

wetenschap is jou dank verschuldigd. Ik zal je een mooi boek laten bezorgen".

Dat cadeautje is in het vergeetboek geraakt, maar het is mij mijn leven lang als een aange-name herinnering bijgebleven: de ontmoeting met de schrijver van de Mutatie-theorie!

te Heerlen op woensdag 10 februari 1965

De voorzitter, Dr. Kruytzer, spreekt over Honderd jaar Mendel. Voor een verslag van zijn lezing zie men elders in dit nummer.

De heer Vijgen vraagt of Mendel al iets van wetmatigheid vermoed heeft voordat hij met zijn proeven begon, gezien het grote aantal planten waarmee hij heeft gewerkt. Spr. acht dit heel goed mogelijk. De heren Rademaker en v. d. Kruk vragen of door bastaardering nieuwe zaadvaste zuivere vormen kunnen ontstaan. Een voorbeeld daarvan had spr. reeds gegeven in het nieuwe Zweedse tarweras, dat goed bestand is tegen de winterkoude en toch een rijke opbrengst geeft. Men zou bijv. ook een pruim, die smakelijke vruchten voortbrengt, doch zeer dikke pitten heeft, kunnen kruisen met een ras dat niet zo smakelijk is, maar daarentegen wel kleine pitten draagt. Omdat er echter verscheidene jaren overheen gaan voordat pruimezaailingen vruchten dragen, en men moet experimenteren met een groot aantal individuen, welke veel plaatsruimte innemen, zijn dergelijke proeven tijdrovend en kostbaar. Men kan het bloeiproces versnellen door de zaailing te enten.

De heer Koelman informeert of de Vries net zo veel planten bij zijn proeven heeft gebruikt als Mendel. Waarschijnlijk niet. Wanneer twee rassen in één eigenschap van elkaar verschillen dan is een aantal van ruim honderd planten per proef voldoende. Naarmate beide ouders in meer eigenschappen van elkaar verschillen moet het aantal individuen waarmee men experimenteert groter zijn, tenminste wanneer men de overerving van al die factoren wil bestuderen. Het benodigde aantal is wiskundig vast te stellen. Het is een kansberekening. Indien Correns en Tschermak de proeven van Mendel gekend hadden, konden zij volstaan met veel minder grote aantallen om toch goede resultaten te kunnen verwachten.

Dr. Kruytzer heeft de vereniging waar-

aan Mendel zijn proeven mededeelde en het tijdschrift waarin deze verschenen zijn vergeleken met ons genootschap en maandblad. Doordat de wetenschappelijke wereld niet voldoende kennis heeft genomen van mededelingen gedaan voor deze vereniging, bleef Mendel onopgemerkt. Zou, zo vraagt Dr. Dijkstra zich af, dit ook niet kunnen gebeuren met het betoog van Dr. Kruytzer?

HONDERD JAAR MENDEL (mit einer Zusammenfassung)

door
E. M. KRUYTZER

Op 8 februari 1865 hield Gregor Mendel voor de leden van de „Naturforschender Verein“ te Brünn (Brno, Moravië) zijn eerste voordracht over „Versuche über Pflanzen-Hy-



Gregor Mendel (1822—1884).

briden", welke voordracht gevolgd werd door een tweede op 8 maart. Beide voordrachten zijn onder bovenstaande titel verschenen in de „Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn", IV Band 1865 (verschenen in 1866). In 1901 is dit werk van Mendel opnieuw uitgegeven door Tschermak in Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften (Leipzig). In 1960 verscheen weer een herdruk in de serie „Historiae Naturalis Classica", uitgegeven te New York.

Het is dus honderd jaar geleden, dat dit beroemde werk van Mendel aan de openbaarheid werd prijsgegeven, voorlopig nog alleen op de vergadering te Brünn, beroemd, omdat men in dit werk vindt de grondslag van de moderne erfelijkheidsleer. Uit Mendel's proeven en resultaten heeft men later, op voorstel van Correns, in 1900, de „Wetten van Mendel" opgesteld, maar het zijn niet de wetten, die ten grondslag aan de erfelijkheidsleer liggen, doch Mendel's geniale hypothese ter verklaring van de wetmatigheid, een hypothese, die geen hypothese meer is maar een vaststaande thesis.

Levensloop.

Johann Mendel werd geboren 22 juli 1822 te Heinzendorf in Moravië (Tsechoslowakije). Zijn vader was een eenvoudige boer, die ook veel belang stelde in de fruitkwekerij. Wij kunnen ons voorstellen, dat de kleine Johann de kruisings- en stekproeven van zijn vader met grote belangstelling gevolgd heeft. Na het doorlopen van de dorpsschool begon hij in Leipnik, dat niet ver van Heinzendorf lag, een voorbereidende cursus voor het gymnasium te Troppau, waar hij in 1834 als leerling werd ingeschreven. Na zijn eindexamen in 1840 volgde hij een tweejarige filosofische cursus in Olmütz, een cursus die uitsluitend voor toekomstige priesters bestemd was. Toen hij deze studie voltooid had, werd hij novice in het Augustijnerklooster te Brünn, het St. Thomasklooster (8 oktober 1843). In het klooster kreeg hij de naam van Gregorius. Als Gregor Mendel zal hij later de geschiedenis ingaan. In 1847 werd hij priester gewijd en in 1848 benoemd tot hulp-leraar aan het gymnasium te Znaim. Hij had toen nog geen enkele bevoegdheid en de poging om deze te verkrijgen mislukte. De abt

van het klooster, die zag, dat er aan de wetenschappelijke vorming van zijn onderdaan Gregorius nog wel iets ontbrak, stuurde hem naar de universiteit van Weenen, waar hij gedurende drie jaar de colleges volgde in de verschillende natuurwetenschappen. Daarna werd hij — wederom zonder een officiële bevoegdheid — benoemd tot leraar aan de Staats-Realschule te Brünn, waarvoor geen officiële bevoegdheid werd vereist. Van af toen woonde hij in het St. Thomasklooster, waar hij tot zijn dood is gebleven.

In 1856 begon hij zijn kruisingsproeven met erwten, waarover aanstonds zal worden gesproken. In de binnentuin van het klooster kreeg hij voor zijn onderzoek de beschikking over een klein lapje grond van 7 bij 35 m. Met meer dan 10.000 planten heeft hij geëxperimenteerd.

