



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.

Samenvatting

Toen Hugo de Vries op 25 mei 1935 werd begraven op de begraafplaats van Lunteren, herinnerde zijn oudste zoon Otto de verzamelde menigte eraan dat hij bijna tachtig jaar lang de wetenschap had gediend. Dat was wat overdreven: van bijdragen aan de wetenschap was in de eerste twintig jaar van zijn leven geen sprake geweest. Maar wel kan worden gezegd dat Hugo de Vries zich bijna tachtig jaar lang met planten heeft beziggehouden. En aangezien hij 87 jaar oud werd, was dat dus bijna zijn hele leven. Waarschijnlijk door de rijke en gevarieerde vegetaties rond Haarlem, waar hij op 16 februari 1848 was geboren, had hij als kind al interesse gekregen voor planten, en tijdens zijn jaren op het gymnasium (eerst in Haarlem en vanaf 1862 in Den Haag) was zijn belangstelling uitgegroeid tot een serieuze liefhebberij. Met zijn studie plantkunde aan de universiteit van Leiden had hij, toen nog als een van de weinigen in Nederland, van de botanie zijn beroep gemaakt. Na zijn emeritaat in 1918 was hij in zijn eigen proeftuin verder gegaan met onderzoek. Hugo de Vries was in het harnas gestorven.

Het overlijden van De Vries was nieuws in binnen- en buitenland. Had hij vóór 1900 al enige bekendheid gekregen als wetenschapper en popularisator, na dat jaar was hij een internationale beroemdheid geworden. Het aantal eerbewijzen dat hij had ontvangen in de vorm van eredoctoraten, erelidmaatschappen en gouden en zilveren penningen was indrukwekkend. De roem hield na zijn dood echter niet lang stand. Werden zijn prestaties tijdens zijn leven gelijkgesteld aan die van Charles Darwin, in moderne leerboeken wordt hij nog slechts terloops genoemd als een van de herontdekkers van de wetten van Mendel en als degene die het woord 'mutatie' in de genetica populair heeft gemaakt. Honderd jaar onderzoek op het gebied van erfelijkheid en evolutie, de twee vakgebieden waarmee De Vries zich voor-

namelijk heeft beziggehouden, heeft zijn sporen goeddeels uitgewist.

In deze biografie wordt De Vries' wetenschappelijke werk niet gezien en beoordeeld vanuit het oogpunt van de huidige biologie, zoals in veel eerdere weergaven van zijn werk is gedaan. Getoond wordt wie en wat De Vries inspireerden, welke vragen hij zich stelde, welke methoden hij toepaste om die vragen te beantwoorden, welke problemen hij ontmoette, welke oplossingen hij vond als verwachting en resultaat niet met elkaar in overeenstemming waren, en welke nieuwe vragen de verkregen (al dan niet bevredigende) antwoorden bij hem opriepen. Het is een historisch verhaal dat laat zien hoe het denken en doen van een wetenschapper van een eeuw en langer geleden zich ontwikkelde, van zijn kinderjaren tot vlak voor zijn dood.

Tijdens zijn jeugd jaren besteedde De Vries zijn vakanties en zondagen steevast aan botaniseertochten om zijn plantencollectie te completeren. Daarmee week hij niet af van de andere botanici die Nederland rijk was, zowel amateurs als beroeps: plantkunde was in die tijd vrijwel synoniem met systematiek. Tijdens zijn universitaire studie maakte hij kennis met twee vakgebieden in de plantkunde die toen in Nederland nog betrekkelijk nieuw waren: de plantenfysiologie en de evolutie. Hoewel hij zijn leven lang een liefhebber van wilde planten bleef, waren het deze twee richtingen waartoe hij zich zou bepalen. Tot omstreeks 1885 zou hij zich bezighouden met plantenfysiologisch onderzoek, vanaf dat jaar met evolutie en erfelijkheid, soms afzonderlijk maar vaak gecombineerd. Twee autoriteiten waren achtereenvolgens zijn voornaamste inspiratoren: in zijn plantenfysiologische werk de Duitse hoogleraar Julius Sachs, in zijn genetische en evolutionaire werk de Engelse natuuronderzoeker Charles Darwin. In beide perioden was zijn voornaamste doel een theorie van een van hen te onderbouwen met nieuw, op experimentele wijze verkregen bewijsmateriaal: eerst de mechanische groeitheorie van Sachs, vervolgens Darwins 'provisional hypothesis of pangenesis', zijn erfelijkheidstheorie.

