gehouden voor de Massachusetts State Board of Agriculture in Boston. De tekst, met een ongeveer 450 titels bevattende bibliografie vanaf 1724, werd gepubliceerd in de editie van april 1892 van het maandblad *The Rural Library*.²³⁰ De Vries zal weinig moeite gehad hebben om Mendels artikel te vinden. De *Verhandlun-*

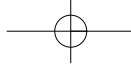


gen van de Naturforschender Verein uit Brünn waarin het was verschenen was aanwezig in de bibliotheek van de Akademie van Wetenschappen in Amsterdam, waar hij lid van was.²³¹ Bailey had zelf het artikel van Mendel niet gezien maar de titel overgenomen uit *Die Pflanzenmischlinge* (1881) van Focke.²³² Het boek van Focke was een systematisch geordend overzicht van alle hybriden die bekend waren, zowel gekweekt als uit de natuur. Het was een standaardwerk. De publicaties van Mendel noemde hij bij *Pisum*, *Phaseolus*, *Hieracium* en bij de theoretische behandeling van het verschijnsel kruisingen. De Vries kende het boek van Focke; hij verwees ernaar in *Intracellulare Pangenesis*.²³³

Maar net als bij de vraag welke kruising de sleutel tot de splitsingswetten leverde, heeft De Vries een tweede versie over de manier waarop hij Mendels artikel in handen kreeg verspreid. Theo Stomps, student biologie in Amsterdam van 1903 tot 1910 en vervolgens hoogleraar botanie in Amsterdam en daarmee collega van De Vries, vroeg zijn leermeester eens hoe hij op het werk van Mendel opmerkzaam was gemaakt. Op de tegenvraag van De Vries waarom hij dat wilde weten, antwoordde Stomps dat veel onderzoekers daar later nieuwsgierig naar zouden zijn. Hierop vertelde De Vries dat hij, net op het moment dat hij zijn ontdekking van de regelmatige splitsing van eigenschappen in het nageslacht van hybriden wilde publiceren, een overdruk van het artikel van Mendel opgestuurd kreeg door zijn vriend Beijerinck uit Delft. Stomps publiceerde dit verhaal voor de eerste maal in 1935 en heeft steeds met grote stelligheid beweerd dat dit de ware gang van zaken is geweest; de opmerking naar Bailey zou volgens hem ‘slechts een vriendelijkheid’ zijn geweest.²³⁴

Dit verhaal lijkt minstens een kern van waarheid te bevatten: Beijerinck bezat inderdaad een overdruk van Mendels artikel, wat een uitermate zeldzaam bezit was. Mendel had veertig overdrukken van zijn artikel gekregen, die hij zeker niet allemaal heeft verzonden. Er zijn op dit moment slechts acht exemplaren bekend.²³⁵ Gesteld dat de bekentenis van De Vries een verzinsel was, dan moet hij toch in elk geval geweten hebben dat Beijerinck het kleinood bezat; goed gokken was uitgesloten. Als Stomps het verhaal was gaan verifiëren had hij gemakkelijk door de mand kunnen vallen. Maar Stomps lijkt niet getwijfeld te hebben aan de woorden van de man die hij mateloos bewonderde. Dat blijkt uit de verdere geschiedenis van Beijerincks overdruk. Enige tijd na Beijerincks dood (op 1 januari 1931) vond zijn neef Willem Beijerinck, oprichter en directeur van het Biologisch Station in Wijster, de overdruk in het sterfhuis in ‘een donker stoffig hoekje’, zoals hij later schreef. Neef Beijerinck meende in de opschriften op het omslag het handschrift van Mendel te her-

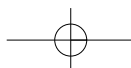
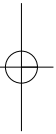


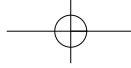


kennen en vroeg Beijerincks zuster Henriëtte, die met haar broer jarenlang had samengewoond en diens nalatenschap beheerde, of hij het overdrukje mocht hebben. Zij zag er de waarde niet van in en stemde toe. Arie Scheygrond, biologieleraar uit Gouda en actief op plantensociologisch gebied, ontdekte korte tijd later tijdens een bezoek aan neef Beijerinck de overdruk 'snuffelend langs zijn boekenkast' en lichtte Theo Stomps in. Die zag hierin, zoals hij later schreef, 'remarkable proof' van De Vries' woorden van destijds en vroeg of hij het exemplaar mocht hebben voor de bibliotheek van de Hortus Botanicus, wat Willem (na ruggespraak met zijn tante) goed vond. Zo kwam de overdruk in december 1935 in Amsterdam aan waar hij zich nu in de universiteitsbibliotheek bevindt.²³⁶

De twee versies hoe De Vries het artikel van Mendel leerde kennen sluiten elkaar niet uit.²³⁷ Het is denkbaar dat De Vries in 1895 of 1896 het artikel las nadat hij er door Bailey's bibliografie op was gestuit. Hij zal er dan zonder twijfel zijn eigen '1.2.1-wet' in herkend hebben, maar mogelijk getwijfeld hebben aan de algemene geldigheid ervan. Mendel had de splitsingsverhoudingen vastgesteld bij *Pisum* en zelf had hij ze vastgesteld bij, zoals hij in 1924 aan Roberts schreef, bij kruisingen tussen *Oenothera lamarckiana* en *O. brevistylis* en, getuige zijn aantekeningen, bij *Papaver* en *Aster*, maar, getuige diezelfde aantekeningen, had hij ze niet met zekerheid vastgesteld bij *Veronica*. Die onduidelijkheid of er werkelijk van een wetmatigheid sprake was zou ook de oorzaak kunnen zijn van De Vries' eerder gesignaleerde vermeende slordigheid tijdens de lezing in juli 1899 op de conferentie in Engeland: wellicht wilde hij daarmee inderdaad, zoals is gesuggereerd, aangeven dat de verhouding tussen behaarde en niet-behaarde exemplaren van *Lychnis* 3 : 1 had moeten zijn, maar dat het resultaat 2 : 1 was. Het experiment met maïs in 1899 bevestigde de 1.2.1-wet echter weer wel, net als enkele andere inmiddels uitgevoerde kruisingen. Wellicht was hij het artikel van Mendel toen inmiddels al weer vergeten; het gaf immers slechts de bevestiging van de verhoudingen bij één soort. Mogelijk ontving hij eind 1899 of begin 1900 de overdruk van Beijerinck en raakte hij, door de hernieuwde kennismaking met dit bewijsmateriaal, er toen van overtuigd dat de 1.2.1-splitsing wel degelijk de benaming 'wet' én een publieke bekendmaking verdiende.