Op 30 maart 1868 werd Gregor Mendel gekozen tot abt van het klooster. Zijn taak als abt en ook zijn moeilijkheden met de Oostenrijkse regering — Moravië behoorde toen tot Oostenrijk — hebben hem geen tijd gelaten tot verder wetenschappelijk werk. Hij is gestorven op 6 januari 1884. Bij zijn begrafenis zal wel niemand gedacht hebben, dat hier iemand begraven werd, die nog eenmaal een wereldnaam zou krijgen.

Mendel's voorlopers.

Het is moeilijk het werk van Mendel's voorlopers te bespreken zonder Mendel te kennen, maar wij willen de chronologische volgorde in dit artikel niet verbreken. Wij moeten ons beperken tot enkele algemeenheden en willen verder ook geen namen noemen.

Het kweken van bastaarden en de bestudering van hun nakomelingen — het werk van Mendel — heeft altijd de aandacht getrokken niet alleen van de kwekers, die langs de weg van kruising dachten nieuwe rassen te krijgen, maar ook van de wetenschappelijke centra. Deze laatsten en ook de kwekers met inzicht namen wel het goede uitgangspunt: raszuivere ouders. Zij zijn ongetwijfeld tot resultaten gekomen, die wij in het werk van Mendel tegenkomen, zoals de gelijkvormigheid der bastaarden en de splitsing in de nakomelingen der bastaarden, waarbij dan bij een gedeelte van deze het ouderlijk kenmerk, dat in de bastaard niet te zien was, weer terugkeerde. Maar allen hebben verzuimd met cijfers

te werken, zodat zij de indruk moesten krijgen, dat in de nakomelingschap der bastaarden een zekere onregelmatigheid voorkwam, en dat zeker, wanneer zij op meer dan één erfelijke eigenschap letten. De wetmatigheid der bastaard-splitsing is hun volkomen ontgaan. Bovendien verzuimden velen ook nog het gedrag der bastaardnakomelingen in hun nakomelingen te bestuderen, zodat zij niet werden ingelicht omtrent de ware aard van de bastaardnakomelingschap.

Mendel was de eerste, die op de *getalsverhoudingen* lette. Bovendien heeft hij met de uiterste nauwkeurigheid het gedrag van de bastaardnakomelingen ieder voor zich bestudeerd. Door deze werkwijze was Mendel niet alleen in staat een nauwkeurige en algemene beschrijving van de verschijnselen te geven, maar slaagde hij er ook in het erfelijk gebeuren wetenschappelijk te verklaren.

Mendel's werk en resultaat.

Mendel heeft in hoofdzaak gewerkt met erwten, *Pisum sativum*, waarvan vele variëteiten bekend zijn. Dit is een ideale plant om mee te werken. Vooreerst heeft deze plant zelfbestuiving, voordat de bloem volkomen opengaat en is derhalve van nature gevrijwaard van vreemd stuifmeel. Vervolgens hebben de variëteiten scherp omschreven kenmerken, bv. ronde of kantige zaden, gele of groene zaadlobben, enz. Mendel vond 7 paar kenmerken, welke scherp van elkaar te onderscheiden waren. Het gedrag van ieder paar kenmerken werd afzonderlijk nagegaan; pas daarna ging hij werken met twee paar kenmerken.

Mendel ging vanzelfsprekend uit van raszuivere ouders, raszuiver wat betreft het telkens te onderzoeken kenmerk. Deze ouders worden thans aangeduid met P (= parentes).

Door middel van één enkel voorbeeld willen wij een eenvoudige voorstelling geven van de Mendelwetten.

1. Mendel kruiste rassen met ronde en met kantige zaden (P). Het resultaat was, dat de gehele eerste generatie bastaardzaden of de F_1 generatie (F = filiale generatie) rond was, dus *uniform*. *Uniformiteitswet*.

Deze generatie vertoont dus maar één eigenschap, die Mendel noemde de *dominante* (overheersende); de andere is teruggeweken (*reces-*

sief), niet verdwenen. De dominante eigenschap duidde Mendel aan met een hoofdletter, bv. A, de recessieve met een kleine, in dit geval dus met a. De bastaard wordt derhalve voorgesteld door Aa. Deze schrijfwijze is nog steeds in gebruik.

2. Zelfbestuiving of onderlinge bestuiving der F_1 planten leverde een tweede generatie (F_2). Deze bestond in Mendel's proef uit 5474 ronde en 1850 kantige. De verhouding is 3 (eigenlijk 2,96): 1. *Bastaardsplitsingswet*.

Beide wetten kan men voorstellen door de volgende schrijfwijze:

$$\begin{array}{rcl} P & \text{rond} \times & \text{kantig} \\ F_1 & & \text{rond} \\ F_2 & \text{rond of kantig} & \\ & 3 & : 1 \end{array}$$

Mendel kweekte de F_2 generatie verder door *zelfbestuiving*. De kantige zaden leverden uitsluitend kantige zaden op, maar van de ronde bleek slechts $\frac{1}{3}$ gedeelte constant te zijn, $\frac{2}{3}$ gedeelte splitste zich weer in ronde en kantige in de verhouding 3:1. Dus $\frac{2}{3}$ deel van de ronde zaden bestond uit bastaarden.

Willen wij derhalve met Mendel de bovengenoemde splitsingswet juist schrijven, dan moeten wij schrijven:

$$F_2 \quad 1 \text{ (rond)} : 2 \text{ (bastaard rond)} : 1 \text{ (kantig)}.$$

3. Mendel kruiste ronde, gele erwten met kantige, groene erwten en verkreeg in de F_1 generatie uitsluitend ronde, gele erwten. Geel is dominant over groen. Deze dubbele bastaarden of dihybriden brachten in de F_2 generatie nakomelingen voort in de volgende verhouding: 9 (rond en geel) : 3 (rond en groen) : 3 (kantig en geel) : 1 (kantig en groen). Het bleek aan Mendel, dat de beide eigenschappen, die in de ouders tezamen voorkwamen, bij de bastaardsplusing onafkankelijk van elkaar overerden. *Onafhankelijkheidswet*.

Het gevolg van het onafhankelijk overerven is, dat er nieuwe combinaties kunnen optreden, en dat is het belangrijkste resultaat van de dihybride splitsing (zie later).