In de jaren 1871-1876 verbleef De Vries gedurende enkele perioden in het laboratorium van Sachs in Würzburg. Op aanwijzen van Sachs onderzocht hij de krommingen van bladstelen en bladnerven (in 1871), de krommingen van ranken en stengels van slingerplanten (1872), de vorming van jaarringen (1872-1874) en de lengtegroei van stengels (1873-1876). Steeds bleken de onderzochte verschijnselen verklaard te kunnen worden met Sachs' groeitheorie: cellen nemen water op waardoor de inhoud van de cel onder druk komt te staan (de zogenoemde turgor); die rekt de celwand uit waardoor tussen de reeds aanwezige moleculen nieuwe moleculen kunnen worden ingevoegd zo-

dat groei optreedt. Na zijn aanstelling in 1877 aan de Universiteit van Amsterdam als lector experimentele plantenfysiologie, spoedig gevolgd door een aanstelling als hoogleraar, maakte De Vries zich al snel van Sachs' invloed los. De Vries concentreerde zich op de aantrekking van water door plantencellen wat hem van Sachs' mechanische fysiologie op de chemische fysiologie bracht. In de jaren 1881-1883 stelde hij vast wat de stoffen in het celsap zijn die water aantrekken en wat hun relatieve wateraantrekkende vermogen is. Hij wist dit vermogen uit te drukken in getallen, de zogenoemde 'isotonische coëfficiënten'. In 1884 toonde hij aan door welk celorgaan deze stoffen worden gevormd en aan de vacuole worden afgestaan, en wat dus de eigenlijke 'turgormaker' is: de vacuolewand, oftewel de tonoplast. Daarmee was hij van de chemische fysiologie terechtgekomen bij de fysiologische anatomie. Tenslotte stelde hij (in 1885) vast dat de tonoplast voor zijn functioneren afhankelijk is van de ronddraaiende beweging van het protoplasma. Met de verschillende stappen die hij nam smeedde De Vries in de loop van vijftien jaar een 'causale keten' waarbij hij steeds dieper ging om de oorzaken van het verschijnsel groei te achterhalen:

groei (niet ongedaan te maken vormverandering) wordt veroorzaakt door
 intussusceptie, die wordt veroorzaakt door
 turgor, die wordt veroorzaakt door
 endosmose door wateraantrekkende stoffen, geproduceerd
 door
 de tonoplast, die de bouwstoffen hiervoor ont-
 vangt door
 de bewegingen van het protoplasma

Onder invloed van Sachs beschouwde De Vries de plantengroei, net als andere levensprocessen, aanvankelijk als een samenspel van chemische en natuurkundige wetten. Ook op dit punt maakte hij zich na zijn aanstelling in Amsterdam los van Sachs. In het begin van de jaren tachtig kreeg zijn mechanistische visie op het leven een meer biologisch karakter, onder invloed van een nieuwe stroming onder Duitse biologen: in levende organismen zouden specifiek biologische krachten werkzaam zijn, aangestuurd door moleculen die alleen daarin worden aangetroffen. Tegelijk met zijn steeds dieper graven naar de oorzaken van groei benaderde hij het verschijnsel dus achtereenvolgens op een natuurkundige, chemische, anatomische en biologische wijze.

Spoedig na zijn komst in Amsterdam ging De Vries zich bezighouden met

de andere fascinatie die hij tijdens zijn studietijd had ontwikkeld, namelijk het werk van Charles Darwin. Hij stelde zich ten doel bewijzen te verzamelen voor diens erfelijkheidstheorie, de pangeneses (gepubliceerd in 1868 en sterk bekritiseerd). In het midden van de jaren tachtig ontwikkelde hij de ‘theorie van de panmeristische celdeling’, waarmee hij stelde dat elk celorgaan door deling ontstaat uit een ander celorgaan. De theorie paste hij ook toe op de vacuole en de tonoplast, twee organen die een belangrijke rol spelen bij de groei. Daarmee verbond hij zijn eerdere onderzoek met zijn nieuwe onderzoek en gingen de twee vloeiend in elkaar over.