Tegen de Amerikaanse *Oenothera*-onderzoeker Ralph Cleland vertelde De Vries tijdens een bezoek in 1928 dat het afwijkende gedrag van de andere mutanten dan *brevistylis* van *Oenothera* bij kruisingen (zie blz. 259-260) hem ervan had weerhouden de herontdekking eerder te publiceren: 'De Vries told me that his failure to publish his findings prior to 1900 was because he obtained

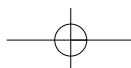
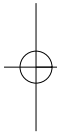


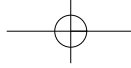


discordant results, *Oenothera* contrasting with the other plants he had studied. He was endeavoring to understand more fully the reason for this discrepancy before publishing', aldus Cleland later. En dat hij Mendels artikel pas in 1900 had leren kennen en dat die gebeurtenis hem tenslotte over de streep had getrokken: 'His discovery in 1900 of Mendel's paper, however, stimulated him to begin the presentation of his results'.²³⁸

Driemaal Mendel

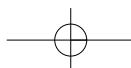
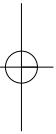
Over zijn ontdekking van de splitsing in het nageslacht van hybriden publiceerde De Vries in het voorjaar van 1900 maar liefst drie artikelen. Een betrekkelijk kort artikel schreef hij voor de *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*; de redactie ontving het op 14 maart 1900.²³⁹ Voor de twee andere artikelen maakte hij voor de derde keer in ruim één jaar tijd gebruik van het aanbod van zijn collega Bonnier. Voor de *Revue Générale de Botanique* schreef hij een lang artikel; het draagt de datum 19 maart 1900.²⁴⁰ Hij liet het vergezeld gaan van een uittreksel, bedoeld om voor te lezen in de eerstvolgende vergadering van de Académie des Sciences. Die vond plaats op 26 maart 1900. De voordracht voor de Académie verscheen spoedig na voorlezing in de *Comptes Rendus* van de Académie.²⁴¹ Het artikel in de *Berichte* kwam eind april bij de abonnees in de brievenbus. Door nalatigheid van een assistent van de redacteur werden De Vries' correcties op de drukproef niet uitgevoerd maar pas in het 'Schlussheft' van de jaargang rechtgezet.²⁴² Over de reden voor het grote aantal correcties is veel gespeculeerd. De Vries zou gemerkt hebben dat Correns (en/of Tschermak) ook van plan was naar het artikel van Mendel te verwijzen en dat hij dus niet, zoals hij bij het artikel in de *Comptes Rendus* had gedaan en ook nu weer van plan was, de naam van Mendel kon verzwijgen; de vele wijzigingen in de tekst om Mendel alsnog alle eer te geven zouden de zetter in verwarring hebben gebracht.²⁴³ Een andere suggestie is dat De Vries het artikel zou hebben geschreven onder de druk van droevige familieomstandigheden: op 4 maart was zijn vader overleden en als oudste zoon zal hij de begrafenis hebben moeten regelen.²⁴⁴ Of De Vries zou het geschreven hebben onder de druk van de wens de prioriteit voor de ontdekking in de wacht te willen slepen en dus in grote haast gewerkt hebben.²⁴⁵ Het artikel in de *Revue* verscheen pas in de zomer van 1900. Ook hierbij ging iets mis: in een voetnoot die De Vries in de drukproef toevoegde verwees hij naar het eerdere bericht in de *Comptes Rendus*, maar merkwaardig genoeg werd hierbij de titel gegeven van een andere mededeling van De Vries die op 9 juli was voorgelezen en over zijn ontdekking ging van nieuwe soorten bij *Oenothera*.

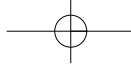




De drie ‘herontdekkingsartikelen’ geven een schat aan informatie. Wat De Vries vóór 1900 over zijn kruisingsonderzoek had gepubliceerd lijkt slechts het topje van de ijsberg geweest te zijn. De kruisingen *Lychnis vespertina* x *L. glabra* (1892), *Papaver somniferum* Mephisto x *P. somniferum* Danebrog (1893) en *Zea mais* zetmeelhoudend x *Z. mais* suikerhoudend (1898) worden opnieuw genoemd, de *Papaver*-kruising nu met de verhoudingsgetallen tussen beide variaties in de tweede generatie. Maar daarnaast noemt hij nog eens dertien kruisingen die hij heeft uitgevoerd, waaronder twee kruisingen waar twee eigenschappen bij betrokken waren, zogenaamde dihybride kruisingen waarbij hij de op grond van de waarschijnlijkheidsrekening te verwachten verhouding 9 : 3 : 3 : 1 heeft verkregen.²⁴⁶ Bovendien heeft hij hybriden gekruist met een van de oudertypen en daarbij de te verwachten verhouding 1 : 1 verkregen. En ten slotte heeft hij door kruising bij drie soorten weten aan te tonen dat de bloemkleur uit twee kleuren is opgebouwd.²⁴⁷

In de drie artikelen laat De Vries er geen enkel misverstand over bestaan in welk intellectuele kader zijn ontdekking van de splitsingsverschijnselen geplaatst moet worden: elk artikel begint met een verwijzing naar *Intracellulare Pangenesis*. ‘Nach der Pangenesis ist der ganze Charakter einer Pflanze aus bestimmten Einheiten aufgebaut’, zo begint het artikel in de *Berichte*. ‘Diese sogenannten Elemente der Art oder Elementarcharaktere denkt man sich an materielle Träger gebunden. Jedem Einzelcharakter entspricht eine besondere Form stofflicher Träger. Übergänge zwischen diesen Elementen giebt es ebenso wenig wie zwischen den Moleculen der Chemie. Dieses Prinzip bildet für mich seit vielen Jahren den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen’. Het traditionele denken is voor wat betreft de hybridisatieleer met de pangenesis volgens De Vries vervallen: het zijn niet de soorten, ondersoorten en variëteiten die worden gekruist, maar ‘Artmerkmale’. ‘Weichen die Eltern eines Bastards von einander nur in einem Punkte ab, oder zieht man nur eine oder einige wenige ihrer Differenzpunkte in Betracht, so sind sie in diesen Eigenschaften antagonistisch, in allen anderen gleich oder für die Berechnung gleichgültig’. Van de antagonistische eigenschappen vertoont de hybride er altijd maar één, zonder tussenvormen, wat volgens De Vries wel het beste bewijs is voor de stelling uit *Intracellulare Pangenesis* dat ‘solche Eigenschaften wohl abgegrenzte Einheiten sind’ (als eerder gezegd: in zijn lezing in Engeland meldde hij wél hybride tussenvormen). De bewering uit *Intracellulare Pangenesis* dat een eigenschap zichtbaar of (tijdelijk) onzichtbaar kan zijn wordt door de wetmatigheid eveneens bevestigd: ‘Von den beiden antagonistischen Eigenschaften nennt Mendel die im Bastard sichtbare die dominirende, die latente aber die recessive’. Ook in