De bij erwten verkregen resultaten werden door enige proeven bij de boon, *Phaseolus*, bevestigd. Uit Mendel's brieven blijkt verder, dat dit resultaat nog bij 16 andere planten verkree-

gen werd. Het havikskruid, *Hieracium*, leverde echter tegenstrijdige resultaten op, een moeilijkheid, die Mendel niet kon oplossen, maar tegenwoordig geen moeilijkheid meer is. Ik kom daar later nog op terug.

Zoals reeds in de inleiding gezegd is, is het de grote verdienste van Mendel, dat hij het erfelijk gebeuren in zijn proefplanten ook wist te doorgronden. De kern van Mendel's grootse visie kan de lezer iets verder vinden bij de bespreking van de verhouding Mendel - De Vries.

Het moderne erfelijkheidsonderzoek heeft nog veel meer moeilijkheden dan die kleine moeilijkheid bij *Hieracium* opgeleverd, zeer gecompliceerde gevallen, waarvan wij iets zullen zeggen in het laatste gedeelte van het artikel. Voor een „eenvoudig gecompliceerd” geval heeft Mendel zelf reeds de oplossing gegeven. Zo vond Mendel bij kruising van planten met verschillende bloemkleur, o.a. bij *Phaseolus multiflorus*, afwijkingen van de door hem bij de erwten gevonden „wetten”. Hij verklaarde dit door aan te nemen, dat de bloemkleur uit twee of meer zelfstandige kleuren was samengesteld, een visie, die later gebleken is juist te zijn. Ook De Vries kwam op grond van zijn kruisingsproeven bij *Antirrhinum majus* e.a. planten tot dezelfde conclusie (De Vries 1900 b, p. 214, 215).

De tijd na Mendel tot 1900.

Het tijdschrift van de „Naturforschender Verein” te Brunn werd gezonden aan 120 wetenschappelijke centra, waaronder ook de Koninklijke Academie van Wetenschappen te Amsterdam. Hoevelen hebben Mendel's voordracht gelezen? Degenen, die het gelezen hebben, hebben het niet begrepen.

De enige, op wie Mendel zijn hoop gevestigd had, was de Münchener botanicus Carl von Nägeli. Ofschoon Mendel hem 140 pakjes proefmateriaal toezond, wilde Nägeli niets van zijn erwtenproeven weten, want, zo schrijft hij aan Mendel: „Ik geloof, dat Uw proeven met erwten nog niet afgesloten zijn, maar pas beginnen”. Bovendien waren erwten volgens Nägeli geen geschikt object voor erfelijkheidsproeven, omdat het cultuurplanten waren. Nägeli kwam maar steeds terug op zijn *Hieracium*-bastarden, waarvan de nakomelingschap een ander

beeld gaf dan die van de erwtenbastarden. Nu weten wij, waarop het afwijkende gedrag van het havikskruid (*Hieracium*) berust. Bij deze plant ontwikkelen zich ook zaden zonder bevruchting. Verder hield Nägeli het kernpunt van Mendel's gedachten, het zuiver splitsen van de „Merkmale”, voor onmogelijk. Het onbegrijpelijk gedrag van de beroemde botanicus is wel de voornaamste oorzaak, dat Mendel's werk in wetenschappelijke kringen in de doofpot ging.

Een tweede oorzaak, dat Mendel's werk niet naar waarde werd geschat, ligt in het feit, dat de tijd voor Mendel nog niet was aangebroken. Het was de tijd van Darwin, die aannam, dat soorten voortdurend veranderden, dus niet constant waren. En nu kwam Mendel aandragen met zijn constante „Merkmale”. Wanneer men Mendel had gekend, dan had men geen goed woord voor hem over gehad. Constantheid was in die tijd een onwelkom begrip. Bovendien men had teveel haast en teveel zorg om het toen nog wankel gebouw van de evolutie te stutten.

Het jaar 1900.

Het jaar 1900 wordt internationaal beschouwd als het jaar van de herontdekking van de „Wetten van Mendel”. De herontdekkers waren Hugo de Vries (Amsterdam), Correns (Tübingen) en Tschermak (Wenen), die onafhankelijk van elkaar Mendel's leer opnieuw ontdekten en die ieder voor zich meenden iets nieuws te hebben ontdekt. De geschiedenis van de herontdekking vinden wij bij Tschermak (1951) en bij Dumon (1963). De gang van zaken was aldus: Op 26 maart 1900 gaf Gaston Bonnier in de Académie des Sciences te Parijs lezing van een korte mededeling van Hugo de Vries, getiteld „Sur la loi de disjonction des hybrides”. (De Vries, 1900 a). Op 14 maart had De Vries ook bij de „Deutsche Botanische Gesellschaft” te Berlijn een voorlopige mededeling over zijn bastaarderingsonderzoek doen toekomen. Deze mededeling is voorgelegd aan de vergadering van 30 maart en is in de „Berichte der D.B.G.” verschenen onder de titel „Das Spaltungsgesetz der Bastarde”, in Band XVIII, bladz. 83—90. (De Vries, 1900 b).

De Vries zond aan Correns en aan Tschermak een overdrukje van zijn Frans artikel „Sur la loi de disjonction des hybrides”, hetwelk zij ontvingen op 21 april. Onmiddellijk na de ontvangst van de overdruk verzamelde Correns zijn gegevens en zond de uitslagen van zijn bastaarderingsproeven op 22 april op aan de D. Botanische Gesellschaft onder de titel „G. Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde”. Dit artikel kwam op 24 april te Berlijn aan en werd gepubliceerd in het meinumnummer van de „Berichte” (Band XVIII, bladz. 158—163). In de inleiding zegt Correns, dat hij, na kennis genomen te hebben van Mendel's „Versuche über Pflanzen-Hybriden”, er niet meer aan gedacht had zich de prioriteit van een „weder-ontdekking” door een voorlopige mededeling te verzekeren en besloten had zijn proeven nog verder door te zetten.

Tschermak, die zich had voorgenomen een uitvoerige studie aan zijn bastaarderingswerk te wijden en deze te Wenen te publiceren, kon nu ook niet langer meer wachten. „Nun war es für mich natürlich höchste Zeit auch mit meinem Anteil an der Wiederentdeckung der Mendelgesetze herauszurücken” (Tschermak 1951, p. 33). Hij maakte daarom in grote haast een uittreksel van het omvangrijke werk, waarmee hij bezig was, en zond dit aan de D. B.G. onder de titel „Ueber künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*”, dat werd opgenomen in het juninumnummer van de „Berichte der D.B.G.”, Band XVIII, bladz. 232—239, met vermelding „eingegangen am 2. Juni 1900”. Er was geen sprake van een strijd om de prioriteit, zo zegt Tschermak in zijn terugblik in 1951, want De Vries en Correns, die reeds vroeger dan ik met hun bastaarderingsproeven begonnen waren, hadden over omvangrijker proevenreeksen kunnen berichten.

