Dit proefschrift met stellingen van

FRANS EGBERT NIJDAM,

landbouwkundig ingenieur, geboren te Groningen den 27sten Januari 1901, is goedgekeurd door den promotor: Dr. J. A. HONING, hoogleeraar in de algemeene erfelijkheidsleer van plant en dier.

De Rector magnificus der
Landbouwhoogeschool,
J. H. THAL LARSEN.

Wageningen, Mei 1932.

Kruisingen

met

Trifolium Pratense L.

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS Ir. J. H. THAL LARSEN TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN VAN EENE COMMISSIE UIT DEN SENAAT DER LANDBOUWHOOGESCHOOL TE WAGENINGEN OP WOENSDAG 6 JULI 1932 TE 15 UUR

DOOR

FRANS EGBERT NIJDAM

'S-GRAVENHAGE
MARTINUS NIJHOFF
1932

(Overdruk uit Genetica XIV Afl. 3/4)

Copyright 1932 by Martinus Nijhoff, The Hague, Netherlands
All rights reserved, including the right to translate or to reproduce this book or parts thereof in any form

PRINTED IN THE NETHERLANDS

AAN MIJN OUDERS EN
AAN MIJN VROUW

Gaarne maak ik van de gelegenheid gebruik hier mijn dank te kunnen betuigen aan allen, die tijdens mijn studie aan de Landbouwhoogeschool tot mijn vorming hebben bijgedragen, of nadien mij bij de bewerking van dit proefschrift op eenigerlei wijze behulpzaam zijn geweest.

Hooggeleerde Honing, Hooggeachte Promotor, Uw raad en Uw critiek hebben mij tot voordeel gestrekt. Uw warme belangstelling, waarvan de reizen, die gij telkenjare naar mijn proefveld ondernaamt, getuigen, en de gastvrijheid, die ik in Uw laboratorium steeds mocht genieten, maken, dat ik U grooten dank verschuldigd ben.

Hooggeleerde Aberson, mijn werkkring in Deventer doet mij nog dagelijks profiteeren van de inzichten, die Gij mij op Uw colleges en in Uw laboratorium hebt doen verwerven.

Ook aan de agrogeologische colleges, Hooggeleerde van Baren, blijft door mijn onderwijs een dankbare herinnering levend.

De maanden, dat ik in Uw laboratorium ben werkzaam geweest, Hooggeleerde Söhngen, reken ik tot de prettigste uit mijn studietijd.

Uw colleges, Hooggeleerde Mayer Gmelin, waren mij een voorbeeld van nauwkeurige behandeling der stof.

Hooggeleerde Broekema, bij U mocht ik het onderwerp bewerken, waaruit tenslotte dit proefschrift is gegroeid. De volle vrijheid, die Gij mij hebt gelaten bij de keuze van de richting, waarin het onderzoek zou worden ontwikkeld, waardeer ik bijzonder.

Voor het verrichten der kweekproeven werd mij door wijlen Dr. Vuyck jaarlijks een deel van het proefterrein der Middelbare Koloniale Landbouwschool ter beschikking gesteld. Dat Gij, geachte Dr. Zeylstra, deze gewoonte zijt blijven volgen, stel ik op hoogen prijs.

In de jaren, dat de onderzoekingen in Deventer zijn verricht, werd daaraan, eerst door het Curatorenfonds der Landbouwhoogeschool en later door het Löhnis-fonds, financieele steun verleend. Het is mij een genoegen beide stichtingen hiervoor thans van harte dank te kunnen zeggen.

KRUISINGEN MET *TRIFOLIUM PRATENSE L.*

door F. E. NIJDAM

INHOUD

I. INLEIDING. 163
II. TECHNIEK DER BESTUIVING; TWEEZADIGE PEULEN; CHENILLEVORMING 165
III. ZELF- EN KRUISINGS-INCOMPATIBILITEIT . . 169
IV. DE ZAADKLEUR 185
1. DE KLEURVARIATIES 185
2. BOUW VAN DE ZAADHUID; LOCALISATIE EN AARD DER KLEURSTOFFEN 189
3. WIJZE VAN SELECTIE 192
4. SELECTIE VAN CONSTANT GEELZADIGE VORMEN . . . 194
5. NUANCES IN DE GELE KLEUR. 197
6. INVLOED VAN EEN FACTOR VOOR VIOLETVORMING . . 198
7. SELECTIE OP VIOLETZADIGHEID. 204
8. DE VIOLETNUANCES 204
9. KRUISINGEN VAN GEEL- MET VIOLETZADIGE PLANTEN 205
A. *De F_1-generaties.* 206
B. *De F_2-generaties.* 208
C. *Terugkruisingen van F_1-planten met geel- of violetzadige exemplaren* 214
10. KRUISINGEN MET DEN WITBLOEIER; „BRANDNEUS"-PATROON EN VLEKTEEKENING OP HET ZAAD. 219
11. SAMENVATTING MET BETREKKING TOT DE ZAADKLEUR 221
V. DE BLOEMKLEUR 223
VI. AFWIJKINGEN BIJ DE BLADGROENVORMING . 231
1. HET *chlorina*-TYPE 231
2. WIT- EN GEELBONTHEID. 235

3. CHLOROPHYLVRIJE KIEMPLANTEN 236
4. MOZAÏEK 238
VII. ONVOLKOMEN ONTWIKKELING DER MEELDRADEN 240
VIII. DE PLATLIGGENDE KLAVER. 244
IX. DE *NANELLA*-VORM 250
X. DE *NANA*-VORM 264
SAMENVATTING VAN DE BELANGRIJKSTE RESULTATEN 269
SUMMARY 272
LITERATUUR 275

I. INLEIDING

De verscheidenheid in kleur der zaden is een opvallende eigenschap bij roode klaver. Men heeft telkens weer getracht tusschen de zaadkleur en andere hoedanigheden van de plant verband te vinden. Een prognose door zaadanalyse omtrent verschillende, voor de cultuur belangrijke eigenschappen, is juist bij dit gewas een zaak van groot practisch belang. Aan zaad van onbekende origine zou het daardoor mogelijk worden iets omtrent de kwaliteit van het er uit te kweeken gewas te voorspellen. Zoo heeft men de herkomst zelf uit de zaadkleur trachten af te leiden (27), en verder is gezocht naar samenhang tusschen zaadkleur en duizendkorrelgewicht (5, 24, 27, 33, 37, 54) hardschaligheid (49), kiemkracht, kiemenergie (24, 54) en vroegrijpheid (22, 54).

Bij al deze onderzoekingen, die vaak geheel tegenstrijdige resultaten hebben opgeleverd, is men steeds uitgegaan van handelszaad. Daarbij wordt de fout begaan, dat men de uitgezochte zaden met eenzelfde kleur als gelijk beschouwt, wat betreft hun aanleg voor de kleureigenschappen. Het kan echter gebeuren, dat van twee, uit geelkleurige korrels gegroeide planten de een die eigenschap zeer volledig op haar nakomelingschap zal overdragen, terwijl de ander overwegend violet zaad voortbrengt. Zoo er nu werkelijk correlaties bestaan, dan kunnen deze op die wijze nooit met zekerheid worden vastgesteld, hetgeen zich dan ook in de tegenstrijdigheden der verkregen uitkomsten wel afspiegelt. Wil men op goeden grondslag de samenhang tusschen zaadkleur en andere eigenschappen nagaan, dan moet dat gebeuren met planten, die eenkleurig zaad produceeren en deze eigenschap zooveel mogelijk constant bezitten.

Bij het kweeken van zulke planten met constant eenkleurige zaden, en bij de daarmede uitgevoerde kruisingen, die ten doel hadden de genetische verschillen tusschen de afzonderlijke kleurtypen op te sporen, is vaak enkele generaties lang in nauwe familieverwant-

schap geteeld. Recessieve factoren krijgen dan meer, dan wanneer er vrije kruising plaats heeft, een kans tot uiting te kunnen komen, waardoor de analyses omtrent dwergvormen, verschillende bloemkleurtypen, afwijking bij de bladgroenvorming en stuifmeelproductie mogelijk worden.

Die uiteenloopende kenmerken zijn voor en na in de cultures komen opdagen, en hebben dan steeds de aandacht afgeleid van het oorspronkelijke doel, de analyse der zaadkleur, wat zoo gemakkelijk plaats vond, daar deze plantensoort genetisch nog zoo weinig is bestudeerd.

Achtereenvolgens vindt het onderzoek dezer verschijnselen, welke nu uiteraard weinig samenhang bezitten, bespreking.

Het uitgangsmateriaal is door slechts enkele planten geleverd. In 1924 zijn uit een Canadeesch en een inlandsch zaadmonster zuiver geel- en zuiver violetkleurige zaden gezocht. De daaruit gegroeide planten werden in 1925 op zaadkleur gekeurd en enkele, die de uitgangstint het best reproduceerden, voor verder gebruik aangehouden. Dit waren de planten 1.25 en 17.5 van Canadeeschen oorsprong en 2.6, 2.8 en 9.4 uit Roosendaalsch zaad. Uit deze zijn alle verdere generaties voortgekomen. Alleen is in 1928 nog een witbloeiende plant W (1928) in de kruisingen betrokken.