Volgens de pangeneses zouden erfelijke eigenschappen zelfstandige en daardoor mengbare eenheden zijn. Om dat te bewijzen volgde De Vries twee methoden: het opsporen en permanent maken van afwijkende eigenschappen en het uitvoeren van kruisingen. Voor de eerste methode verzamelde hij een groot aantal zogenoemde ‘monstruositeiten’, zoals bandvormige afplating van stengels, bladstelen en bloemen, soms uitlopend in een splijting, verdraaiing van de stengel, bekervormige vergroeiing van bladen of bloembladen, verdubbeling van bladen, en veranderde aantallen bloembladen, meeldraden en stempels. Door de best ontwikkelde afwijkingen te selecteren en voeding en groeiomstandigheden zo optimaal mogelijk te maken lukte het hem monstrueuze rassen te kweken. Geheel zaadvast werden de rassen evenwel nooit: altijd verschenen er ook normale exemplaren. Met zijn kruisingsproeven probeerde De Vries monstrueuze eigenschappen, maar ook kenmerken als een afwijkende bloemkleur of de afwezigheid van beharing, tussen soorten uit te wisselen. Ook probeerde hij nieuwe combinaties van eigenschappen te maken. In beide slaagde hij.

Aan het einde van de jaren negentig, na ruim tien jaar experimenteren, meende De Vries voldoende bewijsmateriaal voor de pangeneses te hebben. Overigens was dit niet Darwins pangeneses maar een aangepaste versie die De Vries in de jaren tachtig had ontwikkeld en in 1889 had gepubliceerd in zijn boek *Intracellulare Pangeneses*. Van Darwin had hij overgenomen dat erfelijke eigenschappen zelfstandige eenheden zijn, dat de eigenschappen door sub-microscopische deeltjes worden gedragen (de ‘levende moleculen’ in het protoplasma) en dat het aantal deeltjes de intensiteit van een eigenschap bepaalt. Maar in tegenstelling tot Darwin had hij de deeltjes niet beschouwd als vertegenwoordigers van organen en weefsels maar als moleculen die door deling worden vermeerderd; had hij gemeend dat de deeltjes van de celkern naar het protoplasma bewegen om daar bij te dragen aan het functioneren van de cel en dat zij zich niet door het hele organisme verplaatsen en ophopen in de

voortplantingscellen; en had hij gemeend dat nieuwe eigenschappen ontstaan doordat de moleculaire structuur van bestaande deeltjes verandert en niet, zoals Darwin had beweerd, dat (door uitwendige omstandigheden) veranderde weefsels en organen veranderde deeltjes produceren. Vanwege deze verschillen met Darwins pangeneses had hij de deeltjes een nieuwe naam gegeven. Darwin had ze 'gemmales' genoemd, 'kiempjes', aangezien ze de eigenschappen van een deel van een organisme in zich droegen. De Vries noemde ze 'pangenen'.

Om het succes van zijn selectieproeven te kunnen beoordelen verwerkte De Vries zijn resultaten op statistische wijze en drukte hij de resultaten uit in grafieken. Of het gemiddelde van een gemeten waarde in opeenvolgende generaties verschoof was op die manier eenvoudig vast te stellen. De grafieken lieten ook zien dat een eigenschap niet oneindig kon variëren maar tussen grenzen beperkt bleef. Slechts in zeldzame gevallen werd een van de grenzen overschreden. Dit gebeurde niet geleidelijk maar sprongsgewijs en was dan duidelijk waarneembaar. Ook zijn kruisingsproeven onderwierp De Vries aan een statistische interpretatie. Hij concludeerde dat twee verschijningsvormen van één eigenschap zich in het nageslacht van hybriden combineren volgens de kansberekening in de verhouding 1 : 2 : 1. In 1900 ontdekte hij dat de Oostenrijkse amateurbotanicus en leraar natuurwetenschappen Gregor Mendel ruim dertig jaar eerder al hetzelfde had beweerd. De Vries lijkt er geen probleem mee gehad te hebben dat hij niet de primeur van de ontdekking had. Belangrijkste voor hem was dat deze regel de pangeneses op prachtige wijze bevestigden.