de twee Franse herontdekkingsartikelen identificeert De Vries de zichtbare eigenschap met de dominerende en de onzichtbare met de recessieve.²⁴⁸ Zijn eigen woord 'actief' gebruikt hij niet, het woord 'latent' wel. Ten slotte krijgen ook Quetelet en Galton nog weer eens gelijk. Bij de vorming van voortplantingscellen gaan de beide eigenschappen uiteen, waarbij zij 'in der Mehrzahl der Fälle einfachen Gesetzen aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung' volgen. Ook bij zelfbestuiving van hybriden gaan de wetten van de waarschijnlijkheidsrekening op: zij combineren zich volgens de formule $(a+b)^2$ tot $a^2+2ab+b^2$.²⁴⁹

In het najaar van 1900 schreef De Vries nog een vierde artikel over kruisingen.²⁵⁰ In de voorgaande jaren had hij namelijk menigmaal opgemerkt dat de nakomelingen van hybriden zich niet splitsen of zich volgens andere regels dan de Mendelwetten splitsen. Hij vermoedde dat bij hybriden die de wetten van Mendel volgen de eigenschappen in gelijke porties over de voortplantingscellen worden verdeeld en dat dit in de andere gevallen niet gebeurt. In het door Mendel ontwikkelde model zijn de eigenschappen gelijkwaardig; De Vries noemt dergelijke kruisingen 'erbgleich'. De andere kruisingen noemt hij daarom 'erbungleich'. Deze zijn absoluut niet zeldzaam en moeten dan ook niet als uitzonderingen worden beschouwd. Sterker nog: 'Im Ganzen und Grossen glaube ich weit mehr erbungleiche als erbgleiche Kreuzungen ausgeführt zu haben'. Ter illustratie geeft hij een aantal kruisingen uitgevoerd met *Oenothera*, zowel tussen 'oude' soorten (*lamarckiana*, *biennis*, *muricata*) als tussen *lamarckiana* en de uit haar ontstane nieuwe vormen en tussen de nieuwe vormen onderling. Bij de eerste groep waren hybriden ontstaan met het uiterlijk van de vader die in de volgende generatie onveranderd waren gebleven. Bij de tweede groep waren in de eerste generatie na de kruising exemplaren ontstaan van *lamarckiana* en de nieuwe vorm, in zeer wisselende verhoudingen. En in de derde groep waren na de kruising exemplaren ontstaan van de twee gekruiste nieuwe soorten én *lamarckiana*, de soort waaruit zij waren ontstaan. Zoals zo vaak geeft De Vries geen verklaring. 'Es würde zu weit führen', is zijn argument. Het zouden dus deze resultaten zijn geweest die, aldus De Vries' tegen Cleland bijna dertig jaar later, de publicatie van de herontdekking van de wetten van Mendel hadden vertraagd.

Driemaal herontdekking

Op de ochtend van 21 april 1900 bekeek Carl Correns, privaattoecent botanie in Tübingen, zijn post. Er zat een artikeltje bij van zijn Amsterdamse collega Hugo de Vries: een overdruk uit de *Comptes Rendus* van de Académie des Scien-

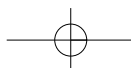
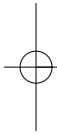
ces in Parijs met de tekst van de mededeling ‘Sur la loi de disjonction des hybrides’ die Gaston Bonnier in de vergadering van 26 maart had voorgelezen. Het sloeg in als een bom. Bij zijn kruisingsexperimenten met variëteiten van onder andere maïs en erwten voor zijn onderzoek naar xeniën was hem in het nageslacht van hybriden herhaaldelijk een verdeling van eigenschappen in de verhouding 3 : 1 opgevallen. Nog maar een half jaar eerder, zo vertelde hij later, had hij zich de oorzaak van het verschijnsel gerealiseerd: op een ochtend toen hij in bed liggend de resultaten van zijn experimenten overdacht. Een paar weken later zou hij het artikel van Mendel ontdekt hebben waarmee zijn vermoeden bevestigd werd. Mendel was voor hem overigens geen onbekende geweest: Correns was een leerling van Von Nägeli en had via hem van diens experimenten met *Hieracium* gehoord.²⁵¹ Correns zou volgens eigen zeggen het plan opgevat hebben zijn bevindingen te zijner tijd te publiceren. Met het artikelje van De Vries in handen concludeerde hij dat hij niet langer kon wachten. Ogenblikkelijk begon hij de resultaten van zijn onderzoek op papier te zetten. De volgende dag al was het artikel klaar en stuurde hij het naar de redactie van de *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*.²⁵²

Het is niet moeilijk in dit artikel Correns’ verontwaardiging te herkennen, verontwaardiging omdat de prioriteit van de ontdekking van de splitsingsregel zijn neus voorbij was gegaan, maar vooral verontwaardiging over het feit dat De Vries alle eer voor zichzelf leek op te eisen. De naam van Mendel werd door De Vries namelijk in de overdruk niet genoemd, terwijl uit het gebruik van Mendels terminologie het voor Correns duidelijk was dat De Vries het oude artikel ook kende. ‘Als ich das gesetzmässige Verhalten und die Erklärung dafür ... gefunden hatte, ist es mir gegangen, wie es De Vries offenbar jetzt geht: ich habe das alles für etwas Neues gehalten. Dann habe ich mich aber überzeugen müssen, dass der Abt Gregor Mendel in Brünn in den sechziger Jahren durch langjährige und sehr ausgedehnte Versuche mit Erbsen nicht nur zu demselben **Resultat** gekommen ist, wie De Vries und ich, sondern dass er auch genau dieselbe **Erklärung** gegeben hat’. En verderop: ‘Man kann das eine [Merkmal] das dominirende, das andere das recessive nennen, wie es seinerzeit Mendel that und durch einen merkwürdigen Zufall nun auch De Vries thut’. Een paar dagen nadat Correns aldus zijn verontwaardiging had geuit werd hij voor de tweede maal onaangenaam verrast: de vierde aflevering dat jaar van de *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, die hij als lid ontving, bevatte een artikel van De Vries over de regelmatige splitsing van eigenschappen in het nageslacht van hybriden. Dit artikel was langer dan dat in de *Comptes Rendus* en bevatte wél een verwijzing naar Mendels artikel. Het was volgens vermelding op 14 maart 1900 door de redactie ontvangen, dus



twaaalf dagen vóór Bonniers lezing. Correns zag zich nu gedwongen gas terug te nemen: in een 'Nachschrift bei der Correctur' (gedateerd 16 mei) meldde hij het bestaan van De Vries' *Berichte*-artikel en de vermelding daarin van Mendel. Maar hij kon toch niet nalaten nog eens te benadrukken dat diens naam en artikel 'in den "Comptes Rendus" mit keinem Wort erwähnt sind'.²⁵³