II. TECHNIEK DER BESTUIVING; TWEEZADIGE PEULEN; CHENILLE-VORMING

Roode klaver heeft, als belangrijk cultuurgewas met groote verspreiding, reeds veelvuldig de aandacht gehad van tal van onderzoekers, die dan meestal hebben getracht om vraagstukken, de practijk der teelt of der veredeling betreffende, op te lossen. Het is daarbij nog zelden tot genetische analyses gekomen. Bij het erfelijkheidsonderzoek stelt deze plant den proefnemers moeilijkheden in den weg, die ongetwijfeld niet tot experimenteeren hebben aangemoedigd. Roode klaver is zelfsteriel; bij het experiment is men dus op kruising aangewezen, waardoor het gestelde doel meestal moeilijker bereikbaar wordt, dan indien zelfbestuiving mogelijk was geweest. De belangstelling voor zelffertiele planten, die sporadisch voorkomen, is algemeen; de pogingen, welke gedaan zijn, om daaruit zelffertiele stammen te kweeken, beoogen uitsluitend de veredelingstechniek te vergemakkelijken.

Het kruisen is namelijk een vrij omslachtig werk, waarbij veelal van hommels gebruik gemaakt wordt. In de natuur komt de bestuiving door hommelbezoek tot stand, want hommels kunnen met hun lange tong gemakkelijk de nectar bereiken, die onder in de diepe bloemkroonbuis wordt aangetroffen. Zij zijn echter niet de eenige insecten, die overdracht van stuifmeel bewerkstelligen. MÜLLER (48) noemt een heele rij van bezoekers, die honing of stuifmeel op de bloemen komen zoeken, en later zijn er nog telkens meer gesignaleerd. (23). Onder de stuifmeelverzamelaars vermeldt MÜLLER uitdrukkelijk de honingbij. Wat bijen voor de bevruchting kunnen presteeren blijkt uit de onderzoekingen van WESTGATE (67), LINDHARD (41) en SCHLECHT (56). WESTGATE plaatste midden in een klaverveld een kooi van gaas met mazen, die, wijd genoeg om bijen door te laten, de hommels buitensloten. In deze ruimte kwam een bijenkast te staan, en hij zegt, dat, terwijl de meeste bijen uitvlogen om elders voedsel

te zoeken, er steeds een aantal binnen de kooi op de klaverhoofdjes stuifmeel gaarde. De zaadzetting was niet minder goed, dan wanneer in een kooi van dezelfde afmetingen hommels werden opgesloten. Bijen, bij een paar planten in een isolatiehuis gebracht, geven slechte uitkomsten (42). Men leest, dat zij op den akker vooral op de tweede snede worden aangetroffen. De reden daarvan wordt gezocht in de kortere kroonbuis, die de bloemen van dezen nagroei bezitten (12), doch metingen daaromtrent bevestigen dit niet (56). MARTINET is het gelukt een klavervorm te kweeken met een zóó gedrongen bloembouw, dat de nectar voor de honingbij toegankelijk is (Bienenklee), terwijl ook LINDHARD (41) in Zweden zoo'n ras gekweekt heeft. In eigen cultures zijn korte bloemen vaak opgetreden in ingeteelde stammen, uit schrale, armelijk ontwikkelde planten bestaande, of bij exemplaren met neiging tot vergroening. Volgens LINDHARD is de in 't wild voorkomende, kortkronige vorm, *Trifolium pratense var. parviflorum Bab.*, een dergelijke, tot monstruositeit neigende afwijking.

De „bijenklaver" heeft echter geen ommekeer in de techniek der bestuiving gebracht (30). FRUWIRTH (26) beveelt in zijn handboek de methode met hommels aan. Hij zelf paste deze manier het eerst toe, en later hebben velen, die met roode klaver kruisingen hadden te verrichten, er gebruik van gemaakt. Uitvoerige beschrijvingen zijn te vinden bij MAYER GMELIN (42), LINDHARD (41), SCHLECHT (56) e.a. De resultaten kunnen uitnemend zijn. Men moet echter steeds de beide te kruisen planten samen onder een isolatiekooi sluiten, wat bezwaar geeft, indien een bepaalde plant met meer dan één andere moet worden gekruist, en ondoenlijk wordt, als het er om gaat een aantal planten in alle mogelijke combinaties onderling te bestuiven, zooals bij het, later te bespreken, incompatibiliteitsonderzoek noodig is geweest.

Verder is de hommeljacht, schoon wel zeer amusant, een tijdroovende, en lang niet altijd succesrijke bezigheid. Ik ben daarom, na een jaar met hommels te hebben gewerkt, er toe overgegaan de bloemhoofdjes in knoptoestand afzonderlijk in te hullen in perkamentpapieren zakjes, waarin de bloemen zich fraai ontwikkelen. De bestuiving wordt uitgevoerd door van beide te kruisen exemplaren beurtelings een aantal bloemen te „prikken" met een spits gevouwen stukje stevig filtreerpapier. Het papiertje wordt daarbij in de kroonbuis van een bloem gestoken, en als dit op het goede tijdstip gebeurt,

dan bewerkstelligt men, dat de vereenigde nagels van zwaarden en kiel terugslaan, terwijl de meeldraden en de stempel gelijktijdig met het papiertje in aanraking komen.

Ik laat het achterwege de bloembouw in detail te beschrijven. MÜLLER (48) heeft van de mechanische uitrusting der bloem een helder beeld gegeven, dat nog steeds vrijwel ongewijzigd kan worden geaccepteerd. Alleen bij IRMISCH (35), maar daar in ander verband, is gewezen op de eigenaardige verdikking van den stijl, juist daar ter plaatse waar de sleuf, door de negen vergroeide meeldraden gevormd, dezen bijna geheel omsluit. Die inrichting werkt er zeker toe mede, dat de meeldraden hun oorspronkelijken stand bewaren, als, bij het inbrengen der tong in de bloemkroonbuis, het stelsel van zwaarden en kiel terugslaat.

Bij bovengenoemde handelwijze blijven aan het ruwe papier tallooze stuifmeelkorrels kleven, en het om en om behandelen der bloemen van de eene en de andere plant veroorzaakt een uitnemende bevruchting. Na de bestuiving blijven de bloemhoofdjes het perkamenten omhulsel behouden. Daar ook de rijping der zaden en de ontwikkeling der zaadkleur hierin zeer goed verloopen, worden zij tot het oogenblik der rijpheid in de zakjes gelaten. Bijna steeds kan vier weken na bestuiving worden geoogst. Deze bestuiving met de hand wordt ook door anderen zoo toegepast (56). Men maakt, inplaats van het papiertje, wel gebruik van een houtje of een penseeltje. Voor elke bestuiving kan een nieuw papiertje genomen worden, en men heeft alleen de handen te desinfecteeren met alcohol, want droog stuifmeel poedert dikwijls ver in 't rond.

De hoeveelheid zaad, welke men op deze wijze verkrijgt, is meestal niet groot. Als een hoofdje in vollen bloei zorgvuldig wordt bestoven, zullen bij de oogst toch zelden meer dan een honderdtal zaden te voorschijn komen, want iedere bloem levert er slechts één, hoogstens twee. Het vruchtbeginsel bevat twee zaadknoppen, waarvan er als regel maar één tot ontwikkeling komt. In de literatuur is te vinden, dat er nooit meer dan één zou uitgroeien tot zaad (67). Men behoeft meestal echter niet lang te zoeken om tweezadige peulen te vinden. NESZLER (49) en SCHLECHT (56) hebben aan het voorkomen er van in 't bijzonder hun belangstelling gewijd, en zij doen opgave omtrent het percentage, dat zij hebben waargenomen. Uit eigen aanteekeningen meen ik wel te kunnen afleiden, dat het verschijnsel mede door

erfelijke factoren wordt bepaald, doch zeker is daarnaast ook het milieu van invloed, want bij de rijpe hoofdjes, door kunstmatige bestuiving verkregen, is het aantal tweezadige peulen steeds veel grooter dan bij de vrij afgebloeide derzelfde plant. Als voorbeeld zij gegeven: exemplaar 2.10 (1929) gaf bij kunstmatige bevruchting in 60 zaaddragende peulen 76 zaden in een bepaald bloemhoofdje. Van dezelfde plant bezat een vrij afgebloeid hoofdje 93 gevulde peulen met 100 zaden. Bij de eerste dus in 16 van de 60 gevallen vorming van tweelingen, bij de laatste in 7 van de 93.

Voor kruising worden de fraaiste knoppen uitgezocht. De bestuiving geschiedt zorgvuldig, dieven worden uitgenepen, terwijl het aantal bloemen, dat per hoofdje bevrucht wordt, als regel klein is, daar meestal bestuiving plaats heeft, voordat alle knoppen zijn ontloken. Tweezadigheid is dus ten deele ook zeker als voedingsmodificatie op te vatten.