Mendel—De Vries.

Wij zullen trachten het antwoord te geven op twee vragen:

1. Wie was de grondlegger van de erfelijkheidsleer, Mendel of De Vries?
2. Wanneer heeft De Vries kennis genomen van Mendel's werk van 1865?

De beantwoording van de eerste vraag komt toe aan de genetici, die hierop dan ook een duidelijk antwoord geven, maar dit ontslaat de niet-geneticus, die Mendel wil herdenken, niet van de verplichting er zijn mening over te zeggen. In die geest leze men de volgende regels.

Het antwoord op deze vraag heb ik reeds gegeven in de aanhef van dit artikel, maar ik meen er toch op in te moeten gaan, daar mij uit de publicaties van Stomps (1954) en Heimans (1947, 1959) is gebleken, dat de Amsterdamse School De Vries beschouwt als de eigenlijke grondlegger van de erfelijkheidsleer, althans zeker van de theoretische. De Vries heeft volgens genoemde auteurs de grondslag van de genetica gelegd in zijn „Intracelluläre Pangenesis” van 1889, toen hem het werk van Mendel nog volkomen onbekend was. De belangrijkste inhoud van de in dit boek verwerkte hypothese geeft Heimans (1959, p. 4) kort en vereenvoudigd aldus weer: „Iedere diersoort wordt gekenmerkt door een groot aantal afzonderlijke erfelijke eigenschappen, die alle onafhankelijk van elkaar onveranderd worden overgeërfd, doordat ze ieder apart gebonden zijn aan bepaalde stoffelijke deeltjes, door de Vries *pangen*en genoemd”.

Stomps (l.c. p. 293) noemt de Pangenesis van 1889 „the real starting point of modern genetics”.

Heimans (1947, p. 2) zegt, dat de stille kloostertuin van Brünn in 1865 de geboorteplaats is van de experimentele Genetica als wetenschap, maar dat de geboorteaacte van de theoretische Erfelijkheidsleer staat ingeschreven sedert 1889 in het boek van de Intracelluläre Pangenesis van Hugo de Vries. In 1959 zegt Heimans „dat Hugo de Vries de splitsingswet heeft gevonden, na deductie uit zijn eerder opgestelde hypothese. Mendel werkte zuiver experimenteel en wel volgens een zó scherpzinnig uitgedachte methodiek en met zo streng mathematische analyse van de resultaten, dat alleen al daardoor verklaarbaar is, dat géén van zijn tijdgenoten hem heeft begrepen. Hij is daarbij echter niet, zoals de Vries, uitgegaan van een bestaande werkhypothese en komt ook niet tot het opstellen van een algemeen geldende erfelijkheidswet” (p. 7). En even verder: „Wij hier in Amsterdam voelen altijd nog enige tegenzin tegen de gangbare zegswijze „herontdekking

van Mendels werk".Wat Hugo de Vries gevonden heeft, is niet het boekje (van Mendel Schr.), maar de sleutel tot goed begrip van Mendels werk, en die sleutel ligt reeds vervat in de pangenhypothese van 1889" (p. 8).

Ik kan mij met deze zienswijze van Stomps en Heimans niet verenigen. Vooreerst: Mendel was te bescheiden en te wetenschappelijk ingesteld om van „ein allgemein gültiges Gesetz" te spreken, al sprak hij wel het vermoeden uit, dat de door hem gevonden splitsingswet in vele gevallen zou opgaan, een vermoeden, dat door honderden andere voorbeelden nadien is bewaarheid geworden.

Vervolgens: Mendel heeft zelf reeds de sleutel tot goed berip van zijn eigen werk gevonden en daardoor het fundament gelegd van de erfelijkheidsleer, ook van de theoretische. Mendel wist reeds, dat het resultaat van zijn splitsingsproeven alleen kon verklaard worden door het aannemen van afzonderlijke, constante „Merkmale". Ieder levend wezen, ontstaan door samentmelting van twee geslachtscellen, heeft een dubbele aanleg en bij de vorming van de gameten gaan de twee „Anlagen" weer uit elkaar.

De wetmatigheid in de bastaard-splitsing kan alleen verklaard worden door de hypothese, dat de bastaard mannelijke en vrouwelijke geslachtscellen vormt, beide voor 50% met de dominante en voor 50% met de recessieve eigenschap. Dit is het essentiële van de Mendel-leer, „der Kernpunkt in Mendels Entdeckung" (Müntzing 1958, p. 27), het essentiële ook van de erfelijkheidsleer.

Het is alleen jammer, dat Mendel in zijn schrijfwijze niet de dubbele aanleg tot zijn recht laat komen, wanneer het betreft planten, die tweemaal dezelfde aanleg hebben. Hij schrijft deze A in plaats van AA, of a in plaats van aa. Tegenwoordig schrijven wij de splitsingswet van Mendel ($A = \text{rond}$ $a = \text{kantig}$) aldus:

$$\begin{array}{lcl} P & AA \times aa & \\ F_1 & Aa & \\ F_2 & AA \quad 2Aa \quad aa & \end{array}$$

Al heeft Mendel nergens uitdrukkelijk ge-

zegd, dat zijn „Merkmale" gebonden waren aan eigen, afzonderlijke stoffelijke dragers — deze fundamentele gedachte, zo belangrijk voor onze kennis van de grondbeginselen van de erfelijkheidsleer, is van Hugo de Vries —, toch heeft Mendel het erfelijk gebeuren volkomen doorschouwd en verklaard.