Ook de landbouwkundige en botanicus Erich Tschermak in Esslingen (na bij Wenen) ontving in april 1900 van De Vries een overdruk uit de *Comptes Rendus*, en ook hij werd er onaangenaam door verrast. Tschermak was in 1895 gepromoveerd aan de universiteit van Halle en had daarna enkele jaren gewerkt als vrijwilliger bij kwekerijen in Duitsland, België, Engeland en Frankrijk. In het voorjaar van 1898 was hij, naast zijn werk bij een kwekerij in de buurt van Gent, begonnen met een onderzoek naar de verschillen in vruchtontwikkeling bij zelfbestuiving en kruisbestuiving. De eerder genoemde Jules Mac Leod, hoogleraar in Gent, had hem voor de benodigde proeven ruimte in de onder zijn beheer staande botanische tuin aangeboden. Tschermak had aanvankelijk gewerkt met *Cheiranthus cheiri* (Muurbloem), maar was spoedig overgestapt op erwten; hij had maar kort de tijd en erwten groeien en bloeien snel. Vanuit Gent bracht Tschermak (mogelijk op aanraden van Mac Leod) een bezoek aan De Vries in Amsterdam die hem in zijn proeftuin rondleidde. De Vries raakte blijkbaar meteen gesteld op de jongeman, want hij zette hem op zijn verzendlijst van publicaties. In het voorjaar van 1899, inmiddels aan het werk op een landgoed van de keizerlijke familie in Esslingen, zette Tschermak zijn experimenten voort. Het viel hem op dat zijn kruisingen tussen planten die waren ontstaan uit gele peulen enerzijds en groene peulen anderzijds en uit gladde zaden enerzijds en rimpelige zaden anderzijds, uitgevoerd in het voorgaande jaar, alleen gele peulen en gladde zaden hadden opgeleverd. De hybriden onderling gekruist gaven nakomelingen met beide kenmerken, in de verhouding van ongeveer 3 : 1. Kruisingen van hybriden met een van de ouderlijke vormen gaven de verhouding 1 : 1. Intussen was Tschermak een assistentschap beloofd aan de Hochschule für Bodenkultur in Wenen. Als onderwerp voor zijn *Habilitationschrift* koos hij voor een beschrijving van zijn kruisingsonderzoek, toegespitst op xeniën. Bij het bestuderen van de literatuur in de laatste maanden van 1899 zou hij Mendels artikel ontdekt hebben. Op 17 januari 1900 leverde Tschermak het manuscript van zijn *Habilitationschrift* in bij de rectoren van de Hochschule, met daarin de vermelding van de verhoudingsgetallen en een verwijzing naar Mendel. In zijn verwachting de prioriteit van de herontdekking van de verhoudingsgetallen te hebben werd Tschermak in de volgende maanden tot driemaal toe teleurgesteld: begin april door het artikeltje dat hij van De



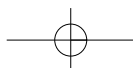
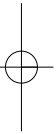


Vries ontving, eind april door het artikel van De Vries in de *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* en eind mei door het artikel van Correns in hetzelfde tijdschrift. Hij deed zijn uiterste best nog iets van zijn aanspraak te redden: hij vroeg de rectoren van de Hochschule zijn *Habilitationsschrift* spoedig te beoordelen en vond de redactie van het *Zeitschrift für das Landwirthschaftliche Versuchswesen in Österreich* bereid het te publiceren. Dat ging hem allemaal echter niet snel genoeg en dus stuurde hij een korte samenvatting ervan naar de redactie van de *Berichte*, die het schrijven op 2 juni ontving en in het juninummer publiceerde.²⁵⁴

Over Tschermaks claim de wetten van Mendel onafhankelijk herontdekt te hebben zijn reeds lang geleden twijfels ontstaan. Zijn publicaties wekken de indruk dat hij de verhoudingsgetallen pas herkende nadat hij Mendels artikel had gelezen, maar dat hij desondanks essentiële punten als dominantie en recessiviteit, de onafhankelijkheid van erfelijke eigenschappen en het ontstaan van combinaties van eigenschappen volgens de wetten van de kansberekening niet werkelijk begreep, zelfs niet na het lezen van de artikelen van De Vries en Correns.²⁵⁵ Ook Correns heeft mogelijk pas de ratio's in zijn kruisingsresultaten herkend nadat hij Mendel had gelezen, in plaats van andersom zoals hij zich later herinnerde.²⁵⁶ Getuige een aantekening in een van zijn notitieboekjes kende hij Mendels artikel al in april 1896. Wellicht was hij het vervolgens vergeten en kwam de inhoud op een ochtend weer terug in zijn gedachten.²⁵⁷ Anderzijds wordt Correns van de drie herontdekkers wel gezien als degene die Mendels artikel het best begreep, ja zelfs verder dan Mendel dacht. Daarmee zou hij beschouwd mogen worden als de grondlegger van de mendelse genetica.²⁵⁸