In serie 15 (1929) trad chenille-vorming op (afb. 1*b*. 4) Het verschijnsel ontsnapt gemakkelijk aan de waarneming, want alleen als de peultjes met het pincet worden gepeld, blijven de zaden verbonden. De chenilles zijn slechts bij een zeker aantal der individuen uit genoemde groep gevonden en het is daarbij nog gebleken, dat niet in alle tweezadige vruchten van een plant, die chenilles kan voortbrengen, de zaden aan elkaar vastzitten.

III. ZELF- EN KRUISINGS-INCOMPATIBILITEIT

Roode klaver levert als regel geen zaad na zelfbestuiving. Een enkel bloemhoofdje, dat vóór den bloei geïsoleerd wordt, en aan zich zelf overgelaten, brengt hoogst zelden een enkel zaadje voort, terwijl ook zelfbestuiving door middel van hommels, opgesloten met één plant in een gazen kooi, of met de hand verricht, geen resultaat geeft. Deze ervaring is telkens weer opgedaan en DARWIN (12), DE VRIES (65), FRUWIRTH (29), MAYER GMELIN (42), FRANDSEN (25), WESTGATE (67) en SCHLECHT (56) maken er melding van. Bij de vele experimenten is geen middel onbeproefd gelaten om de planten tot zelfbevruchting te brengen. Dat echter nooit effect wordt verkregen, als men, inplaats van bloemen met eigen stuifmeel te voorzien, kruist met andere bloemen van hetzelfde hoofdje, dezelfde plant, of een andere plant, die door scheuring met de eerste uit eenzelfde exemplaar is verkregen, spreekt vanzelf. (26, 56).

Toch hebben wel andere onderzoekers ook zelffertiele planten ontdekt. FERGUS (20) vond, dat van 650 zelfbestoven planten er 32 zaad leverden. Hij verkreeg in totaal 153 zaden, waaruit weer 79 planten werden gekweekt, die, opnieuw zelfbestoven, gemiddeld 13,1 zaden per plant gaven. In 't algemeen viel te constateeren, dat de nakomelingen van planten, die bij zelfbestuiving naar verhouding rijkelijk zaad hadden gegeven, dit vermogen opnieuw bezaten. KIRK (40) verkreeg bij soortgelijke proeven zaad bij 146 van 430 bloemhoofdjes. GRABNER (26) had steeds met zelfbestuiving zeer behoorlijk resultaat en ook WEXELSEN (66) ontmoette een zeer zwakke zelffertiliteit.

In eigen cultures zijn eenige malen zelffertiele planten voorgekomen. Uit een kruising van het type Gg × GG, waarin G de grondfactor voor anthocyaanvorming voorstelt, ontstond in 1930 een nakomelingschap, uit 24 planten bestaande, waarvan één witbloemig was. De reciproke kruising gaf 17 exemplaren, die uitsluitend roodbloemig

waren. Voor de hand ligt, het ontstaan van dien eenen witbloeier door zelfbestuiving van de Gg moederplant te verklaren. Zelfbestuiving van den witbloeier had vorming van een 10-tal zaden ten gevolge, welke niet kiemkrachtig bleken te zijn. Later is nog tweemaal uit kruisingen, voor te stellen door gg × GG een witbloeier in de roodbloemige F_1 te voorschijn gekomen. In een dezer gevallen bezat de witbloemige moederplant „brandneus"-zaden evenals de dochterplant met gelijke bloemkleur. Daar deze eigenschap recessief is, is het ook hier plausibel aan zelfbestuiving te denken. De oorzaak der toch zeker als regel voorkomende zelfsteriliteit moet gezocht worden in te langzamen groei van de stuimeelbuis in het stijlweefsel. Hierover is door MARTIN (45) bij roode klaver onderzoek verricht.

Bij verschillende plantensoorten is het mogelijk om, gebruik makend van bepaalde omstandigheden, zelfsteriele planten tot zelfbevruchting te brengen. Zoo gelukt het bij tabak bijv. door bestuiving in knoptoestand (bud-pollination) of door bestuiving tegen het einde van den bloei (end-season-fertility) in bepaalde gevallen zelfbevruchting te verkrijgen (EAST — 16). Deze pseudo-fertiliteit door knopbestuiving is ook bij roode klaver door WILLIAMS (69) en in eigen onderzoek geconstateerd. Het stuifmeel treedt bij klaver reeds uit de helmknoppen te voorschijn als de bloem nog niet is ontloken en als men een bloemknop pelt, wordt de stempel steeds vol met eigen stuifmeel gevonden. Dat deze spontane zelfbestuiving nooit effect heeft, deed vermoeden, dat stuifmeelkieming moet worden voorafgegaan door een mechanische beschadiging van het stempelweefsel, zooals bij de zelfincompatibele *Laburnum vulgare* is gebleken noodig te zijn (36).

Bij zelfbestuivingsproeven is door verschillende onderzoekers (56) het bloemhoofdje „gerold", dit is: tusschen duim en vinger rollend heen en weer bewogen, om het tijdroovend afzonderlijk bestuiven der bloemen te ontgaan. Deze bewerking heeft geen zin om de stempel van eigen stuifmeel te voorzien. Of het stempelweefsel zoodoende beschadigd wordt, is echter niet onderzocht.

Pseudo-fertiliteit door zelfbestuiving, die men toepast aan het einde van den bloei, ontmoet men bij roode klaver niet, hoewel volgens enkele auteurs het tijdstip der bestuiving wel van beteekenis is, als het om zelfbevruchting gaat. (29,69)

Ten nauwste verwant met deze zelfsteriliteit is het voorkomen van

kruisings-incompatibiliteit. Wie, met roode klaver experimenteerend, kruisingen tusschen aan elkaar verwante exemplaren uitvoert, zal met dit verschijnsel vaak tot zijn nadeel kennis moeten maken. Natuurlijk zal niet steeds het uitblijven van zaadvorming aan incompatibiliteit kunnen worden toegeschreven. Gebrekkige stuifmeelproductie, bestuiving van te oude bloemen, slechte weersomstandigheden tijdens het kruisen, overdadige ontwikkeling van luis op den in het perkamentzakje opgesloten tak, dat alles kan oorzaak zijn van het mislukken eener kruising. Houdt men echter omtrent al deze omstandigheden aanteekening, dan blijkt in veel gevallen, dat slechts incompatibiliteit als oorzaak der onvruchtbaarheid kan worden aangemerkt. Een extra aanwijzing daarvoor is nog altijd te vinden in het feit, dat hier de reciproke kruising steeds dezelfde uitkomst geeft, wat, als er een andere invloed heeft gewerkt, heel vaak niet het geval is.

Uit de notities, in opeenvolgende jaren verzameld, bleek:

1. Bij kruising tusschen niet verwante exemplaren komt incompatibiliteit niet voor (tabel 1).

2. Bij kruising tusschen zusterexemplaren uit F_1-generaties van niet verwante ouders ontmoet men reeds het incompatibiliteitsverschijnsel (tabel 2).

3. Bij de F_2- en F_3-generaties, uit niet verwante stamplanten, neemt telkens het aantal gevallen van incompatibiliteit belangrijk toe (tabellen 3 en 4).

4. In geval van incompatibiliteit blijft steeds bij beide betrokken planten de zaadzetting achterwege.

Het voorkomen van physiologische steriliteit was vóór 1912 slechts bekend in den vorm van zelfsteriliteit. CORRENS (10) bewees, door systematisch de individuen uit een F_1-generatie van twee zelfsteriele *Cardamine pratensis* exemplaren te kruisen, dat ook tusschen zulke verwante planten na kruising de bevruchting achterwege kan blijven. Deze proeven, welke genomen waren om een hypothese over het bestaan van „Individualstoffe" experimenteel te toetsen, leidden tot een theorie over de genetische basis van het verschijnsel der kruisingsincompatibiliteit.