Ik laat nu, na Stomps en Heimans, andere genetici aan het woord. Eerlijkheidshalve moet ik beginnen met Johanssen, die in de eerste, de Deense uitgave van zijn leerboek aan de zijde van Heimans staat, maar in de latere, de Duitse uitgave niets meer laat blijken van die grote waardering voor Hugo de Vries. Ik citeer nu Sirks (1946, p. 99): „Temeer moeten wij het helder begrip van Mendel bewonderen, als we zien, dat hij de betekenis doorgrond heeft van zijn proeven, om inlichtingen te geven over den aanleg der eicellen en stuifmeelkorrels der hybriden. Daarmede was de kern der bastaardeeringsleer ontdekt; deze beschouwing zou later de grondslag vormen van al ons erfelijkheidsonderzoek. En te eere van den ontdekker wordt deze wetenschappelijke grondslag Mendelisme genoemd". Goldschmidt (1952, p. 64) schrijft: „Seitdem (d.i. sinds 1900) haben sie (d.z. de wetten van Mendel) ihren Siegeslauf durch die Welt angetreten und zur Entstehung eines ganz neuen verwickelten Wissensgebietes geführt, das man auch als Mendelismus bezeichnet". De Vries wordt nergens genoemd. De reeds boven geciteerde Zweedse geneticus Arne Müntzing (1958) noemt De Vries alleen maar als herontdekker en later nog in verband met zijn mutatietheorie. Tschermak citeren wij aan het einde van dit artikel.

Uit de bovenaangehaalde citaten en werken, maar vooral uit Mendel's eigen leer moeten wij de conclusie trekken, dat 1865 was „the real starting point of modern genetics", al is de moderne uitbouw pas begonnen na 1900, het jaar der herontdekking. Terecht mogen wij ook aanhalen de woorden van de Nobelprijswinnaar voor de geneeskunde in 1933, Thomas Hunt Morgan: „In de 10 jaren, dat Gregor Mendel werkte aan zijn erwten in de tuin van een klooster, heeft hij de grootste ontdekking gedaan in de biologie, die in de laatste 500 jaar gedaan is" (Citaat, overgenomen uit Meijnecht 1950, p. 11).

De beantwoording van de tweede vraag: „Wanneer heeft De Vries kennis genomen van Mendel's werk?” heeft nog al wat moeilijkheden opgeleverd. Amsterdam heeft deze vraag zelf aan de orde gesteld, reden, waarom ik meen er niet aan te mogen voorbijgaan.

Stomps was op het Genetisch Congres te Bellagio (N.-Italië) van 1953 of 1954 geschokt door de uittaling van een der deelnemers, dat De Vries in het begin niet eerlijk geweest was en getracht had de naam van Mendel te verzwijgen. Verschillende deelnemers richtten nu tot Stomps het verzoek de ware toedracht bekend te maken. Dat heeft hij gedaan in de *Journal of Heredity* van nov.-dec. 1954, waarvan wij hier een korte samenvatting geven. „Reeds in 1889 was De Vries begonnen met zijn experimenteel werk in de tuin. Onbekend met Mendel's werk ontdekte hij de formule, die wij nu kennen als Mendel's wet. In 1900, juist toen hij van plan was de resultaten van zijn proeven te publiceren, kreeg hij een brief van prof. Beyerinck uit Delft, die hem schreef, dat hij wist, dat De Vries bezig was met de studie van bastaarden en dat hij hem daarom een overdruk zond van een werk uit 1865, geschreven door een zekere Mendel.

De Vries las dat geschrift en zag, dat de resultaten van zijn proeven, die hij voor geheel nieuw gehouden had, reeds 35 jaar van te voren waren gepubliceerd. Hij heeft daarom in zijn eerste artikel „Das Spaltungsgesetz der Bastarde” — door de Deutsche Botanische Gesellschaft op 14 maart 1900 ontvangen en gepubliceerd 25 april — het werk van Mendel nauwkeurig vermeld. Enkele dagen na het verzenden van dit artikel besloot De Vries hiervan een korte samenvatting te zenden aan de Comptes rendus de l'Académie des Sciences te Parijs. In dit stuk „Sur la loi de disjonction des hybrides” — voorgelezen op de vergadering van 26 maart te Parijs — heeft De Vries de naam van Mendel niet meer herhaald. Ongelukkigerwijze ontving Correns — de man, die volgens Stomps er de oorzaak van was, dat De Vries van oneerlijkheid beschuldigd werd — op 21 april, dus 4 dagen voor het verschijnen van De Vries' origineel artikel in het Duits, het bovengenoemde résumé, waarin de naam van Mendel niet voorkwam. Zonder twijfel, zo eindigt dit artikel, was het Beyerinck's overdruk, die De Vries in staat

stelde kennis te nemen van Mendel's werk”.

Afgezien van het feit, dat het jaar 1900 als het jaar, waarin De Vries kennis nam van Mendel's werk, zeker onjuist is, lijkt het mij, dat De Vries zeer onvoorzichtig gehandeld heeft door Mendel's naam te verzwijgen in het Franse artikel. Had hij tenminste daarin nog gezegd, dat dit een korte samenvatting was van het reeds verzonden Duitse artikel, dan had hij bovengenoemde beschuldiging kunnen voorkomen.

De reactie van de Académie te Parijs is mij onbekend. Het verslag van de vergadering van 26 maart zegt er niets over. De reactie van Correns is bekend. Nadat hij in zijn bovengenoemd artikel van 1900 eerst gezegd heeft, dat hij met zijn bastaarderingsproeven met maïsen erwtenrassen tot dezelfde resultaten gekomen is als De Vries, en ook, gelijk De Vries, iets nieuws meende ontdekt te hebben, schrijft hij: „Dann habe ich mich 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, soweit das in 1866 nur irgend möglich war”... (Correns 1900, p. 158). In een Nachschrift wijst Correns er op, dat De Vries in zijn Duitse publicatie wel aan Mendel gedacht heeft, die echter in de Comptes rendus met geen enkel woord genoemd wordt. Wij weten reeds, dat Correns zelf alle eer aan Mendel gegeven heeft door boven zijn artikel te plaatsen „Mendel's Regel”.

De reactie van Tschermak is ietwat vriendelijker — later is hij niet zo vriendelijk meer —, wanneer hij in zijn Nachschrift schrijft:

„Die gleichzeitige „Entdeckung Mendel's” durch Correns, De Vries und mich erscheint mir besonders erfreulich. Auch ich dachte noch im zweiten Versuchsjahre etwas ganz neues gefunden zu haben” (Tschermak 1900, p. 239).

In het Franse artikel van De Vries komen ook voor de termen *dominant* en *recessief*, waaruit Correns en Tschermak onmiddellijk zagen, dat De Vries Mendel's werk kende. Het enige, wat in dit artikel niet aan Mendel herinnert,

zijn — behalve dan de door De Vries gebruikte proefplanten — de laatste regels, waarin hij zegt, dat de door hem bereikte resultaten een bevestiging zijn van zijn principen, neergelegd in de Intracellulaire Pangenesis.