Een nieuw boek

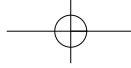
In het najaar van 1899 vond De Vries dat de tijd daar was om *Intracellulare Pangenesis* een vervolg te geven.²⁵⁹ Precies elf jaar eerder had hij het manuscript voor het boekje afgerond en naar de uitgever verstuurd. Voor de destijds verdedigde stelling dat afzonderlijke erfelijke eigenschappen zelfstandige en mengbare eenheden zijn, had hij inmiddels een enorme hoeveelheid bewijsmateriaal bijeengebracht: afzonderlijke eigenschappen kunnen van de ene naar de andere soort worden verplaatst (zoals gebleken was uit de kruisingsexperimenten); zij variëren los van andere eigenschappen binnen strikte grenzen (zoals de verschillende typen curven hadden laten zien); zij kunnen ogenschijnlijk verschijnen en verdwijnen, maar in werkelijkheid worden zij van generatie op generatie in verschillende intensiteiten doorgegeven (wat ook uit de kruisingen





was gebleken); én zij kunnen werkelijk als nieuwigheden spontaan ontstaan (zoals bij de verschillende variëteiten en monstrositeiten en bij de teunisbloem). De Vries wilde het nieuwe boek, net als *Intracellulare Pangenesis*, uit twee delen laten bestaan: één deel over nieuwe eigenschappen en één deel over kruisingen, corresponderend met de twee methoden van experimenteel onderzoek die hij destijds had geopperd en sindsdien had gevolgd. Met een variant op de titel van het vorige boek moest duidelijk worden dat dit door proeven verkregen, nieuw bewijsmateriaal voor de oude theorie bevat: 'Experimentele pangenesis'.²⁶⁰ Maar het onderzoek van het voorgaande decennium had niet alleen bewijzen voor de pangenesis maar ook voor het saltationisme opgeleverd. De nieuwe variëteiten en monstrositeiten en de nieuwe vormen van de teunisbloem waren namelijk sprongsgewijs ontstaan. Die ontdekkingen waren in de ogen van De Vries zó spectaculair dat hij er meer mee wilde doen dan ze louter presenteren als bewijsmateriaal voor de pangenesis. Eigenlijk wilde hij er wel het hoofdthema van het boek van maken, zoals opgemaakt kan worden uit een briefkaart die hij in november 1899 aan Moll schreef. Moll zou over een paar dagen naar Amsterdam komen voor de maandelijks vergadering van de Akademie van Wetenschappen en zoals vaak nodigde De Vries hem uit om na afloop te komen eten en te blijven overnachten: 'Gaarne vernam ik ook uw opinie over een boek waaraan ik bezig ben, tegen de selectieleer'.²⁶¹

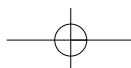
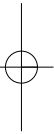
Moll reageerde positief. Wellicht denkend aan het geringe succes dat *Intracellulare Pangenesis* had gehad, gaf hij als advies: 'Maak het niet te kort'. De Vries nam die raad ter harte en wijdde zich de volgende twee maanden enthousiast aan het schrijven. De zaak liep echter al snel uit de hand: 'Maar nu is het ongeveer 350 bladzijden van mijn schrift geworden', schreef hij Moll in januari 1900. 'Het is veel te lang om het u voor te lezen, maar toch zou ik er zeer op gesteld zijn, dat ge het wildet lezen, en met uw aanmerkingen voorzien'.²⁶² Moll deed wat van hem gevraagd werd. Van zijn commentaar is slechts één punt bekend: hij adviseerde De Vries dringend de pangenesis uit zijn verhaal te schrappen. Die protesteerde heftig, en dat valt te begrijpen. *Intracellulare Pangenesis* was een theoretische uiteenzetting geweest zonder experimenteel verkregen bewijs. Het nieuwe boek zou nu een hoeveelheid experimenteel verkregen bewijs zonder theorie worden. En het verband met zijn eerdere boek en het werk van Darwin zou nu niemand opvallen. Niettemin deed De Vries wat Moll voorstelde: 'Ge zult thans, denk ik, geen spoor van de pangenesis meer terugvinden', schreef hij hem eind maart, nadat hij de tekst herschreven had.²⁶³ Maar het schrappen van de pangenesis was een groot offer geweest: 'Dat ging mij toen zeer aan mijn hart, omdat toch feitelijk de pangenesis het doel

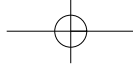


van mijn werken is', schreef hij Moll enkele jaren later toen het hele boek klaar was. 'Maar thans moet ik erkennen dat ge volkomen gelijk gehad hebt, en dat het een geluk is dat ik het zoo heb veranderd. ... Want van bijna overal krijg ik blijken van sympathie en medewerking. En ik geef thans toe dat de pangene-
sis daarin dus volkomen onnoodig was, en dus ook geen goed, maar alleen kwaad had kunnen doen, Daarenboven hebben allerlei personen die niet tegen de pangene-
sis vooringenomen zijn zeer goed het verband ingezien zoodat het dus voor hen niet nodig was dit voorop te stellen'.²⁶⁴

Het manuscript dat De Vries Moll had laten lezen is niet bewaard gebleven. Het is daardoor niet mogelijk om door vergelijking met de tekst die uiteindelijk werd gedrukt te zeggen hoe hij de opzet van zijn betoog veranderde. Maar als hij oorspronkelijk een 'experimentele pangene-
sis' had geschreven, dan heeft hij die rigoureu-
s omgevormd tot een 'experimenteel saltationisme'. Niet erfelijkheid maar evolutie is het onderwerp van de eerste 'Abschnitt' van het boek, niet de overdracht van eigenschappen via onzichtbare deeltjes maar het mechanisme waardoor nieuwe, zichtbare eigenschappen ontstaan.²⁶⁵ Het eerste woord zet al direct de toon: 'Darwin'. Die had volgens De Vries in zijn *Origin of species* twee mechanismen voor soortvorming onderscheiden: het plotseling ontstaan van nieuwe eigenschappen, de zogenoemde 'single variations', en het geleidelijk ontstaan daarvan door de langdurige selectie van kleine variaties. Wie goed Darwins boeken en diens uitgegeven brieven zou lezen, zou zien dat Darwin 'den "single variations" ein sehr grosses und oft ein überwiegendes, vielleicht sogar ausschliessliches Gewicht beilegte'. Onder druk van zijn critici was Darwin echter steeds meer nadruk zijn gaan leggen op de geleidelijke soortvorming en was hij de 'single variations' als minder belangrijk gaan beschouwen. Vooral Darwins medeontdekker van het mechanisme van de natuurlijke selectie, Alfred Russel Wallace, was er volgens De Vries verantwoordelijk voor geweest dat Darwins volgelingen de geleidelijke soortvorming als het enige geldige mechanisme waren gaan beschouwen. De 'neo-darwinisten' volgden volgens hem dan ook in feite Wallace's selectieleer en niet Darwins selectieleer.