Na CORRENS' eerste publicatie zijn tal van onderzoekingen over dit vraagstuk verricht. Een samenvattend artikel is in 1929 door EAST (16) geschreven, terwijl in 1930 een uitvoerig werk van BRIE-

TABEL 1

60 KRUISINGEN TUSSCHEN NIET VERWANTE PLANTEN; INCOMPATIBILITEIT TREEDT NIET OP

TABLE 1

60 CROSSES BETWEEN NOT RELATED PLANTS; INCOMPATIBILITY DOES NOT OCCUR

Kruising	aantal zaden	Opmerking	Kruising	aantal zaden	Opmerking
1928					
3.25 × 20.6	17		38.24 × 32.8	83	
20.6 × 3.25	0	3.25 geen stuifmeel	33.3 × 37.18	33	
5.9 × 6.2	47		37.18 × 33.3	32	
6.2 × 5.9	28		33.2 × 40.13	69	
5.19 × 6.15	82		40.13 × 33.2	41	
6.15 × 5.19	45		33.16 × 40.10	69	
5.17 × 6.11	6		40.10 × 33.16	64	
6.11 × 5.17	40				
5.9 × 6.1	61		1929		
6.1 × 5.9	81				
5.10 × 6.2	74		2.29 × 4.4	56	
6.2 × 5.10	71		4.4 × 2.29	34	
5.21 × 6.15	33		2.37 × 4.3	21	
6.15 × 5.21	15		4.3 × 2.37	18	
8.18 × 9.4	88		5.14 × 6.6	45	
9.4 × 8.18	55		6.6 × 5.14	29	
8.22 × W	71		5.1 × 6.9	15	
W × 8.22	21		6.9 × 5.1	27	
8.25 × 10.13	40		13.8 × 24.1	0	van 13.8 slechts
10.13 × 8.25	62		24.1 × 13.8	0	enkele knoppen
8.18 × 9.3	63		15.3 × 18.1	34	ontloken; van
9.5 × W	46		18.1 × 15.3	32	24.1 slechts en-
W × 9.5	19		15.8 × 18.2	5	kele bloemen
9.3 × 13.1	51		18.2 × 15.8	39	bestoven.
13.1 × 9.3	65		20a4 × 24.14	0	beide planten
9.4 × 13.11	49		24.14 × 20a.4	6	nana-type.
13.11 × 9.4	48		13.8 × 22a16	20	
14.24 × 15.12	56		22a16 × 13.8	11	
15.12 × 14.24	54		22.50 × 24.2	6	
32.8 × 38.24	59		24.2 × 22.50	19	

TABEL 2

60 KRUISINGEN TUSSCHEN ZUSTERPLANTEN UIT F_1-GENERATIES VAN NIET VERWANTE OUDERPLANTEN; MET ZEKERHEID 6 GEVALLEN VAN INCOMPATIBILITEIT

TABLE 2

60 CROSSES, EACH OF TWO RELATED F_1 PLANTS; ORIGINAL PARENTS NOT RELATED; 6 CASES OF INCOMPATIBILITY ARE CERTAIN

Kruising	aantal zaden	Opmerking	Kruising	aantal zaden	Opmerking
1928					
4.8 × 4.23	29		1.4 × 1.8	18	
4.23 × 4.8	13		1.8 × 1.4	24	
4.1 × 4.12	15		1.10 × 1.11	50	
4.12 × 4.1	52		1.11 × 1.10	45	
7.20 × 7.21	20		3.1 × 3.19	19	
7.21 × 7.20	41		3.19 × 3.1	24	
11.16 × 11.34	38		7.10 × 7.11	45	
11.34 × 11.16	27		7.11 × 7.10	29	
11.1 × 11.16	0	volle bloei; gave	7.30 × 7.34	29	
11.16 × 11.1	0	bloemen; inten-	7.34 × 7.30	52	
		sief bestoven.	7.16 × 7.15	61	
		Incompat.	7.15 × 7.16	44	
11.1 × 11.2	62		16.1 × 16.4	0	volle bloei; goed
11.2 × 11.1	58		16.4 × 16.1	0	bestoven; In-
11.6 × 11.3	75				compat.
11.3 × 11.6	0	stengel gebroken	16.6 × 16.7	37	
11.20 × 11.21	56		16.7 × 16.6	22	
11.21 × 11.20	46		17.2 × 17.3	55	
34.1 × 34.3	45		17.3 × 17.2	61	
34.3 × 34.1	30		17.24 × 17.25	83	
35.39 × 35.40	0	begin bloei;	17.25 × 17.24	106	
35.40 × 35.39	0	goed bestoven.	17.18 × 17.35	23	
		Incompat.	17.35 × 17.18	43	
35.17 × 35.20	49		17a.27 × 17a.9	83	
35.20 × 35.17	51		17a.9 × 17a.27	0	stengel gebroken
35.1 × 35.19	0	te oud bestoven;	26.10 × 26.12	24	
35.19 × 35.1	0	ingehuld 24/7,	26.12 × 26.10	26	
		best. 2/8. In-	26.17 × 26.34	65	
		compat?	26.34 × 26.17	43	
36.21 × 36.23	62		26.3 × 26.37	46	
36.23 × 36.21	75		26.37 × 26.3	37	
1929			26.43 × 26.47	30	
1.14 × 1.11	7		26.47 × 26.43	31	
1.11 × 1.14	7				

TABEL 3

60 KRUISINGEN TUSSCHEN ZUSTERPLANTEN UIT F_2-GENERATIES VAN NIET VERWANTE STAMPLANTEN; MET ZEKERHEID 18 GEVALLEN VAN INCOMPATIBILITEIT

TABLE 3

60 CROSSES WITHIN DIFFERENT F_2-GENERATIONS; EACH CROSS WITH TWO PLANTS HAVING THE SAME NOT RELATED ANCESTORS; 18 CASES OF INCOMPATIBILITY FOR A CERTAINTY

Kruising	aantal zaden	Opmerking	Kruising	aantal zaden	Opmerking
1928					
3.21 × 3.4	0	beide planten	14.15 × 14.16	0	volle bloei; goed
3.4 × 3.21	0	geen of weinig	14.16 × 14.15	0	bestoven Incompat.
		stuifmeel. Incompat?	19.15 × 19.31	0	abnormaal bloemhoofdje
3.11 × 3.27	0	beide planten			
3.27 × 3.11	0	zeer weinig stuifmeel. Incompat?	19.31 × 19.15	12	
			20.3 × 20.4	0	stengel gebroken
3.8 × 3.13	25		20.4 × 20.3	224	
3.13 × 3.8	5		20.8 × 21.7	15	
3.19 × 3.29	19		21.7 × 20.8	30	
3.29 × 3.19	17		22.2 × 22.18	0	begin bloei, goed
5.7 × 5.8	23		22.18 × 22.2	0	bestoven. Incompat.
5.8 × 5.7	17				
6.2 × 6.5	0	kruising twee	1929		
6.5 × 6.2	0	maal onder goede omstandigheden uitgevoerd. Incompat.	33a.7 × 33a.10	0	beide planten
			33a.10 × 33a.7	0	begin bloei. Incompat.
			34.3 × 34.4	22	
8.2 × 8.17	0	volle bloei; goede omstandigheden. Incompat.	34.4 × 34.3	10	
8.17 × 8.2	0		35.53 × 35.56	28	
			35.56 × 35.53	10	
8.7 × 8.8	66		35.34 × 35.53	21	
8.8 × 8.7	45		35.53 × 35.34	37	
8.18 × 8.20	0	bloemen te oud; weinig bestoven. Incompat?	35a.28 × 35a.39	38	
8.20 × 8.18	0		35a.39 × 35a.28	6	
			35a.24 × 35a.23	50	
9.2 × 9.3	0	volle bloei; goed	35a.23 × 35a.24	61	
9.3 × 9.2	0	bestoven. Incompat.	37.16 × 37.31	0	begin bloei; goed
			37.31 × 37.16	0	bestoven. Incompat.
10.11 × 10.12	23				
10.12 × 10.11	18		37.2 × 37a.2	42	
10.1 × 10.2	0	kruising twee	37a.2 × 37.2	0	stengel gebroken
10.2 × 10.1	0	maal uitgevoerd. Incompat.	37.14 × 37.13	37	
			37.13 × 37.14	35	
10.8 × 10.10	19		37.6 × 37.8	0	goed bestoven. Incompat.
10.10 × 10.8	56		37.8 × 37.6	0	
12.11 × 12.14	0	volle bloei; intensief bestoven.	37a.1 × 37a.2	15	
			37a.2 × 37a.1	33	
12.14 × 12.11	1	infectie? Incompat.			

TABEL 4

60 KRUISINGEN TUSSCHEN ZUSTERPLANTEN UIT F_3-GENERATIES VAN NIET VERWANTE STAMPLANTEN; MET ZEKERHEID 24 GEVALLEN VAN INCOMPATIBILITEIT

TABLE 4

60 CROSSES WITHIN DIFFERENT F_3-GENERATIONS; EACH CROSS WITH TWO PLANTS OF THE SAME PARENTS; ANCESTORS NOT RELATED; 24 CASES OF INCOMPATIBILITY ARE CERTAIN

