



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):

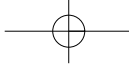
Zevenhuizen, E. J. A. (2008). *Vast in het spoor van Darwin : biografie van Hugo de Vries*.

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

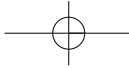
If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <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.



Epiloog

In het spoor van Hugo de Vries

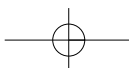
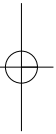
Het Biologisch Centrum van de Universiteit van Amsterdam, augustus 2008. Voor de rommelige maar gezellige kamer van CONGO, de vereniging voor studenten biologie, medische biologie en psychobiologie, staan de eerstejaars in de rij om hun studieboeken aan te schaffen. Voor de colleges over biochemie, celbiologie, genetica en evolutie is het vuistdikke boek *Life. The science of biology* voorgeschreven.¹ De naam van Hugo de Vries wordt daarin één keer genoemd, als herontdekker van de wetten van Mendel. In de paragraaf over mutaties staat nog wel een opmerking die doet denken aan zinnen uit artikelen en lezingen waarin hij zijn mutatietheorie uitlegde: 'Without mutation, there would be no evolution. ... Mutation does not drive evolution, but it provides the genetic diversity on which natural selection and other agents of evolution act'. Maar begrippen als 'silent mutations', 'frame-shift mutations' en 'nonsense mutations' waardoor die genetische diversiteit voor een deel ontstaat, lijken in niets meer op de mutaties die hij had onderscheiden, net als andere typen veranderingen in het erfelijk materiaal die het boek noemt: 'deletions', 'duplications', 'inversions', 'translocations'. Tweede- en derdejaars studenten komen bij CONGO langs voor het boek *Evolutionary biology*, voorgeschreven voor colleges evolutiebiologie en systematiek.² Hierin komt De Vries twee keer voor. In het hoofdstuk dat in korte trekken de geschiedenis van de evolutionaire biologie schetst en in het hoofdstuk dat handelt over het ontstaan van genetische variatie wordt hij opgevoerd als degene die het woord 'mutatie' introduceerde voor afwijkende vormen van de teunisbloem. Thomas Hunt Morgan zou de betekenis ervan veranderd hebben door er de spontane verandering van een gen mee aan te duiden. En daarmee was hij volgens het boek op de goede weg. Want door de verandering van één gen ontstaat doorgaans een nieuwe variatie en geen nieuwe soort, zoals De Vries had gemeend. Toen in de jaren vijftig de moleculaire structuur van genen werd opgehelderd werd duidelijk dat mutaties 'could be recognized as an alteration of the base pair sequence of a gene – including base pair changes that have no effect whatever on the phenotype, even on

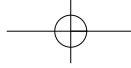


the amino acid sequence of the protein that the gene encodes'. Van die zin zal De Vries weinig begrepen hebben. En dat geldt voor heel veel in het boek: sinds hij de ogen sloot is er veel veranderd in de evolutionaire biologie. De pangensis, de mutatietheorie, de actieve, de latente en de labiele toestand van pangen, het stelsel van progressieve, retrogressieve en degressieve mutaties: het is allemaal al jaren geleden uit de biologie verdwenen. Om weer mee te kunnen praten over zijn vak zou hij zich moeten aansluiten bij de wachtende studenten voor de kamer van CONGO, dat, hoe toepasselijk, staat voor 'Comt Onoos'-len Naerstighlijck Gheleertheydt Ontvanghen'.

Niet alleen op het niveau van de feiten is veel veranderd, ook in de voorstelling hoe het evolutieproces verloopt hebben grote verschuivingen plaatsgevonden. Toen De Vries zijn mutatietheorie lanceerde waren de biologen die zich met evolutie bezighielden sterk verdeeld. In tegenstelling tot wat hij had gehoopt was de verdeeldheid door de mutatietheorie verder toegenomen. De theorie had de aanhangers van de sprongsgewijze evolutie gesterkt in hun overtuiging, maar de aanhangers van andere mechanismen niet overtuigd. Wel waren er nieuwe dwarsverbanden ontstaan, mede door verschillende interpretaties van de mutatietheorie. Nieuwe disciplines, zoals de genetica en de statistiek, hadden verder aan de verdeeldheid bijgedragen. De geest van Darwin zweefde over de woelige wateren van de elkaar bestrijdende evolutionisten en inspireerden hen uiteindelijk tot het neerhalen van de muren die hen scheidde. Resultaat was een visie waarover een brede consensus bestond en die, met aanpassingen, tot op de dag van vandaag in stand is gebleven en aan de huidige studenten biologie wordt geleerd. Het hele proces, dat rond 1920 begon en tientallen jaren duurde, staat bekend als de 'neo-darwinistische' of 'evolutionaire synthese'.