Experimenteel onderzoek naar soortvorming was in de tijd van Darwin en Wallace nog vrijwel onbekend en daarom hadden zij voor bewijsmateriaal geput uit de resultaten van de land- en tuinbouw. Maar volgens De Vries vormen die een onbetrouwbare bron. Boeren en tuinders hebben zelden belangstelling voor wetenschappelijke problemen, en een wetenschappelijke manier van werken is hen doorgaans vreemd, zo had hij zelf bij herhaling geconstateerd. Kleine variaties, grote afwijkingen, vrije en kunstmatige bestui-





ving, bemesting, alle mogelijke methoden worden door hen gebruikt om hun producten te verbeteren en vaak ook tegelijkertijd. Aangezien het wetenschappelijk onderzoek nog steeds onvoldoende materiaal had opgeleverd moet de onderzoeker zich nog steeds veelal bedienen van voorbeelden uit de praktijk. Maar die moeten dus met een kritische blik worden bekeken, en dat is wat De Vries naar eigen zeggen in deze eerste Abschnitt doet.

Alvorens daartoe over te gaan geeft hij een historisch overzicht van het denken over variatie en evolutie (ook Darwin was zijn *Origin of species* daarmee begonnen). Achtereenvolgens bespreekt hij Linnaeus met zijn opvatting dat soorten onveranderlijk zijn omdat de natuur geen sprongen maakt ('natura non facit saltum') en dat de botanicus zich verre moet houden van afwijkende exemplaren ('varietates levissimas non curat botanicus'); zijn dogmatische volgelingen die zelfs de variëteiten die de grote meester had onderscheiden tot soorten hadden gepromoveerd; de groep Franse botanici uit het midden van de negentiende eeuw die juist veel aandacht had besteed aan de 'varietates levissimas' en die de linneaanse soorten had opgedeeld in 'elementaire soorten' of 'kleine soorten', maar hoewel bekend met variabiliteit en lokale rassen overtuigd was geweest van hun onveranderlijkheid; Darwin die in zijn *Origin* had gepleit voor de veranderlijkheid van soorten en die het mechanisme van de natuurlijke selectie van variaties, zowel fluctuerend als plotseling ontstaan, had geïntroduceerd; Wallace die het keuzemateriaal van de natuurlijke selectie had beperkt tot de fluctuerende variabiliteit en de plotseling ontstane variaties onbelangrijk had geacht; Quetelet en Galton die met grafieken de frequentie en de grenzen van de fluctuerende variabiliteit hadden gedemonstreerd en daarmee hadden laten zien dat sprongsgewijze veranderingen van een geheel andere orde zijn; en ten slotte Galton, Dollo, Bateson, Korschinsky en vele anderen die in de jaren tachtig en negentig op vaak experimentele wijze aannemelijk hadden gemaakt dat niet de fluctuerende variabiliteit maar sprongsgewijze veranderingen het materiaal voor de evolutie moeten vormen omdat de eerste begrens is en de tweede de grenzen doorbreekt.

De verandering van soorten, geleidelijk of plotseling, was in het begin van de negentiende eeuw 'transmutatie' genoemd. Ook Darwin had dit woord gebruikt in zijn *Origin of species*, zijn pleidooi tegen 'the immutability of species'. Zijn Franse tijdgenoten die het idee van de elementaire soorten verdedigden hadden het plotseling verschijnen van een nieuwe soort 'mutation' genoemd. De Vries blaast in zijn overzicht dit, door het op de voorgrond stellen van de geleidelijke evolutie in onbruik geraakte woordgebruik, nieuw leven in. Het ontstaan en verdwijnen van een nieuwe eigenschap noemt hij een 'mutatie',

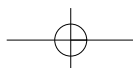
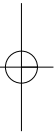




de sprongsgewijze variabiliteit noemt hij ‘mutabiliteit’ en het gehele pakket van mutaties en mutabiliteit geeft hij de naam ‘mutatietheorie’. Het was dit overkoepelende begrip dat hij, bij nader inzien, had gekozen als de titel van zijn nieuwe boek (dat hij, uiteraard, in het Duits schreef): *Die Mutationstheorie*.

Na dit historische overzicht geeft De Vries een lange reeks voorbeelden van nieuwe vormen en rassen waarvan het ontstaan, hetzij door selectie hetzij door plotselinge veranderingen, uit land- en tuinbouwbronnen historisch bekend is. De voorbeelden worden inderdaad, zoals beloofd, kritisch bekeken, maar hun veroordeling staat vanaf het begin al vast: het hoofdstuk waarin ze bespreekt draagt de veelzeggende titel ‘Selection führt nicht zur Entstehung von Artmerkmalen’. Nog sterker dan enkele pagina’s eerder benadrukt De Vries dat Darwin er oorspronkelijk ook zo over dacht: ‘Nach Darwins Meinung, obgleich er diese vielleicht nie ganz scharf formulirt hat, sind es die zufälligen “single variations” durch welche die stetige Ausbildung des Formenreichthums der Organismen zu Stande gekommen ist. Die natürliche Auslese häuft somit im Laufe der Zeiten solche kleine Sprünge, wenn sie nützlich sind, an und dieses bildet das wichtigste Element in der Production neuer Formen’. De Vries’ conclusie is dat de nieuwe vormen die de afgelopen eeuwen in de tuinbouw zijn ontstaan het gevolg zijn van bewuste en toevallige kruisingen en, incidenteel, mutaties, waarbij selectie uiteindelijk tot het overblijven van een elementaire soort (als onderdeel van de aanvankelijke, gemengde linneaanse soort) heeft geleid. Ook de nieuwe vormen die in de landbouw zijn ontstaan zijn elementaire soorten, maar vooral rassen; elke generatie opnieuw is namelijk selectie noodzakelijk om regressie te voorkomen.

Ter verdere ondersteuning van zijn mening bespreekt De Vries vervolgens ‘Einige Streitfragen aus der Selectionslehre’, waaronder de erfelijkheid van verworven eigenschappen, nuttige aanpassingen en de ongelijkheid tussen mensen. Ook bij pogingen om inzicht te krijgen in deze problemen is het volgens hem veel vruchtbaarder duidelijk onderscheid te maken tussen sprongsgewijze en geleidelijke evolutie dan alleen van de laatste uit te gaan. In het hoofdstuk ‘Die Entstehung der Arten durch Mutation’ bespreekt hij dan allerlei voorbeelden van nieuwe vormen die plotseling zijn ontstaan, zonder selectie, en die net als soorten ook geen selectie behoeven om hun eigenschappen te behouden. Ten slotte vat hij zijn ideeën over soorten en soortvorming in zes punten nog eens kort samen. Kernpunten zijn dat onderscheid gemaakt moet worden tussen linneaanse soorten en kleine soorten, zoals de Franse botanici hadden gesteld, en dat onderscheid gemaakt moet worden tussen variabiliteit (fluctuerende variabiliteit) en mutabiliteit (soortenvor-