Kruising	aantal zaden	Opmerking	Kruising	aantal zaden	Opmerking
1928					
15.21 × 15.39	—	enkele slechte			
15.39 × 15.21	0	zaden	15.3 × 15.4	45	
33.4 × 33.19	?		15.4 × 15.3	16	
33.19 × 33.4	26		15.2 × 15.15	7	
33.18 × 33.5	67		15.15 × 15.2	54	
33.5 × 33.18	63		Dp6 × Dp12	48	
38.10 × 38.13	0	volle bloei; goed	Dp12 × Dp6	56	
38.13 × 38.10	0	bestoven. Incompat.	Dp12 × Dp7	38	
			Dp7 × Dp12	0	dopluis
38.1 × 38.2	0	volle bloei; goed	Dp1 × Dp4	0	
38.2 × 38.1	0	bestoven. Incompat.	Dp4 × Dp1	0	incompat.
			Dp15 × Dp4	48	
38.28 × 38.32	32		Dp4 × Dp15	35	
38.32 × 38.28	32		Dp8 × Dp17	0	incompat.
38.30 × 38.31	0	goed bestoven.	Dp17 × Dp8	0	dopluis
38.31 × 38.30	0	Incompat.	Dp20 × Dp10	14	
41.2 × 41.9	18		Dp10 × Dp20	23	
41.9 × 41.2	18		Dp18 × Dp3	0	incompat.
41.3 × 41.14	18		Dp3 × Dp18	0	
41.14 × 41.3	25		Dp3 × Dp1	0	incompat.
			Dp1 × Dp3	0	
1929			Dp16 × Dp9	0	incompat.
5.3 × 5.4	0	5.4 nagenoeg	Dp9 × Dp16	0	
5.4 × 5.3	20	geen stuifmeel.	Dp8 × Dp1	3	
6.16 × 6.17	0	volle bloei; goed	Dp1 × Dp8	27	
6.17 × 6.16	0	bestoven. Incompat.	Dp11 × Dp13	0	incompat.
			Dp13 × Dp11	0	
13.4 × 13.7	64		Dp11 × Dp15	0	incompat.
13.7 × 13.4	43		Dp15 × Dp11	0	
13.2 × 13.9	72		Dp19 × Dp0	0	incompat.
13.9 × 13.2	76		Dp0 × Dp19	0	
15.11 × 15.9	6		Dp3 × Dp11	35	
15.9 × 15.11	2		Dp11 × Dp3	32	

GER (3) over zelf- en kruisingssteriliteit is verschenen. FILZER (21) en EAST (15) hebben gelijktijdig een theorie opgesteld, waarmede de feiten hunner experimenten een alleszins passende verklaring hebben verkregen. FILZER, die met *Veronica syriaca* als proefplant heeft gewerkt, heeft bij zijn proeven wel de minste complicaties ontmoet. Zijn voornaamste, eerste ervaringen vat hij als volgt te samen:

1. *Veronica syriaca* is steeds zelfsteriel.

2. Bij kruising leveren de beide reciproken hetzelfde resultaat (bevruchting of geen bevruchting).

3. F_1-nakomelingen van twee zelfsteriele individuen vormen vier, circa evengroote groepen; van elk zijn de leden onderling steriel, doch met de leden van ieder der overige groepen bestaat fertiliteit.

Hierdoor komt hij tot de theorie der oppositiefactoren, die in hoofdzaak op het volgende neerkomt:

Er bestaat een reeks van multiple-allele factoren, die den groei van de stuifmeelbuis in het stijlkanaal regelen. Slechts een stuifmeelbuis, die geen factor bevat, welke ook in het stijlweefsel aanwezig is, kan zich met voldoende snelheid ontwikkelen.

Hieruit volgt, dat iedere plant voor deze oppositiefactoren heterozygoot is. Door FILZER worden zij met α, β, γ etc. aangeduid, door EAST met S_1, S_2, S_3 etc.

Deze laatste notatiewijze heeft jammer genoeg nog niet algemeen ingang gevonden (62). Heeft nu een plant tot samenstelling $S_1 S_2$, dan is deze factorencombinatie in het diploïde stijlweefsel aanwezig, en uit het eigen stuifmeel, dat, haploïd, de factor S_1 of S_2 bevat, ontstaat een langzaam groeiende kiembuis, die niet tijdig het eitje weet te bereiken. Twee planten, met de samenstelling S_1 S_2 en S_3 S_4, geven een F_1-generatie, die uit 4 groepen bestaat met de formules: S_1 S_3, S_1 S_4, S_2 S_3 en S_2 S_4.

Deze groepen zijn intra-incompatibel en inter-compatibel. Verschillende consequenties, uit deze theorie voortspruitend, doorstaan bij FILZER schitterend de critiek van het experiment. EAST en MANGELSDORF, die gelijktijdig met FILZER dezelfde theorie hebben ontworpen, zijn pas na veeljarige proefneming met tabak tot deze opvatting gekomen.

De zaken zijn hier minder eenvoudig. Er bestaat bijvoorbeeld een factor, S_f genoemd, die, allelomorph met de overige S-factoren, fer-

tiliteit veroorzaakt. Een S_1 S_f plant is zelffertiel, want de S_f stuifmeelkorrel groeit met voldoende snelheid in den stijl. Verder kunnen door „bud-pollination" steriele exemplaren tot zelfbevruchting worden gebracht, wat eveneens als gevolg van de „end-season-pseudo fertility" plaats kan hebben, zoodat het mogelijk wordt, dat exemplaren ontstaan, die voor de steriliteitsfactoren homozygoot zijn. Behalve deze door omstandigheden in 't leven geroepen pseudofertiliteit bestaat ook erfelijke, door een dominanten factor, P, veroorzaakte fertiliteit bij tabak (3).

Bij verschillende andere op incompatibiliteit onderzochte plantensoorten heeft men de hypothese van FILZER en EAST kunnen aanvaarden, hoewel vaak op tal van punten uitbouw noodig is geweest om de verkregen resultaten naar behooren te kunnen verklaren. In de kruisingen, door SIRKS (56, 57, 58) met *Verbascum Phoeniceum* uitgevoerd, kwamen eenvoudige verhoudingen pas na een aantal generaties voor den dag, terwijl in bepaalde gevallen de reciproke kruisingen ongelijke resultaten gaven, wat nieuwe veronderstellingen ter verklaring noodig maakte.

KAKIZAKI (37) deed met kool ervaringen op, die hem een eigen theorie deden ontwerpen. Wel wordt daarin de hypothese der oppositiefactoren aanvaard, doch tevens wordt het bestaan van een serie van tegengesteld werkende allelomorphe factoren aangenomen. Deze, met T aangegeven, bevorderen dus den groei van de stuifmeelbuis. De S-factoren zijn epistatisch over de T-factoren, maar T in dubbele dosis is actiever dan S in enkelvoudige hoeveelheid.

BEATUS (2), die de zelf- en kruisings-incompatibiliteit bij *Cardamine pratensis* nog eens aan een uitvoerig onderzoek heeft onderworpen, neemt ook hier de aanwezigheid van steriliteitsfactoren aan, die reeds in den haplont hun invloed ontplooien, doch niet volkomen specifiek in hun werking zijn. Bovendien werkt het bestaan van een dominanten steriliteitsfactor, S, er toe mede, dat de uitkomsten der kruisingen een weinig overzichtelijk beeld opleveren.

Uit deze voorbeelden moge blijken, dat, gaat men bij een of andere plantensoort de incompatibiliteitsverschijnselen onderzoeken, het nog van te voren lang niet een uitgemaakte zaak is, dat men resultaten zal krijgen, die in een bestaande theorie hun volledige verklaring kunnen vinden. Bij het eigen onderzoek had ik in 1930 de beschikking over een plantengroep, die door inteelt als 5e dochter-

generatie uit een paar niet verwante stamplanten was verkregen.

P_1	F_1	F_2	F_3	F_4	F_5
5.17 × 9.45	Serie E	Serie LL	Serie 38	Serie 45	Serie 26
1925	1926	1927	1928	1929	1930

5.17 was van Canadeeschen, 9.45 van inlandschen oorsprong, en beide uit handelszaad gekweekt. Niettegenstaande de lange inteeltsperiode waren de planten van serie 26 (1930) behoorlijk ontwikkeld, met bloemen, die, in geenerlei opzicht afwijkend, een uitstekend materiaal voor onderzoek boden.

Een 15-tal planten is systematisch gekruist. Van ieder exemplaar is voor elke kruising één bloemhoofdje geïsoleerd, en hiervan zijn zoo véél mogelijk bloemen zorgvuldig bestoven. De 210 kruisingen zijn tusschen het tijdvak van 26 Juni tot 9 Augustus onder vaak bijzonder slechte weersomstandigheden verricht.

Het bleek, dat de planten in twee groepen waren te rangschikken, die intra-incompatibel en inter-compatibel waren (tabel 5).

Dit resultaat is met behulp van de theorie van FILZER-EAST te verklaren, door aan te nemen, dat beide ouderplanten slechts voor één oppositiefactor verschillend zijn geweest.

De kruising 45.29 × 45.14 (1929), waaruit serie 26 (1930) is ontstaan moet dus worden geschreven als:

$$S_1S_2 \times S_1S_3$$

Hieruit ontstaan dan 2 groepen, S_1S_3 en S_2S_3, die theoretisch even groot moeten zijn.

Indien bij roode klaver de incompatibiliteitsverschijnselen met die bij *Veronica syriaca* en tabak zouden overeenstemmen, dan heeft men echter kans reeds in een veel jongere generatie de samenstelling uit twee groepen te ontmoeten.