Maar meer nog dan een samenkomen van verschillende opvattingen over het mechanisme waardoor de evolutie verloopt, was de synthese een samengaan van evolutionaire biologie en genetica. Het erfelijkheidsonderzoek dat gestimuleerd door de mutatietheorie en de wetten van Mendel was verricht had laten zien dat kleine veranderingen in het erfelijk materiaal veel voorkomen, dat kleine veranderingen het middenveld vormen in een continu spectrum dat loopt van minieme naar grote veranderingen, dat erfelijke veranderingen verschillende oorzaken hebben, dat eigenschappen doorgaans door meer dan één gen worden bepaald, en dat naast mutaties ook recombinatie van genen bij de vorming van voortplantingscellen een rijke bron van variatie is. Al deze ontdekkingen waren uitstekend verenigbaar met de fluctuerende varia-

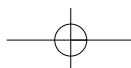
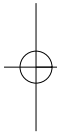


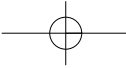


biliteit die de biometrici verdedigden en die veldbiologen in populaties waarnamen. De bestudering van erfelijkheidsverschijnselen in grote groepen organismen werd vanaf 1910 een nieuwe stroming met de naam ‘populatiegenetica’. Door toepassing van wiskundige modellen werd in de jaren twintig duidelijk hoe erfelijke veranderingen zich binnen populaties kunnen verbreiden. De visie die uiteindelijk postvatte is dat de natuur selecteert uit de enorme genetische variatie die binnen een populatie aanwezig is. Darwins geleidelijke verandering en natuurlijke selectie, de twee grote strijdpunten van weleer, zijn nu universeel geaccepteerd. Zoals Ernst Mayr, oudhoogleraar zoölogie aan Harvard University en een van de architecten van de synthese, in 1991 stelde: ‘The basic Darwinian principles are more firmly established than ever’.³

Met zijn mutatietheorie en zijn herontdekking van de wetten van Mendel heeft Hugo de Vries ontegenzeggelijk bijgedragen aan de totstandkoming van de synthese. Maar wat zijn bijdragen nu precies zijn geweest laat zich niet zo makkelijk omschrijven. Zijn opvattingen over mutaties, mendelisme en selectie waren anders dan die van degenen die de synthese vormgaven, en die waren weer anders dan die van degenen die de synthetische visie uiteindelijk omarmden. Een veelheid aan mensen met een veelheid aan feiten en inzichten hebben de synthetische visie gemaakt tot wat zij nu is. Zij is een polyhybride met een lange evolutionaire geschiedenis, net zoals De Vries’ mutatietheorie en mendelisme dat ook al waren.

De teunisbloem was intussen haar eigen, genetische weg gegaan die zij eigenlijk al had ingeslagen toen De Vries na het voltooiën van *Die Mutationstheorie* was begonnen met zijn kruisingsexperimenten om het ontstaan van mutaties bij de soort te onderzoeken. In het begin van de jaren twintig, toen De Vries en Boedijn de verschillende groepen mutanten koppelden aan de zeven afzonderlijke chromosomenparen van *Oenothera lamarckiana*, deed de Amerikaan Ralph Cleland een opmerkelijke ontdekking: bij *O. franciscana*, afkomstig uit Californië, zag hij dat voorafgaand aan de vorming van de voortplantingscellen tien van de veertien chromosomen paren vormen, zoals gebruikelijk, maar dat vier chromosomen aan elkaar waren gekoppeld en een ring vormden. Onderzoek bij andere soorten en hybriden leverden een vergelijkbaar beeld op. Zo bleek (Europese) *O. biennis* twee ringen van respectievelijk zes en acht chromosomen te hebben, *O. lamarckiana* een ring van twaalf en één paar chromosomen te hebben, en bleek dat bij *O. muricata* zelfs alle veertien chromosomen in één ring aan elkaar waren gekoppeld. De overeenkomst met de chromosoomcomplexen die Otto Renner enkele jaren eerder had verondersteld was snel gelegd: het gene-





tisch gedrag kon wel eens identiek zijn aan het chromosoomgedrag. Cleland vermoedde dat de chromosomen die van de vader en de moeder afkomstig zijn elkaar in de ringen afwisselen. Bij de vorming van voortplantingscellen zou elk afzonderlijk chromosoom dus niet door het toeval naar de ene of de andere voortplantingscel kunnen gaan, maar samenblijven met precies dezelfde chromosomen waarmee het al samen was geweest in de voortplantingscel die het organisme zijn erfelijke informatie had gegeven. Er zou binnen de ring kortom geen vrije uitwisseling van chromosomen plaatsvinden.