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. Elke generatie opnieuw bracht de soort enkele procenten nakomelingen voort die niet in één of enkele eigenschappen afweken maar in hun totale voorkomen. Zo was er een vorm die in alle opzichten groter en krachtiger was, een vorm die zich kenmerkte door rode strepen op de zaaddozen en nerven, een sterkere beharing, smalle bladen en een brosse stengel, een vorm met smalle bladen en nauwelijks vertakkingen, en een vorm met glanzende, gladde, smalle en donkergroene bladen en bovendien met kleine bloemen. Bij zelfbestuiving waren de vormen geheel zaadvast. Deze vormen waren duidelijk anders dan van de monstrositeiten en de variëteiten die bij kruisingen ontstonden. Het ontstaan was bovendien niet in statistische regels en curven te vangen. In de literatuur werden de vormen niet genoemd. De Vries concludeerde dat hij hier een zeldzaam geval van sprongsgewijze soortvorming

had ontdekt, een mechanisme dat Darwin (naast een geleidelijk ontstaan van nieuwe soorten) reeds als mogelijkheid had genoemd en na hem door anderen was verdedigd. Denkend aan de grenzen van de variatie die de curven van zijn selectieproeven hadden laten zien kwam hij tot de overtuiging dat de evolutie uitsluitend sprongsgewijs en niet geleidelijk verloopt. En dat hij de evolutie met de Grote teunisbloem in zijn eigen proeftuin op heterdaad had betrapt!

In het najaar van 1899 besloot De Vries zijn bevindingen in een lijvig, tweedelig werk te publiceren. In het eerste deel zou hij zijn selectieproeven met variëteiten en monstrositeiten alsmede het bijzondere gedrag van de teunisbloem beschrijven, in het tweede deel zijn kruisingsproeven. Naast het bewijzen van Darwins pangensis wilde hij aantonen dat de evolutie sprongsgewijs verloopt. Nauwkeurige bestudering van Darwins ideeën had hem er inmiddels van overtuigd dat die aan sprongsgewijze evolutie veel meer waarde had gehecht dan aan geleidelijke verandering. In dubbel opzicht moest het boek dus Darwin gelijk geven. Zijn vriend en collega Willem Moll, hoogleraar botanie in Groningen, die hem zoals gebruikelijk bij het schrijven ter zijde stond, ried hem echter aan de pangensis niet te noemen. De nadruk in het boek kwam hierdoor sterk te liggen op de evolutie en minder op de erfelijkheid. Voor een sprongsgewijze verandering van een erfelijke eigenschap gebruikte De Vries het, reeds door Darwin gehanteerde, woord 'mutatie'. Zijn opvatting dat op die manier nieuwe soorten ontstaan noemde hij 'mutatietheorie', wat ook de titel van het boek werd.

Ondanks dat hij al meer dan tien jaar de pangensis als verklaringmodel hanteerde, had De Vries de verklaring van zijn waarnemingen nog niet geheel rond toen hij met schrijven begon. Met de hulp van Moll ontwikkelde hij, terwijl een deel van het boek al gedrukt werd, een complex maar logisch en samenhangend stelsel waarvoor enkele wijzigingen van de pangensis noodzakelijk waren. Pangenen zouden niet alleen in verschillende aantallen aanwezig zijn maar ook in verschillende toestanden verkeren. De Vries onderscheidde er vier: de actieve, de latente, de semiactieve en de semilatenste. Met de laatste twee kon het gedrag van de monstrositeiten, die nooit geheel zaadvast waren, verklaard worden. Een overgang van de ene in de andere toestand noemde De Vries een mutatie, net als het ontstaan van een nieuw type pangene dat verantwoordelijk is voor een nieuwe eigenschap. Maar alleen bij deze zogenoemde 'progressieve mutatie' zouden nieuwe soorten ontstaan. Of deze succesvol zijn in de strijd om het bestaan en zich kunnen voortplanten zou door de omgeving bepaald worden. De Vries behield dus Darwins natuurlijke selectie, maar had een nieuwe visie op het ontstaan van het materiaal waaruit geselecteerd wordt.