Immers niet verwante P_1-planten met de constitutie S_1S_2 en S_3S_4 leveren 4 F_1-groepen, n.l.

$$S_1S_3 — S_1S_4 — S_2S_3 — S_2S_4$$

Hiertusschen zijn de volgende compatibele kruisingen mogelijk:

a $S_1S_3 \times S_1S_4$ en reciprook
b $S_1S_3 \times S_2S_3$ „ „
c $S_1S_3 \times S_2S_4$ „ „
d $S_1S_4 \times S_2S_3$ „ „
e $S_1S_4 \times S_2S_4$ „ „
f $S_2S_3 \times S_2S_4$ „ „

Van deze zijn bij *c* en *d* de componenten niet verwant; bij *a*, *b*, *e* en *f* hebben zij telkens één factor gemeen.

De kans, dat men een F_2-generatie verkrijgt, uit slechts twee intra-incompatibele groepen bestaande, is tweemaal zoo groot als, dat deze weer, evenals de F_1, uit vier groepen bestaat. Dat in een F_5 nog vier groepen worden aangetroffen zal slechts met een kans van $(1/3)^4$ voorkomen.

TABEL 5

RESULTAAT EENER SYSTEMATISCHE KRUISING TUSSCHEN 15 ZUSTERPLANTEN UIT EEN F_5-GENERATIE VAN NIET-VERWANTE STAMOUDERS

TABLE 5

RESULT OF A SYSTEMATIC CROSSING BETWEEN 15 SISTERPLANTS OF A F_5-GENERATION (SERIES 26, 1930); ANCESTORS NOT RELATED

No.	1	14	17	20	34	43	3	9	18	22	23	23+	27	32	38	♀
1	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
14	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
17	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
20	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
34	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
43	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
3	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
9	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
18	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
22	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
23	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
23+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
27	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
32	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
38	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

♂

In 1931 is de samenstelling nagegaan van een 3-tal F_2-generaties, voortgekomen uit de kruising tusschen twee niet verwante exemplaren 6.6 en 5.14 (1929). In de F_1-groepen dezer kruising, serie 9 en rec. (1930), zijn opnieuw een 4-tal kruisingen verricht, waarbij in één geval op incompatibiliteit is gestuit, terwijl uit het zaad, bij de overige drie ontstaan, in 1931 de F_2-generaties 1*a*, 2*a* en 3 (1931) zijn opgekweekt.

In deze groepen zijn telkens 8 planten in alle combinaties gekruist. Dit aantal is niet byzonder groot, maar één plant meer in elke proef betrokken zou het aantal kruisingen reeds van 168 tot 216 hebben doen klimmen.

Jammer genoeg moest blijken, dat het materiaal niet zoo geschikt was als in 1930. Een der P_1-planten, 5.14, had haar aanleg voor slechte stuifmeelproductie op haar F_2-nakomelingen overgedragen en tot uiting gebracht, een eigenschap, die hier nu wel zeer ongelegen kwam. Bovendien ontstond bij een groot aantal der planten een ziekelijk geelbont, waaraan sommige tijdens de proef nagenoeg te gronde gingen.

De kruisingen zijn tusschen 24 Juni en 23 Juli verricht onder goeddeels uitstekende weersomstandigheden. Het zaad is ten deele onrijp geoogst, doch tenminste veertien dagen na de laatste bestuiving, welke tijdsduur ruimschoots voldoende is, om te kunnen constateeren, of er een kiem in de zaadknoppen tot ontwikkeling is gekomen.

Bij serie 1*a* en 2*a* (1931) waren de acht onderzochte planten in twee groepen, intra-incompatibel en inter-compatibel, te verdeelen. Voor de sporadisch voorgekomen onregelmatigheden waren in het protocol telkens de oorzaken wel te vinden (tabellen 6 en 7).

TABEL 6

RESULTAAT EENER SYSTEMATISCHE KRUISING TUSSCHEN 8 ZUSTERPLANTEN UIT EEN F_2-GENERATIE (SERIE 1*a*, 1931) VAN NIET-VERWANTE STAMPLANTEN

TABLE 6

RESULT OF A SYSTEMATIC CROSSING BETWEEN 8 SISTERPLANTS OF A F_2-GENERATION (SERIES 1*a*, 1931); ANCESTORS NOT RELATED

No.	1	2	3	5	7	4	6	8	♀
1	—	—	—	—	—	+	+	+	
2	—	—	—	?	—	?	+	+	
3	—	—	—	—	—	O	+	+	
5	—	?	—	—	—	+	+	+	
7	—	—	—	—	—	+	+	+	
4	+	?	+	+	+	—	—	—	
6	+	+	+	+	+	—	—	—	
8	+	+	+	+	+	—	—	—	

♂

Uit de aanteekeningen:

22 Juli 1931 — 1*a*.2 × '5 en rec. en 1*a*.2 × '4 en rec. zijn niet uitgevoerd, daar 1*a*.2 geen geschikte bloemhoofdjes voor isoleering meer bezit.

24 Juni 1931 — 1*a*.3 × '4 en rec. — 1*a*.4: jong hoofdje nog weinig bloemen ontloken. 1*a*.3: nagenoeg geen stuifmeel.

TABEL 7

RESULTAAT EENER SYSTEMATISCHE KRUISING TUSSCHEN 8 ZUSTERPLANTEN UIT EEN F_2-GENERATIE (SERIE 2*a*, 1931) VAN NIET-VERWANTE STAMPLANTEN

TABLE 7

RESULT OF A SYSTEMATIC CROSSING BETWEEN 8 SISTERPLANTS OF A F_2-GENERATION (SERIES 2*a*, 1931); ANCESTORS NOT RELATED

No.	1	2	3	6	7	8	4	5	♀
1	—	—	—	—	—	—	+	+	
2	—	—	—	—	—	—	+	+	
3	—	—	—	—	—	—	+	+	
6	—	—	—	—	—	—	+	+	
7	—	—	—	—	—	—	+	+	
8	—	—	—	—	—	—	+	+	
4	+	+	+	+	O	+	—	—	
5	+	+	+	+	+	+	—	—	
♂									

Uit de aanteekeningen:

19 Juli 1931 — 2*a*.4 × '7 en rec.— Beide laat uitgekomen, schrale hoofdjes.

2*a*.4: geen of heel weinig stuifmeel.

De laatste serie, 3 (1931), geeft een andere uitkomst, zooals uit tabel 8 blijkt.

3.1 — '5 — '6 zijn in alle combinaties onvruchtbaar. Zij vormen een intra-incompatibele groep, en haar leden zijn compatibel met de overige exemplaren, 3.2, '3, '4, '7 en '8.

Afwijking treedt op in de gevallen waar 3.6 als vaderplant is gebruikt.

De kruisingen 3.2 × '6 en 3.4 × '6 zijn zonder resultaat gebleven. Telkens is genoteerd, dat 3.6 geen of uiterst weinig stuifmeel produceert.

TABEL 8

RESULTAAT EENER SYSTEMATISCHE KRUISING TUSSCHEN 8 ZUSTERPLANTEN UIT EEN F_2-GENERATIE (SERIE 3, 1931) VAN NIET-VERWANTE STAMPLANTEN

TABLE 8

RESULT OF A SYSTEMATIC CROSSING BETWEEN 8 SISTER-PLANTS OF A F_2-GENERATION (SERIES 3, 1931); ANCESTORS NOT RELATED

No.	1	2	3	4	5	6	7	8 ♀
1	—	+	+	+	—	—	+	+
2	+	—	+	+	+	+	+	+
3	+	+	—	+	+	+	—	—
4	+	+	+	—	+	+	+	+
5	—	+	+	+	—	—	+	+
6	—	—	+	—	—	—	+	O
7	+	+	—	+	+	+	—	—
8	+	+	—	O	+	+	—	—
♂								

Een tweede groep wordt gevormd door de exemplaren 3.3, '7 en '8. Ook hier incompatibiliteit binnen eigen grenzen en compatibiliteit naar buiten.

Afwijking bij: 3.8 × '6 — inplaats van + door stuifmeelloosheid van 3.6.

Ook 3.8 is een plant met gereduceerde stuifmeelvorming, waardoor de kruising 3.4 × '8 effectloos gebleven is.

Er blijven nu nog de planten 3.2 en 3.4 over.

Deze staan elk op zichzelf. Ze zijn compatibel met alle andere exemplaren uit de proef. Dat 3.2 × '6 evenals 3.4 × '6 en 3.4 × '8 negatief inplaats van positief zijn uitgevallen komt alleen weer door afwezigheid van stuifmeel bij de planten 3.6 en '8.

We hebben hier dus te maken met een serie F_2-planten, die uit 4 intra-incompatibele en inter-compatibele groepen is samengesteld.

Voorzoover thans is nagegaan laten de incompatibiliteitsverschijnselen bij *Trifolium pratense* zich geheel met de theorie van FILZER verklaren. Er zijn echter nog slechts enkele steekproeven verricht. Voordat is uitgemaakt, of werkelijk in alle opzichten overeenstemming

bestaat, zijn nog tal van controleproeven noodig. Roode klaver heeft de gelukkige eigenschap twee of meerjarig te zijn. Zou men met den in 't wild groeienden vorm gaan werken, of met de gekweekte overblijvende variëteit, dan heeft men zelfs met een vaste plant te maken, wat in staat stelt de ouderplanten in een kruising met de F_1-exemplaren te betrekken. Zoo bestond bij mij het plan om een dochtergeneratie van planten uit serie 26 (1930) met de ouders terug te kruisen. Een compatibele kruising in serie 26 (1930) moet worden voorgesteld door: $S_1S_2 \times S_1S_3$ en rec.