Heimans zegt in zijn afscheidscollege, dat De Vries het boek van Mendel kende sinds 1896 (Heimans 1959, p. 7). Deze mening is geheel in overeenstemming met de inhoud van een brief, die De Vries schreef aan Bailey, vlak voordat deze laatste in 1908 de 4e editie van zijn „Plant Breeding” uitgaf. In een voetnoot op blz. 155 van dat werk drukt Bailey met toestemming van De Vries een gedeelte van die brief af. De Vries schrijft als volgt: „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 that it was by means of your bibliography therein that I learnt some years afterwards of the existence of Mendel's papers, which now are coming to so high credit. Without your aid I fear I should not have them found at all”.

Waarom heeft De Vries pas „some years afterwards” kennis genomen van Mendel's werk? Hij had dat werk toch zo gemakkelijk kunnen raadplegen in de bibliotheek van de Koninklijke Akademie te Amsterdam, die sinds 1864 in ruilverkeer stond met de „Naturforschender Verein” te Brünn, zoals blijkt uit het Jaarboek 1864 van de Akademie. Bovendien, De Vries was er kind aan huis (lid sinds 1878). Onbegrijpelijk!

De verontschuldiging, die Stomps in het boven aangehaalde artikel aanvoert ter verklaring van De Vries' verzuim „but who would ever think of attempting to locate a popular magazine published by an obscure natural history society?” kan ik niet aanvaarden, daar de Koninklijke Akademie toch geen ruilverkeer aangaat met „an obscure society” en bovendien haar kostbare bibliotheekruimte niet in beslag laat nemen door „popular magazines”.

Bovenstaande regels moet de lezer beschouwen als enkele notities uit de geschiedenis der herontdekking van de Wetten van Mendel. De geschiedenis zal ongetwijfeld volledig tot haar recht komen op het symposium „Honderd jaar Mendel”, dat op 20 en 21 april te Amsterdam zal worden gehouden en ook op de bijeenkomsten, die in het buitenland worden voorbereid.

De ontwikkeling van de erfelijkheidswetenschap na 1900.

Na de herontdekking van de Wetten van Mendel heeft de genetica een enorme vlucht genomen. In het begin was het nog zoeken en tasten, maar toen men eenmaal de juiste weg gevonden had geschiedde de ontwikkeling van de erfelijkheidsleer in een tempo, dat nauwelijks meer bij te houden was.

Tegelijk met de pogingen de genetica te verdiepen en uit te bouwen is men ook direct begonnen met de praktische toepassing van de Mendelwetten, in het bijzonder van de onafhankelijkheidswet. Immers in het gegeven van de laatste wet — het onafhankelijk mendelen van de erfactoren — lag de mogelijkheid raszuivere planten of dieren te kweken of te fokken, waarin de door de kweker of fokker gevraagde, dus gunstige eigenschappen gecombineerd werden. De grote pionier op dit gebied was Tschermak, „der Altmeister der Pflanzenzüchtung”. Zijn praktische ervaring op het gebied van het rassenonderzoek bracht hij in toepassing in de talrijke veredelingsinstellingen, die hij oprichtte of waar hij leiding aan gaf. Tot zijn belangrijkste kweekproducten behoren o.a. de oliepompen zonder ranken en de Non plus ultra tarwe (Dumon 1963, p. 14). Talrijk zijn de constante rassen met gecombineerde gunstige eigenschappen, die nadien zijn gekweekt. Zo is men bv. in het proefstation Svalöv in Zweden er in geslaagd koren te kweken, dat onvatbaar is voor roest en een korte rijptijd heeft. Dat het verkrijgen van dergelijke resultaten van grote betekenis is voor landbouw en voeding spreekt vanzelf. Daarom heeft men in Duitsland, in navolging van Zweden, voor de Wereldoorlog II grote aandacht geschonken aan het kweken van rassen met nieuwe combinaties, om aldus de productiemogelijkheden te vergroten.

De bovenbedoelde uitbouw van de genetica kon pas voorgoed beginnen, toen men de betekenis van de chromosomen had leren kennen. Weismann had reeds in 1892 het denkbeeld uitgesproken, dat de chromosomen de dragers zouden zijn van de erfelijke eigenschappen. Dat vermoeden is op schitterende wijze bewaarheid door datgene, wat geschiedt bij de aanstonds te bespreken reductiedeling en door het onderzoek van Morgan.

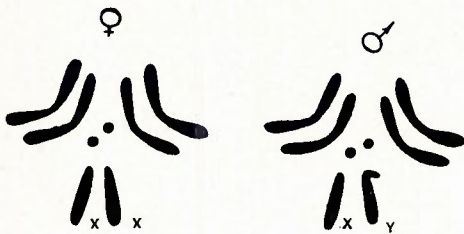


Fig. 1. De 4 paar chromosomen van het bananenvliegje, *Drosophila melanogaster*. Naar Morgan

Chromosomen (= kleurlichamen, zo genoemd omdat ze gemakkelijk met bepaalde kleurstoffen te kleuren zijn) zijn lichaampjes, die tijdens de kerndeling optreden en ontstaan zijn uit het kernskelet van de rustende kern. Zij hebben meestal de vorm van staafjes en komen steeds in paren voor (één vaderlijk en één moederlijk chromosoom). Het aantal chromosomen is voor iedere plant- of diersoort constant. Zo heeft de erwten van Mendel 14 chromosomen, het bananenvliegje van Morgan 8 chromosomen (fig. 1). De mens heeft 46 chromosomen. Men schrijft dit aldus: $2n = 14, 8$ of 46 . Elk chromosoom is opgebouwd uit schijfjes of *chromomeren*, die lineair gerangschikt zijn, zodat men zo'n staafje kan vergelijken met een parelsnoer. In het chromosoom is gelegen het *gen* of de stoffelijke drager van de erfelijke eigenschap. Het oorspronkelijke woord „pangeen” van De Vries is door Johanssen verkort tot „gen”.