Het eerste deel van *Die Mutationstheorie* (dat in drie afleveringen verscheen in 1900-1901) kreeg vanwege de spectaculaire ontdekking van het gedrag van de teunisbloem wereldwijd veel aandacht. Hugo de Vries werd er beroemd door. De waardering was echter niet altijd positief. Sommigen accepteerden de mutatietheorie geheel, anderen verwierpen de theorie en weer anderen combineerden de theorie met andere mechanismen van soortvorming die de ronde deden. De theorie werd door de voor- en tegenstanders niet altijd geïnterpreteerd op de wijze zoals De Vries had bedoeld. Er waren er die de bedoelde overeenkomsten met Darwins theorie van de natuurlijke selectie zagen, maar er waren er ook die de mutatietheorie als tegengesteld aan Darwins ideeën beschouwden. Afhankelijk van hun waardering van Darwins theorie bekritiseerden of prezen zij de mutatietheorie. De onder biologen heersende verdeeldheid nam verder toe. Ook werd getwijfeld of het gedrag van de Grote teunisbloem inderdaad het bewijs voor sprongsgewijze evolutie leverde. Al snel werd gesuggereerd dat de afwijkende vormen die de soort voortbracht binnen de normale grenzen van de variatie van de soort vielen. Tevens werd verondersteld dat de plant een hybride was en dat de nieuwe vormen eenvoudig nieuwe combinaties van reeds bestaande eigenschappen waren. Het tweede deel van *Die Mutationstheorie* (dat verscheen in 1902-1903) maakte niet veel indruk. Het voegde weinig toe aan wat na de herontdekking van de wetten van Mendel reeds bekend was geworden. Aan de stelling dat erfelijke eigenschappen afzonderlijke eenheden zijn werd niet getwijfeld. Over de vraag of de verschillende eigenschappen door deeltjes gedragen worden en dus reeds bij het ontstaan van een organisme vastliggen ('preformatie'), danwel door fysiologische processen tijdens de ontwikkeling van een organisme ontstaan ('epigenese') was wél verschil van mening. Doordat De Vries ook in het tweede deel de pangenesis goeddeels ongenoemd liet werd zijn opvatting hierover de lezer niet geheel duidelijk.

Hoewel tevreden met zijn boek ontbeerde de mutatietheorie naar het idee van De Vries nog het ultieme bewijs: aantonen dat mutaties kunstmatig kunnen worden veroorzaakt. Na de publicatie van *Die Mutationstheorie* richtte hij zijn aandacht daarom op de oorzaken van mutaties, een onderwerp waarover hij in zijn boek maar weinig had vermeld. Aangezien de teunisbloem de meeste mutaties leverde en bovendien in de meest perfecte vorm, maakte hij voor zijn onderzoek van deze soort gebruik. Reeds eerder had hij geconstateerd dat het gedrag van de teunisbloem bij kruisingen niet overeenkwam met de wetten van Mendel. De Vries vermoedde dat dit samenhang met de eigenschap van de soort om mutanten voort te brengen. Op basis van de pangenesis had

hij drie verschillende typen kruisingen onderscheiden: mutatiekruisingen (waarbij één of beide ouders een eigenschap in mutabele toestand bezit), biseksuele kruisingen (waarbij de antagonistische eigenschappen in verschillende toestand verkeren: actief – latent) en uniseksuele kruisingen (waarbij de ene ouder een eigenschap wel en de andere ouder die eigenschap niet bezit: aanwezig – afwezig). Elk type kruising was te herkennen aan de wijze waarop de nakomelingen van een hybride zich splitsen. Of de gekruiste planten een eigenschap wel of niet in zich droegen, of er een mutatie was opgetreden en of de betrokken planten zich in een mutabele toestand bevonden was dus uit het resultaat van een kruising af te lezen. Kruisingen waren kortom een uitstekend middel om inzicht te krijgen in de interne samenstelling van een soort. Gedurende een reeks van jaren voerde De Vries duizenden kruisingen uit tussen zo'n beetje alle hem bekende soorten en mutanten van de teunisbloem in alle mogelijke combinaties. De resultaten bracht hij naar buiten in zijn boek *Gruppenweise Artbildung* (1913). Centraal daarin stond het 'labiele pangeen', dat hij als belangrijkste inwendige oorzaak voor het ontstaan van mutaties presenteerde. Labiele pangen en zouden gemakkelijk over kunnen gaan in de actieve of latente toestand waardoor een mutatie zichtbaar wordt. Het was, opnieuw, een aanpassing van Darwins pangensis die De Vries dit keer een prominente rol liet spelen. De evolutie daarentegen was vrijwel afwezig. De Vries was terug bij zijn eerdere onderzoeksgebied, de erfelijkheidsleer.