mende variabiliteit), zoals Darwin destijds had gedaan. Daaruit volgt dat Darwins strijd om het bestaan, ‘the survival of the fittest’, zoals Herbert Spencer die had gedoopt, op een geheel andere manier moet worden gezien. De strijd speelt zich af op twee niveaus: binnen elementaire soorten en tussen elementaire soorten onderling. Bij de eerste ontstaan lokale, aan de omgeving aangepaste rassen. Bij de tweede wordt beslist welke elementaire soort overleeft en welke te gronde gaat. Nieuwe soorten ontstaan in beide gevallen niet. De lokale rassen zullen opnieuw van vorm veranderen als de omstandigheden veranderen (zij kunnen dan zelfs tot de oorspronkelijke vorm terugkeren) of, wanneer binnen de grenzen van de variabiliteit geen ruimte is voor een aanpassing aan de nieuwe omstandigheden, verdwijnen. De strijd tussen elementaire soorten onderling gaat tussen reeds aanwezige deelnemers en creëert alleen winnaars en verliezers, geen nieuwe deelnemers. Immers: ‘Um mit einander in Wettstreit treten zu können, müssen die Arten erst da sein’. Dit aanwezig zijn kunnen zij aan niets anders te danken hebben dan aan een spontaan, sprongsgewijs ontstaan. ‘Kurz gesagt behauptete ich somit auf Grund der Mutationstheorie dass Arten durch den Kampf um’s Dasein und durch die natürliche Auslese nicht entstehen, sondern vergehen’.

Mutatie in plaats van pangensis

Aan Molls advies de pangensis niet te noemen had De Vries zich bij het herschrijven van deze eerste Abschnitt goed gehouden. Het woord komt slechts één keer voor, wanneer De Vries wijst op Darwins pangensis en niet op zijn eigen variant. Maar in tegenstelling tot wat hij aan Moll had geschreven zijn er toch wel allerlei sporen van de pangensis in de tekst te vinden. De Vries wijst zijn lezers erop dat het bij evolutie ‘eigentlich gar nicht um die Entstehung von Arten, sondern um die Ausbildung von Artmerkmalen handelt’, dat die ‘Artmerkmale’ (die hij ook wel aanduidt als ‘die Elemente der Art’ en ‘die Einheiten’) bij kruisingen kunnen mengen, dat ze latent kunnen worden en zelfs geheel kunnen verdwijnen, en dat ze tussen strikte grenzen variëren. De voetnoten bevatten bovendien vele verwijzingen naar *Intracellulare Pangensis*. Wie dat boekje had gelezen zal inderdaad weinig moeite gehad hebben de pangensis te herkennen, zoals De Vries later aan Moll zou schrijven. De Vries houdt zich angstvallig op de vlakte: ‘Was Artmerkmale sind, wissen wir kaum’, stelt hij. Zeker is wel dat het ontstaan ervan een fysiologisch proces is, maar hoe dit in zijn werk gaat was volgens hem nog geheel onduidelijk; het wachten is op een ‘experimentelle Physiologie der Entstehung der Arten’. Het plotseling verschijnen en verdwijnen van een eigenschap presenteert De Vries



eenvoudig als een gegeven. Het woord mutatie krijgt niet haar fysiologische, pangenetische inhoud die hij ruim tien jaar eerder al had geformuleerd. Eigenlijk houdt De Vries zich niet op de vlakte, maar van de domme, daartoe gedwongen door het advies van Moll.

Concreter is De Vries in de inleiding. Hij begint die met een krachtig geformuleerde definitie van het begrip mutatietheorie:

Als Mutationstheorie bezeichne ich den Satz, dass die Eigenschaften der Organismen aus scharf von einander unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind. Diese Einheiten können zu Gruppen verbunden sein, und in verwandten Arten kehren dieselben Einheiten und Gruppen wieder. Uebergänge, wie sie uns die äusseren Formen der Pflanzen und Thiere so zahlreich darbieten, giebt es aber zwischen diesen Einheiten ebensowenig, wie zwischen die Molecülen der Chemie.

Het is een merkwaardige definitie: niet het veranderen of ontstaan van afzonderlijke eigenschappen, maar het bestaan van afzonderlijke eigenschappen is wat onder de mutatietheorie moet worden verstaan. Ze zou beter van toepassing zijn op de pangenesis. In *Intracellulare Pangenesis* had De Vries namelijk geschreven:

Pangenesis nenne ich ... dass die einzelnen erblichen Anlagen in der lebenden Substanz der Zellen an einzelne stoffliche Träger gebunden sind. Diese Träger nenne ich Pangene; jede erbliche Eigenschaft, sie mag bei noch so zahlreichen Spezies zurückgefunden werden, hat ihre besondere Art van Pangenem.²⁶⁶

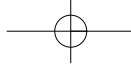
Het lijkt erop dat De Vries een compromis had gevonden tussen zijn eigen bedoeling en Molls advies. De fysiologische 'Pangenem' had hij vervangen door morfologische 'Einheiten', 'pangenesis' door het nieuwe begrip 'mutatietheorie'. Een 'mutatie' was hierdoor van een fysiologisch veranderd in een morfologisch verschijnsel.²⁶⁷

Het principe dat in de definitie van 'mutatietheorie' wordt verwoord leidt volgens De Vries tot twee conclusies. Ten eerste dat 'die Arten nicht fliessend, sondern stufenweise aus einander hervorgegangen sind' en ten tweede dat 'nicht die Arten, sondern die einfachen Artmerkmale, die sogenannten Elemente der Art, die Einheiten sind um die es sich bei den Bastardirungen handelt'. Ook hier sprak hij in feite de taal van *Intracellulare Pangenesis*. Daarin had hij enerzijds geschreven dat 'die "artenbildende" Variabilität darauf zurückgeführt [muss] werden, dass die Pangene bei ihrer Theilung zwar in der Regel