Hoe kleiner het aantal chromosomen is, des te groter is het aantal genen, dat in één chromosoom gelegen is. Zo is het aantal chromosomen bij de bananenvlieg, *Drosophila melanogaster*, 4 paar en het aantal erfelijke eigenschappen ± 600 . Met dit vliegje heeft de Amerikaanse professor **Thomas Hunt Morgan** (1886 - 1945) met zijn school jarenlang gewerkt en zijn werk is, zoals wij reeds vernomen hebben, uiteindelijk bekroond met de toekenning van de Nobelprijs voor de geneeskunde, omdat het erfelijkheids-onderzoek van uitzonderlijk belang is niet alleen voor de anthropologie, maar ook voor de geneeskunde.

Morgan kon de erfelijke eigenschappen van zijn vlieg verdelen in 4 groepen; de eigenschappen van één groep liggen in hetzelfde chromosoom en zijn dus aan elkaar gekoppeld. Hij slaagde er zelfs in de plaats van ieder gen in

het chromosoom te bepalen, zodat wij met Sirks de chromosomen kunnen vergelijken met straten en de chromomeren, waarin de genen zijn gelegen, met huizen, die nu ook ieder van een huisnummer zijn voorzien.

Wat gebeurt er bij een kerndeling, die steeds aan iedere celdeling vooraf gaat? Bij iedere kerndeling worden de chromosomen, die zich intussen verdubbeld hebben, overlans gespleten, zodat het aantal chromosomen verdubbeld wordt ($2 \times 2n$). Iedere nieuwe kern krijgt dan de helft er van, dus $2n$, waardoor het te verklaren is, dat iedere lichaamcel hetzelfde aantal chromosomen heeft en hetzelfde aantal erfelijke eigenschappen.

Er is echter nog een andere kerndeling, de *reductiedeling*, d.i. de deling, waarbij de chromosomen niet overlans splijten, maar waarbij het aantal chromosomen tot op de helft gereduceerd wordt. $2n$ splitst zich dus in twee groepen van n . Deze kerndeling is noodzakelijk bij de vorming van de geslachtscellen. Iedere gamet krijgt dan n chromosomen en door samensmelting van twee gameten ontstaat dan de nieuwe cel met $2n$ chromosomen, de bevruchte eicel, waaruit het nieuw individu zich ontwikkelt. Zo blijft het aantal chromosomen constant.

Nemen wij als voorbeeld een bastaard en letten wij dan alleen op één kenmerk. Wij schrijven de bastaard Aa . Bij de reductiedeling gaat A naar de ene zijde, a naar de andere. Er zijn evenveel gameten met A als met a . Dit is juist wat Mendel gezegd heeft: 50% heeft de dominante eigenschap, 50% de recessieve. In het gebeuren bij de reductiedeling zien wij derhalve het essentiële van de Mendelsplitsing. Het is wel haast overbodig te zeggen, dat het mechanisme van de reductiedeling aan Mendel onbekend was, daar deze deling pas voor het eerst is waargenomen door **Boveri** in 1883.

Wij hebben boven gezien, dat vele genen in één chromosoom kunnen liggen. In normale omstandigheden gedraagt zich die groep van aan elkaar gekoppelde genen als één mendelend gen. De koppeling kan echter verbroken worden. Vlak vóór de reductiedeling liggen de chromosomen van één paar over elkaar en nu kan het gebeuren dat tijdens de overkruising uitwisseling van genen plaats vindt (fig. 2), (*crossing-over*).

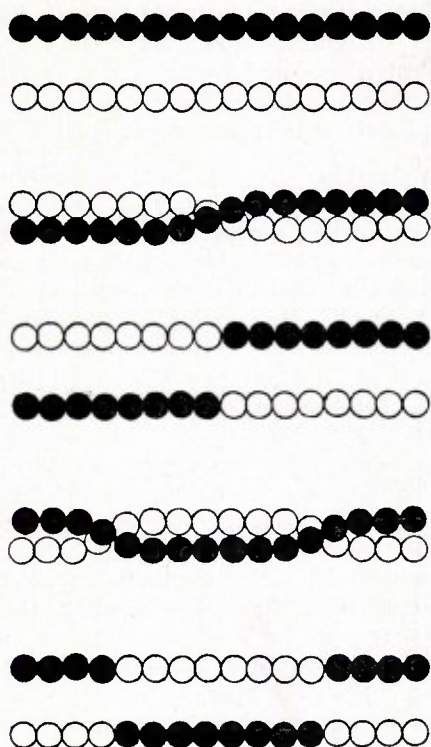


Fig. 2. Boven liggen de twee chromosomen naast elkaar; ze wijken zo uiteen bij de reductiedeling, dat de genen normaal blijven liggen. Dan volgt een geval van overkruising der chromosomen, gevolgd door uitwisseling der genen, en daaronder een geval van dubbele overkruising met uitwisselingen der genen.

Naar Geerts en Brouwer.

Den krijgen wij bij de reductiedeling een geval, afwijkend van de Mendelregel, maar het is duidelijk, dat die afwijking het gevolg is van het afwijkend gedrag der chromosomen. Dat is dan een van de gecompliceerde gevallen, waarover boven gesproken is. Er zijn natuurlijk nog meer „afwijkende” Mendelgevallen, zoals de gevallen met cryptomere, epistatische, hypostatische factoren enz. gevallen, die uiteindelijk weer de Mendelregel bevestigen, maar dat alles kan de lezer in de leerboeken vinden. Ook zal niet gesproken worden over de bepaling van het geslacht.

Na Morgan heeft het onderzoek van de chromosomen niet stilgestaan. De Nobelprijswin-

naars Watson (U.S.A.) en Crick (Engeland) zijn in 1953 doorgedrongen tot de moleculaire structuur van het gen en hebben de geheime code van de erfelijkheid trachten te vertalen. De genen zijn voornamelijk opgebouwd uit grote en complexe moleculen van *desoxy-ribonucleïnezuur*, afgekort DNZ of naar het Engels DNA. Het DNZ molecuul bestaat uit honderden nucleotiden, die in lange ketens zijn verenigd. Een nucleotide is een gecompliceerde chemische verbinding, die uit 3 componenten bestaat, waarvan één een base. Twee nucleotidenketens zijn verbonden via hun basen door middel van een waterstofbrug. Die verbinding kan men vergelijken met de trede van een ladder. Wij hebben dus een ladderstructuur, maar daar de ladder spiraalsgewijze gewonden is, ziet het geheel er uit als een wenteltrap.