Hieruit ontstaan twee reciproke F_1-generaties met samenstelling:

a) $S_1S_3 - S_2S_3$
b) $S_1S_2 - S_2S_3$

Terugkruising met S_1S_2 geeft bij *a*) slechts compatibele ontmoetingen, maar bij *b*) treedt in de helft der gevallen incompatibiliteit op. Omgekeerd zal terugkruising van S_1S_3 met *b*) geen mislukking brengen, terwijl hier met *a*) zich incompatibiliteit moet voordoen.

Door konijnenvraat zijn echter de ouderplanten verloren gegaan, voordat de kruisingen goed waren begonnen.

Dat bij kruising tusschen niet verwante vormen, zooals boven is opgemerkt, incompatibiliteit niet voorkomt, kan, gezien de verkregen resultaten, niet als algemeen geldend worden aangenomen. Ook dan bestaat een zekere kans, dat men individuen ontmoet, die gelijke steriliteitsfactoren bezitten. De grootte van deze kans hangt samen met het in totaal bestaande aantal dezer factoren, en kan worden aangegeven door het quotiënt: $\frac{C_2\,(n)}{\{C_2\,(n)\}^2} = \frac{1}{C_2(n)}$, waarin $C_2\,(n)$, het aantal combinaties, twee aan twee, uit n elementen, is te berekenen uit: $C_2\,(n) = \frac{n!}{2!\,(n-2)!} = \frac{1}{2}\,n\,(n-1)$.

Uit onderstaande tabel is te zien, dat met toenemend aantal steriliteitsfactoren de kans op incompatibiliteit bij een willekeurige kruising snel afneemt.

TABEL 9

Aantal steriliteitsfactoren	Kans op incompatibiliteit in procenten
2	100
3	33,3
4	16,6
5	10,0
6	6,6
7	4.7
8	3,5
9	2,7
10	2,2
11	1.8
12	1,5

In de door EAST (16) onderzochte tabaksrassen heeft hij reeds de werking van een 15-tal factoren kunnen vaststellen. GRUBER (31) vond bij *Antirrhinum glutinosum*, dat er tenminste 28 factoren moeten worden aangenomen, terwijl er in een beperkt materiaal van *Veronica syriaca* door FILZER (21) zeven werden achterhaald.

In aansluiting bij deze steriliteit van planten met tot normaal functionneeren in staat zijnde geslachtsorganen — parasteriliteit- BRIEGER (3) — moet de door MARTIN (46) bij klaver gevonden onvruchtbaarheid worden vermeld, die door het uitblijven der ontwikkeling van een embryozak in den zaadknop wordt veroorzaakt.

IV. DE ZAADKLEUR

1. DE KLEURVARIATIES

Het zaad van roode klaver, zooals dat in den handel voorkomt, vertoont een bonte veelheid van tinten, welke echter in hoofdzaak wordt beheerscht door twee kleuren: geel en violet. Tusschen de uitersten, bleekgeel en violet, dat op zwart gelijkt, (afb. 1*a*,1) komen alle denkbare overgangen voor. Het geel kan uiteenloopen van toonloos bleek- tot helder chromaatgeel, terwijl het violet in drie tinten voorkomt, rood, paars of blauw, en zeer in intensiteit kan varieeren. De eenkleurige korrels gaan bij het handelszaad schuil in een overgroote meerderheid van bonte zaden, waarbij dan het violet aan het breede topgedeelte boven den navel zetelt en het smallere benedendeel geel is [1]). Soms is er slechts een vleugje violet bij den top te bekennen, soms zijn beide kleuren ongeveer even sterk vertegenwoordigd, en in nog weer andere gevallen overweegt het violet. Bij de geheel violette zaden is heel vaak de intensiteit aan het voeteinde 't zwakst.

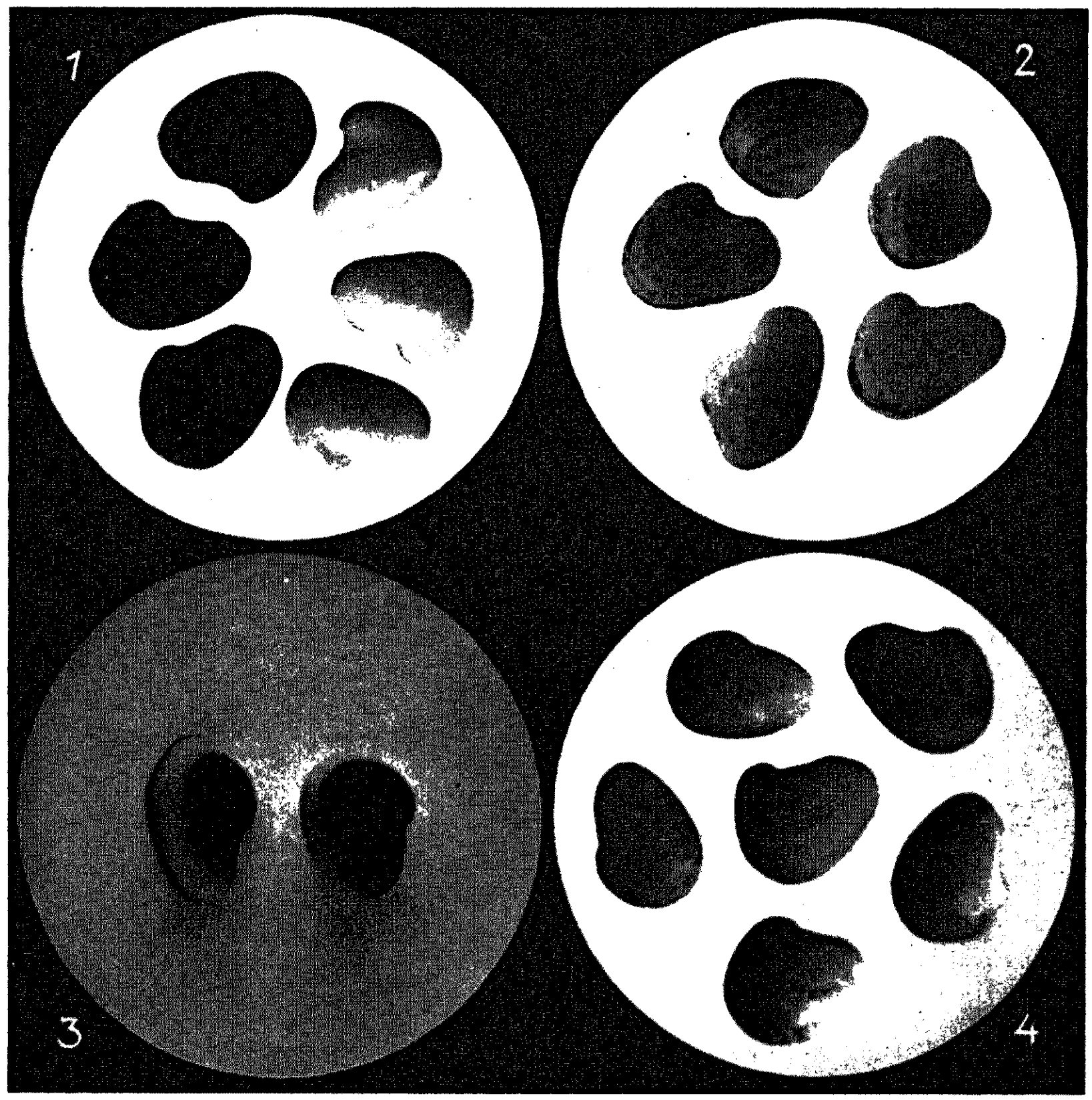
Door samenwerking van de beide hoofdkleuren kunnen groengrauwe tinten ontstaan. Opvallend groen treedt op, als in de zaadhuid een zwakke doorschemering van de blauw-violette tint door het geel aanwezig is, welk groen weer tot een grauwere nuance verloopt, als het geel de heldere chromaattint mist. Door ouderdom of slechte weersomstandigheden tijdens de rijping verdoezelen alle schakeeringen en verkrijgt men bruine zaden.