Als volgende stap in zijn onderzoek wilde De Vries nagaan hoe uitwendige invloeden pangen en in de labiele toestand brengen en hoe zij pangen en van de labiele in een stabiele toestand laten overgaan. Ontdekkingen van andere *Oenothera*-onderzoekers dwongen hem echter terug te keren naar de interne structuur van de soort. Amerikaanse onderzoekers stelden vast dat veel van De Vries' mutanten een afwijkend aantal chromosomen bezitten. Of zij de status van nieuwe soorten verdienden werd nu door menigeen betwijfeld. Als bewijzen voor de mutatietheorie verloren zij voor velen hun waarde, en ook de juistheid van de mutatietheorie zelf werd nu breed in twijfel getrokken. De kritiek dat de Grote teunisbloem een hybride zou zijn kreeg tegelijkertijd steun van de bevindingen van de Duitse botanicus Otto Renner. Die vermoedde dat de soort is opgebouwd uit twee onveranderlijke chromosoomcomplexen. Voor de soorten *Oenothera biennis* en *O. muricata* had De Vries iets dergelijks zelf al geopperd. Waarom *Oenothera lamarckiana* bij zelfbestuiving constant is kon Renner echter niet verklaren. De Vries overtroefde hem door in de voortplantingscellen twee verschillende letale factoren te veronderstellen; gelijke combinaties zouden elkaar uitsluiten. Aan zijn opvatting dat de

Grote teunisbloem een zuivere soort is bleef hij niettemin vasthouden. Ook bleef hij volhouden dat de nieuwe vormen die zij voortbrengt nieuwe soorten zijn. Hun afwijkend aantal chromosomen beschouwde hij als een bijkomend verschijnsel. Het labiele pangeen gaf hij echter op als verklaring. Aan zijn opvatting dat nieuwe soorten sprongsgewijs door mutatie ontstaan en dat mutatie het enige evolutionaire mechanisme is, bleef hij echter eveneens vasthouden. Had hij zich in zijn fysiologische werk spoedig van Sachs losgemaakt, in zijn genetische en evolutionaire werk bleef De Vries Darwin als zijn grote inspirator zien en bleef hij vasthouden aan zijn eerdere interpretaties van diens theorieën.

Vanaf het begin van de jaren twintig, toen De Vries zijn onderzoek geleidelijk afsloot zonder er in geslaagd te zijn de oorzaken van mutaties werkelijk ontdekt te hebben, gaven nieuwe feiten en inzichten meer duidelijkheid over zowel het mechanisme van soortvorming als de interne structuur van de teunisbloem. Erfelijkheid en evolutie vonden elkaar in de 'neo-darwinistische synthese'. Algemeen werd de mening dat de natuur selecteert uit de enorme genetische variatie die binnen een populatie aanwezig is. Deze variatie wordt voor een deel veroorzaakt door mutaties. Mutaties hebben echter doorgaans een zeer gering effect. Eén mutatie is niet voldoende om een nieuwe soort te laten ontstaan. Door nieuwe kennis over de bouw van de chromosomen vervielen de drie typen mutaties die De Vries had onderscheiden. Een hele reeks andere kwam ervoor in de plaats. Renners theorie van de complexheterozygoten werd door andere onderzoekers bevestigd. Doordat in de teunisbloem chromosomen onderling segmenten hebben uitgewisseld, koppelen zij tijdens de vorming van voortplantingscellen aan elkaar en is er geen vrije uitwisseling mogelijk. Het is een zeldzaam verschijnsel, en de combinatie ervan met letale factoren en het veel voorkomen van een extra chromosoom maakt dat de Grote teunisbloem een uitzonderlijke soort is, met een geheel eigen wijze van overdracht van erfelijke eigenschappen en een geheel eigen evolutionaire geschiedenis. Voor een beter inzicht in algemene principes van erfelijkheid en soortvorming heeft het gedrag van *Oenothera* dan ook zeer weinig waarde. Het bleek maar al te waar te zijn wat de botanicus P.C. van der Wolk in 1919 al had geschreven: Hugo de Vries had een moedige sprong in het duister gedaan.



,



,