En nu de codering. Er zijn 4 typen van nucleotiden, die alleen door hun basen verschillen. Die 4 basen zijn de codeletters, aangeduid als A, T, C en G, de beginletters van de basen. Hun opeenvolging en ligging links en rechts in de trede zijn echter verschillend bij alle organismen, gelijk ook het aantal treden in één molecuul. Wanneer men nu bedenkt, dat het aantal treden honderden kan bedragen, dan kan men zich voorstellen, dat het aantal variatiemogelijkheden in de miljoenen loopt. De opeenvolging der basen is de genetische code.

Deze door Watson en Crick ontworpen wenteltrapstructuur zou volgens de genetici alle eisen inhouden, die men daaraan meent te moeten stellen van de zijde der erfelijkheidsleer. Voor bijzonderheden moeten wij verwijzen naar de moderne leerboeken of naar Kosmos 60, 7, mei 1964, p. 323 e.v. Zie ook Bosch 1965. Verder zien wij ook af van de inwerking van het gen op het cytoplasma.

Men hoopt in de naaste toekomst de genetische code volkomen te ontraadselen.

Het door Mendel gelegde fundament van de erfelijkheidsleer is door de resultaten van het werk der genetici van de 20e eeuw niet aan het wankelen gebracht. Wij willen daarom ook eindigen met de woorden, die Tschermak, tachtig jaar oud zijnde, schreef, toen hij een terugblik wierp op de herontdekking van Mendel's werk: „Gregor Mendel ist heute gewissenmaszen der Grundstein und Träger eines nach

Breite und Höhe stetig fortwachsenden Lehrgebäudes, das Symbol einer überaus fruchtbaren Richtung wissenschaftlicher und praktischer Arbeit, die gegenwärtig jeder Biologe als „Mendelismus“ kennt und benennt“ (Tschermak 1951, p. 25).

ZUSAMMENFASSUNG

Am 8. Februar 1865 hielt der Augustinerpater Gregor Mendel in Brünn seinen ersten Vortrag über das Thema: „Versuche über Pflanzen-Hybriden“. Dem folgte ein zweiter am 8. März. Beide Vorträge sind unter obigen Titel erschienen in den „Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn“, IV. Band 1865 (erschienen in 1866). Dieses Werk enthält die Grundlage der modernen Erblchkeitslehre. Dem hundertsten Jahrestag des ersten Vortrages in Ehren gibt der Verfasser eine Uebersicht über Mendels Leben und Arbeit, die Geschichte der Wiederentdeckung von Mendels Gesetze im Jahre 1900 und die Entwicklung der Erblchkeitslehre nach 1900.

Der Verfasser weist die Auffassung von Stomps und Heimans von der Hand, dasz die „Intracelluläre Pangenesis“ von Hugo de Vries (1889) die Geburtsurkunde der theoretischen Erblchkeitslehre enthalte. Die Grundlage davon finden wir bei Mendel im Jahre 1855.

Der Verfasser weist weiter daraufhin, dasz De Vries schon 1892 Mendels Werk zitiert fand bei Bailey, dasz er jedoch erst einige Jahre später — 1896 nach Heimans (1959) — diese Arbeit in Rate gezogen habe. Die Entschuldigung, die Stomps (1954) für diesen Fehler des De Vries anführt: „but who would ever think of attempting to locate a popular magazine published by an obscure natural history society“ kann der Verfasser nicht annehmen, da die Königlich Niederländische Akademie für Wissenschaften in Amsterdam schon 1864 mit jener „obscure society“ in Brünn einen Tauschverkehr hatte.

LITERATUUR

- Bosch, L. 1965. — Geen spel als het spel met de genen. Rede 22 jan. Leiden.
- Correns, C. 1900. — G. Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Berichte der Deutschen Bot. Gesellschaft. Band XVIII, S. 158—168.
- Dumon, A. G. 1963. — In Memoriam Erich von Tschermak-Seysenegg (15 november 1871—11 oktober 1962). Biologisch Jaarboek, Dodonaea Gent 38, blz. 8—20.
- Goldschmidt, Richard. 1952. — Die Lehre der Vererbung. Vierte Auflage. Verständliche Wissenschaft, zweiter Band. Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- Heimans, J. 1947. — De Elementen der Genetica. Rede uitgesproken bij de aanvaarding van het ambt van hoogleraar aan de Universiteit van

- Amsterdam op 10 maart 1947. Amsterdam.
- 1959. — Zeventig jaren pangenlenleer. Afscheidscollege 12 dec. Amsterdam.
- Meijknicht, J. G. 1950. — Gregor Mendel. De ontdekker der erfelijkheidswetten. Bussum.
- Müntzing, Arne. 1958. — Vererbungslehre. Methoden und Resultate. Stuttgart.
- Sirks, M. J. Handboek der Algemeene Erfelijkheidleer. Derde druk. 's Gravenhage.
- Stomps, Th. J. 1954. — On the rediscovery of Mendel's work by Hugo de Vries. Journal of Heredity. Vol. XIV. 6. pp. 293, 294.
- Tschermak, E. 1900. — Ueber künstliche Kreuzung bei Pisum Sativum „Berichte der Deutschen Botan. Gesells. Band XVIII, S. 232—239.
- 1951. — Historischer Rückblick auf die Wiederentdeckung der Gregor Mendelschen Arbeit. Verhandl. der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, 92. Festschrift anlässlich des 100-jährigen Bestandes der Z.B.G.
- Vries, Hugo de. 1889. — Intracelluläre Pangenesis. Jena.
- 1900a. — Sur la loi de disjonction des hybrides. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. T. CXXX. pp. 845—847.
- 1900b. — Das Spalungsgesetz der Bastarde. Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft. Band XVII. S. 83—90.

FORAMINIFERA FROM THE CRETACEOUS OF SOUTH-LIMBURG, NETHERLANDS LXXVII

Arenaceous Foraminifera attached to the walls of holes in the hard grounds of the Lower Md in the quarry Curfs:

Coscinophragma cribrorum (Reuss);
Placopsilina cenomana d'Orbigny;
Bdelloidina vincentownensis Hofker.

by
 J. HOFKER

Specimens of the hard rock, containing holes were gathered by Prof. Voigt, Hamburg and the author in the quarry Curfs from the Lower Md. On the walls of these holes often beautifully preserved specimens are found of attached Foraminifera, mainly arenaceous species.

Frequently basal parts and stems are found of what I described in 1928 (Natuurhist. Maandblad, 17, pp. 105-108, figs. 1-7) as *Polyphragma cribrorum* Reuss, which species has