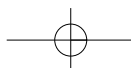
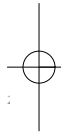
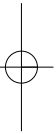
zwei dem ursprünglichen gleiche neue Pangene hervorbringen, dass aber ausnahmsweise diese neuen Pangene ungleich ausfallen können'. En anderzijds dat 'in den Nachkommen der Bastarde eine fast unendliche Abwechslung zu beobachten zu sein pflegt, welche wesentlich auf einer in mannigfach verschiedener Weise stattfindenden Vermischung der väterlichen und der mütterlichen Merkmale beruht'.²⁶⁸ Het begrip 'artenbildende Variabilität' dient volgens De Vries vervangen te worden door het woord 'Mutabilität'; 'die von ihr bedingten Veränderungen' zijn 'Mutationen'. Daarin zijn 'progressive mutaties' en 'retrogressive mutaties' te onderscheiden. 'Die ersteren umfassen die Entstehung neuer Eigenschaften, die letzteren beziehen sich auf den Verlust bereits vorhandener'. De eerste zijn verantwoordelijk voor het ontstaan van nieuwe soorten, de tweede voor de talloze afwijkingen binnen een soort. Opnieuw weerklinkt hier *Intracellulare Pangenesis* waarin De Vries had geschreven dat door afwijkingen bij de deling van bestaande pangenen nieuwe pangenen kunnen ontstaan en dat eigenschappen kunnen verdwijnen wanneer het verantwoordelijke pangeen in aantal sterk terugloopt. Opnieuw worden oude begrippen dus vervangen door nieuwe woorden en blijven de achterliggende fysiologische processen onbenoemd. Mutaties 'sind Vorgänge, über deren Natur wir noch sehr wenig wissen', aldus De Vries.

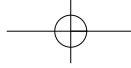
De Vries had geen haast met zijn nieuwe boek: 'Aan de tweede aflevering denk ik pas in september aanstaande te beginnen', schreef hij Moll in januari 1900.²⁶⁹ Maar de plotselinge belangstelling van een uitgever een maand later bracht het schrijven in een stroomversnelling. 'Gisteren ontving ik een aanbod van de firma Veit & Comp. te Leipzig, geheel onverwacht, die voor mijn boek 100 mark per vel druks aanbiedt!', schreef hij aan Moll op 17 februari. Het lijkt erop dat De Vries vermoedde dat zijn vriend meer van dit aanbod afwist: 'Kent ge die firma soms, en kunt ge mij eenigzins omtrent haar inlichten; mij was zelfs de naam onbekend'.²⁷⁰ Veit zag wel brood in het boek, maar meende dat er wel iets aan gedaan moest worden om de aantrekkelijkheid ervan te verhogen: er moesten ook illustraties in de tekst komen ('die wenschen zij bepaald') en de ondertitel moest populairder ('Veit en Comp. wenschen een wijziging van den titel daar *Experimentelle Studien* hun te exclusief is; zij stellen voor *Versuche und Beobachtungen über Vererbung im Pflanzenreich* of iets dergelijks'). De Vries kon met de uitgever snel tot zaken komen: een maand na het aanbod had hij het contract in huis ('Vóór ik het teeken zou ik het gaarne nog eens met je bespreken', schreef hij Moll).²⁷¹ Volgens het contract zou *Die Mutationstheorie* uit twee delen van elk drie afleveringen bestaan, moest het hele manuscript vóór 31 december 1902 gereed zijn en zou het in een oplage van twee-



duizend exemplaren worden gedrukt.²⁷² De publicatie van de eerste aflevering werd gepland voor het najaar van 1900. Begin juli zond De Vries het manuscript daarvoor naar de uitgever²⁷³ en startte het moeizame werk van het corrigeren van de drukproeven, elke week één of twee katernen van zestien pagina's.²⁷⁴ Omdat de eerste Abschnitt korter was dan de twaalf katernen van de eerste aflevering en omdat De Vries zijn ontdekkingen bij de teunisbloem niet langer wilde uitstellen,²⁷⁵ stuurde hij ook al het begin van de tweede Abschnitt: 'Die Entstehung von elementaren Arten in der Gattung *Oenothera*'. Bij de bewijzen voor de sprongsgewijze evolutie die hij had gegeven had hij de teunisbloem nog helemaal niet genoemd.

Waarschijnlijk om de lezers nieuwsgierig te maken naar de volgende vijf afleveringen vroeg de uitgever alvast om een voorwoord voor het hele werk; dat zou dan gedrukt worden aan de binnenzijde van de papieren omslag van de eerste aflevering.²⁷⁶ Het werd een herhaling van de inleiding. Met veel sprongsgewijze evolutie: 'Aufgabe des vorliegenden Werkes ist es ... zu zeigen, dass Arten stossweise entstehen, und dass die einzelnen Stösse Vorgänge sind, welche sich ebenso gut beobachten lassen, wie jeder andere physiologische Process'. En een klein beetje pangeneses: 'Der Gegensatz zwischen ... der Variabilität im engeren Sinne und der Mutabilität, leuchtet sofort ein, wenn man annimmt, dass die Eigenschaften der Organismen aus bestimmten, scharf unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind. Das Auftreten einer neuen Einheit bedeutet eine Mutation; die neue Einheit selbst ist aber in ihren Äusserungen nach denselben Gesetzen variabel, wie die übrigen bereits vorher vorhandenen Elemente der Art'. Het voorwoord sloot De Vries met een weids vergezicht op passende wijze af: 'Die Kenntniss der Gesetze des Mutirens wird voraussichtlich später einmal dazu führen, künstlich und willkürlich Mutationen hervorzurufen und so ganz neue Eigenschaften an Pflanzen und Thieren entstehen zu lassen'. Zoals kwekers door selectie in staat waren veredelde rassen met hogere opbrengsten te kweken, zo zouden zij in de toekomst wellicht in staat zijn 'durch die Beherrschung der Mutationen dauernd bessere Arten von Culturpflanzen und von Thieren hervorzubringen'. In de eerste Abschnitt had hij enkele keren over een toekomstige 'Mutationsbeherrschung' gespeculeerd, maar dat toekomstbeeld ook gerelativeerd: 'Davon sind wir noch weit entfernt'. Hij zou er verder in het boek niet meer op terugkomen, want op dit punt stond hij werkelijk nog met lege handen. Toen Die *Mutationstheorie* gereed was schreef hij aan Moll: 'Het slot van het geheele boek is toch dat ik niet gevonden heb wat ik zocht, namelijk de methode om kunstmatig mutaties te doen ontstaan, en feitelijk ben ik daarvan nog bijna even ver





af als vóór vijftien jaar. Ik wil nu echter trachten zooveel mogelijk alleen dit doel voor oogen te houden. Want als ik dat middeltje vinden kon, zal denk ik wel de laatste twijfel aan de mutatieleer moeten verdwijnen'.²⁷⁷

Op 1 oktober controleerde De Vries de gecorrigeerde versie van het laatste katern. Enkele weken later was de eerste aflevering van *Die Mutationstheorie* gereed en vonden de eerste exemplaren hun weg naar de lezers.²⁷⁸

›



›