Cleland werkte in 1927 en 1928 in de laboratoria van Renner en Friedrich Oehlkers, hoogleraar aan de technische hogeschool in Darmstadt, om zijn hypothese te testen. Tijdens de beide zomers logeerde hij een week bij De Vries in Lunteren om materiaal te verzamelen. Hoewel hij niet instemde met Clelands opvattingen stelde De Vries zijn planten graag aan hem ter beschikking.⁴ De resultaten van het onderzoek bevestigden Clelands vermoeden: het aantal koppelingsgroepen dat de onderzochte *Oenothera*-vormen bij kruisingen vertoonde kwam overeen met de aantallen chromosoomringen en paren die onder de microscoop te zien waren.

Cytoloog John Belling, werkzaam aan het Department of Genetics van het Carnegie Institution in Cold Spring Harbor (het vroegere Station for Experimental Evolution), opperde in 1926 een verklaring voor het verschijnsel dat chromosomen op deze bijzondere manier aan elkaar koppelen: er zijn onderling segmenten uitgewisseld. Onderzoek van de inmiddels in *Oenothera* gespecialiseerde genetici in Duitsland en Amerika toonde binnen enkele jaren de juistheid van die verklaring aan. Voor de uitwisseling werd de term 'reciproke translocatie' bedacht (fig. 29).

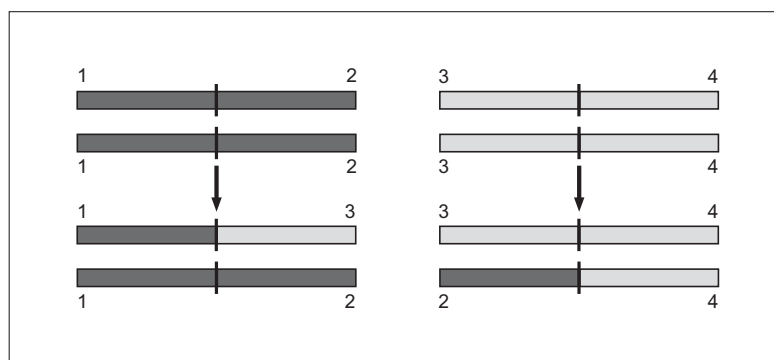
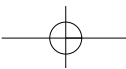


fig. 29: Het principe van reciproke translocatie gedemonstreerd aan de hand van vier chromosomen, verdeeld over twee paren. Boven: de oorspronkelijke samenstelling. Onder: de samenstelling na translocatie.



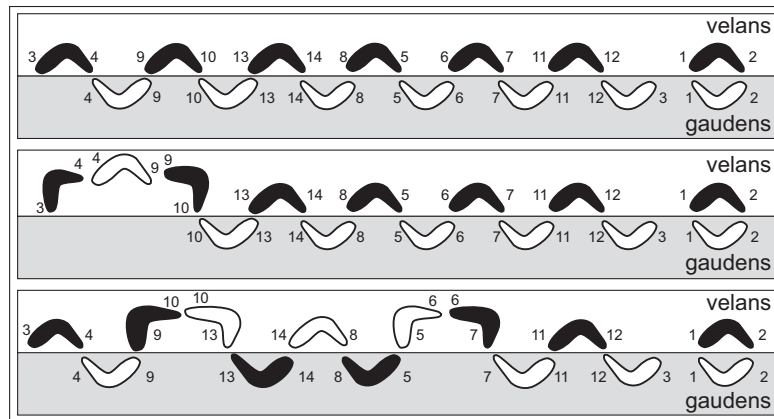
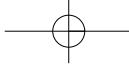


fig. 30: De chromosoomcomplexen van *Oenothera lamarckiana* voorafgaand aan de vorming van voortplantingscellen (meiose). Boven: de normale situatie. De complexen 'velans' en 'gaudens' gaan op de voortplantingscellen over in dezelfde samenstelling als in de twee voortplantingscellen die het organisme hebben gevormd. Midden: een van de mogelijke afwijkingen. Het 4.9 chromosoom van het gaudens-complex voegt zich bij het volledige velans-complex. Onder: een andere mogelijke afwijking. De 10.13, 8.14 en 5.6 chromosomen van het gaudens-complex voegen zich bij het velans-complex, terwijl de chromosomen 13.14 en 8.5 van het velans-complex zich voegen bij het gaudens-complex. Het 3.4 chromosoom van het velans-complex koppelt aan het 3.12 chromosoom van het gaudens-complex waardoor een ring ontstaat. Alleen het paar met het 1.2 chromosoom staat los van de twee complexen.

Zoals in normale gevallen voorafgaand aan de vorming van voortplantingscellen identieke (homologe) chromosomen paren vormen, zo vormen bij door reciproke translocaties ontstane chromosomen homologe segmenten paren. In de meeste soorten van *Oenothera* zijn meer translocaties opgetreden waardoor meer chromosomen een ring vormen. *O. lamarckiana* bezit hierdoor niet zeven typen chromosomen verdeeld over even zoveel paren, maar dertien typen chromosomen verdeeld over twee groepen (fig. 30 boven).

De bijzondere wijze waarop de chromosomen zich rangschikken voorafgaand aan de vorming van voortplantingscellen maakte nu ook begrijpelijk hoe individuen met vijftien chromosomen (een groot deel van De Vries' mutanten) kunnen ontstaan. Chromosomen gaan soms van het ene complex over naar het andere complex. Hierdoor ontstaan voortplantingscellen met acht en met zes chromosomen (fig. 30 midden en onder). Een cel met zes chromosomen is niet levensvatbaar omdat er segmenten ontbreken. Van de cellen met

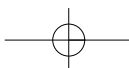
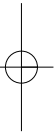


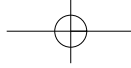
acht chromosomen zijn alleen de eicellen levensvatbaar, niet het stuifmeel. Bij bestuiving ontstaan daardoor combinaties van $8 + 7 = 15$.

Reciproke translocaties werden ook bij andere soorten gevonden, maar het bleef een zeldzaam verschijnsel. *Oenothera* bleek een klasse apart in het plantenrijk te vormen, een geslacht met een geheel eigen manier van overdracht van erfelijk eigenschappen en met een geheel eigen evolutionaire geschiedenis. Voor een beter inzicht in algemene principes van erfelijkheid en soortvorming bleek het gedrag van *Oenothera* van zeer weinig waarde te zijn; daarvoor is het te uitzonderlijk.

Ralph Cleland publiceerde in 1972 een boek waarin hij het onderzoek naar *Oenothera* van de afgelopen vijftig jaar samenvatte. Hoewel vol respect voor het vele werk dat De Vries had verzet om het uitzonderlijke gedrag van het geslacht op te helderen liet hij van zijn bijdragen aan de oplossing van het vraagstuk niet veel overeind staan. De Vries was naar zijn mening teveel bijven vasthouden aan de pangensis en de sprongsgewijze evolutie. Daardoor accepteerde hij de ontdekkingen die door anderen bij *Oenothera* werden gedaan slechts langzaam of geheel niet. Dat *Oenothera lamarckiana* een heterozygoot is heeft hij bijvoorbeeld nooit willen erkennen. De mutanten waren bovendien niet waarvoor hij ze had gehouden: 'They do not have the profound evolutionary significance that he thought they had. They are not examples of the way in which new species or varieties come into existence'. Het stond volgens Cleland wel vast dat *Oenothera lamarckiana* geen zuivere soort is maar een hybride, waarschijnlijk in Europa ontstaan uit een kruising tussen een *Oenothera biennis*, afkomstig van de Amerikaanse oostkust, en een vorm van *Oenothera hookeri*, afkomstig van de Amerikaanse westkust. Hij achtte het waarschijnlijk dat de kruising plaats heeft gehad in de buurt van een havenstad waar de planten met de ballast van schepen was meegekomen. Gezien het overvloedig voorkomen van de soort aan de westkust van midden-Engeland kon Liverpool wel eens de geboorteplaats van *Oenothera lamarckiana* zijn.⁵

Hugo de Vries trok tijdens zijn leven diepe sporen. Door de stormachtige ontwikkeling die de biologie in de afgelopen eeuw heeft doorgemaakt zijn die op het niveau van de feiten goeddeels uitgewist. Op het niveau van verklaringen voor grote mechanismen zijn ze door talloze bijmengingen vervaagd. Dieper, daardoor minder opvallend maar niet minder belangrijk, kunnen zijn sporen echter nog wel worden teruggevonden. De Vries legde wegen open in gebieden in de biologie die toen nog weinig verkend waren maar die tegenwoordig gemeengoed zijn, zowel voor Nederland als voor daar buiten: de fysische en





chemische verklaring van levensverschijnselen, de experimentele aanpak van erfelijkheids- en evolutievragen, de toepassing van statistiek, de genetische basis van soortvorming. Zeker dat laatste gebied, waar evolutie en erfelijkheid elkaar raken, was in zijn tijd nog zo onbekend dat het niet verwonderlijk is dat hij er verdwaalde. Zoals de botanicus P.C. van der Wolk al in 1919 schreef:⁶

Bedenk steeds dat De Vries een moedige sprong in het duister deed, maar dat de kritiek werkte toen 't licht begon te worden. Er waren weldra veel meer feiten bekend dan in den tijd dat De Vries aan zijn proeven werkte. Daardoor waren al spoedig de De Vries'sche vooronderstellingen verouderd en de mutatietheorie aan de grote kritiek prijsgegeven. Binnen een groote tiental jaren Himmelhoch jauchzend... en zum Tode betrübt. Het is hierdoor een buitengewoon merkwaardig brok geschiedenis der botanie dat wij hebben meegemaakt.