Over de verdeeling der kleuren over de oppervlakte valt te zeggen, dat er niet altijd van een violet top- en een geel voeteinde sprake kan

---

[1]) De benamingen, top- of bovengedeelte en voet- of benedengedeelte, zijn gekozen in overeenstemming met de ligging van het zaad in de vrucht, waar de breedere helft met de radicula in het verhoute bovendeel van het peultje steekt.

zijn,.daar soms het violet in spikkels verdeeld is op een geel of lichter violet fond, (afb. 1*b*,1) of in duidelijke banen voorkomt, (afb. 1*a*,2)



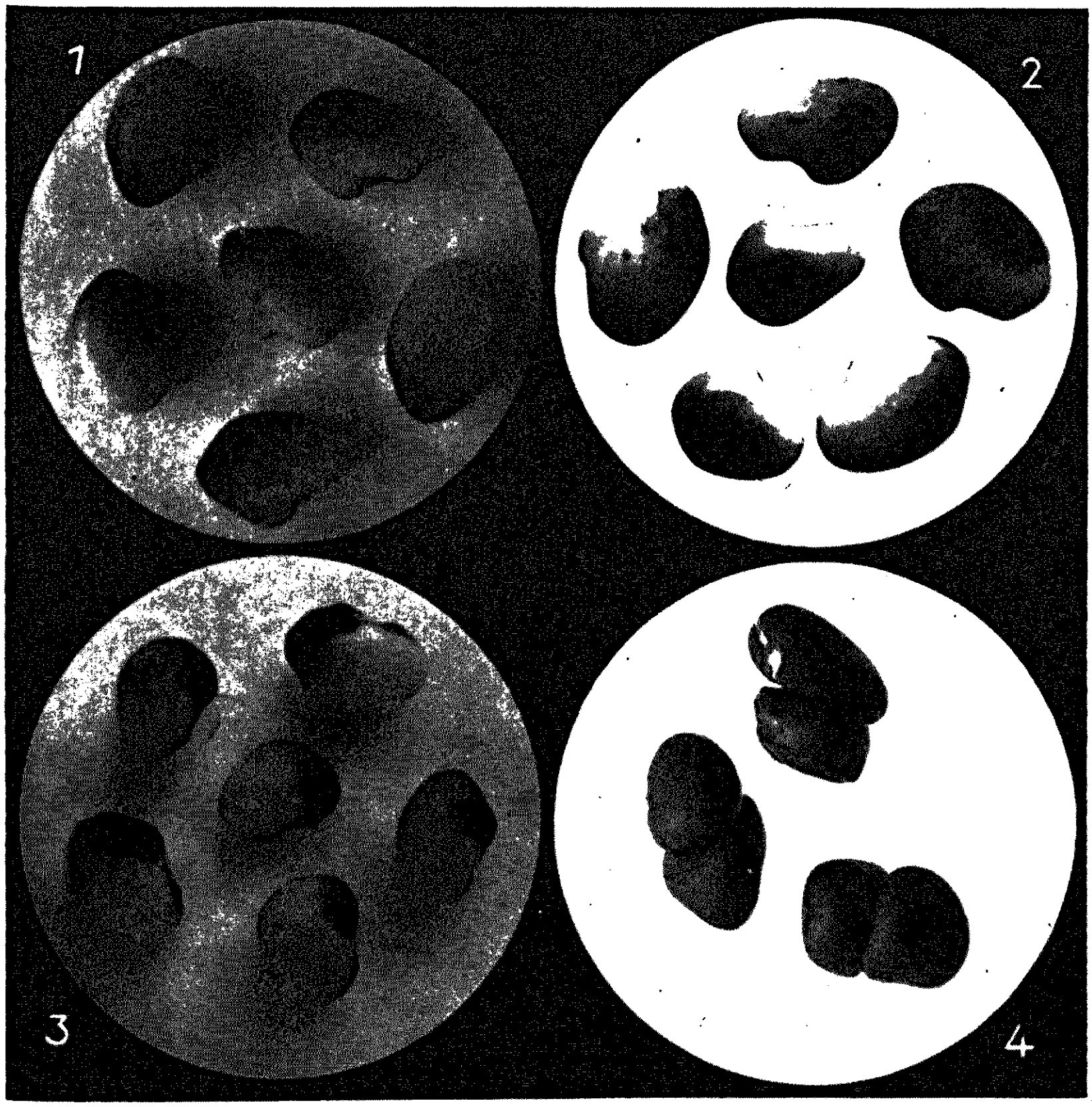
(*Photo Ch. J. v. d. Peppel*)

AFB. 1*a*. 1. zuiver geel- en zuiver violetkleurig zaad; 2. zaad met violetkleurige banen op een geel fond; 3. zaad met groote velden van violet op de zijkanten; 4. fijne spikkels van violet, met het ongewapend oog niet afzonderlijk waar te nemen.

FIG. 1*a*. 1. Pure yellow and pure violet-coloured seeds; 2. Seeds with violet-coloured stripes on a yellow background; 3. Seeds with large fields of violet on the flat sides; 4. Small dots of violet, not visible separately to the unaided eye.

die steeds overlangs over de zaadhuid verloopen. Sporadisch treft men een zaad aan, dat geel is met een paar scherp afgeteekende velden van violet op de platte zijkanten (afb. 1*a*, 3). Bij sterke vergrooting is het violet van niet te groote intensiteit meestal te zien als een

uiterst fijne stippeling van donkere puntjes in een geel veld (afb. 1*a*,4). Komt het violet in donkere nuance voor, dan is ook bij de sterkste ver-



(*Photo Ch. J. v. d. Peppel*)

AFB. 1*b*. 1. grove spikkeling van violet, zonder vergrooting waarneembaar; 2. scherp omschreven vlekken van donker violet op lichtviolet of geel fond; 3. „brandneus"-patroon; 4. chenillevorming.

FIG. 1*b*. 1. Large dots of violet, visible separately without magnification; 2. Sharp lined spots of dark violet on a pale-violet or yellow background; 3. „Himalayan"-pattern; 4. Two seeds forming a „chenille".

grooting slechts een homogene kleuring van de zaadhuid waar te nemen, wat soms eveneens het geval is bij zeer zwak violet getinte zaden.

De beschrijvingen, die verschillende auteurs over het uiterlijk van het zaad geven, loopen nogal uiteen.

HARZ (34) zegt: Testa glänzend, glatt, meist zweifärbig, die Wurzelhälfte rotbraun, bis violetrot gefärbt, die andere Hälfte blasser, fleischgelb bis grünlichrot; seltener sind die Samen gleichmäszig gefärbt. Einzelne Samen von gelblicher oder gelblich grüner Farbe kommen in fast jeder Samenprobe vor. Eine geringe Unterscheidung in der Färbung der beiden Enden ist auch bei ihnen haüfig zu beobachten.

HABERLANDT (33) deelt naar zaadkleur in vier klassen in:

„Gelb mit einem Stich ins Grünliche, Graugrün mit einem Stich ins Gelbe oder Violette, Violett mit einem Stich ins Grüne oder Rote, Braun mit einem Stich ins Rote." WILHELM (68) noemt: geel, groenachtig, grauw en rood.

BRUYNING (5) maakt voor het zaad van roode klaver vier groepen: geel, bruin, rood met geel en violet met geel.

PREYER (54) sorteert in: .... „rein gelben und grüngelben Körner, an denen kein Spur einer dunkleren rötlichen oder violetten Färbung zu bemerken war; gelben oder hellbraunen Samen mit dunklerer Kuppe, die rötlichen, die schwach violett gefärbten Körner, ... sämtliche teilweise oder ganz tiefviolett getönten, dunkelroten oder dunkelrotbraunen Samen".

Over het percentage eenkleurige zaden en hun tint zijn de uitvoerigste gegevens te vinden bij FRUWIRTH (27). Hij ging de verdeeling van gele en violette zaden na in 32 monsters van zeer verschillende origine en vond in 24 gevallen meer violette dan gele zaden en slechts 7 maal het omgekeerde. De verhouding, waarin de verschillende tintcombinaties optreden, varieert al naar herkomst, hetgeen duidelijk blijkt in bovengenoemde publicatie, waaruit het volgende voorbeeld is aangehaald.

van 200 korrels zijn:	violett	scheckig	mehr gelb	gelb
herkomst Oost-Pruisen. .	31.5	74	86	8.5
herkomst Zuid-Frankrijk.	11.5	98.5	61	29

Nergens wordt melding gemaakt van een fijne waslaag, die vooral bij de violette zaden duidelijk is waar te nemen (50). Zaden, die men zorgvuldig uit de peul pelt, zijn niet glad of glanzend, doch dofberijpt, maar het waslaagje gaat zeer gemakkelijk verloren, en dan verkrijgt de zaadhuid den glans, waarop als kwaliteitskenmerk steeds wordt gelet.

Het handelszaad wordt verkregen doordat bij het dorschen de zaden van alle planten van een oogst worden samengevoegd en dooreengemengd, waardoor dit zaad een geheel ander kleurbeeld vertoont dan dat van een enkele plant afkomstig. Ieder, die van eenige klaverplanten het zaad afzonderlijk heeft geoogst, valt oogenblikkelijk het groote verschil met handelszaad op.

In de literatuur vindt men het vermeld bij RAUN (55), FRUWIRTH (26), MAYER GMELIN (43), SCHRIBAUX (57) en KAJANUS (37).

Het zaad, door een enkele plant voortgebracht, doet steeds een beperkte kleurvariatie zien. Soms is het uitsluitend geel, meestal bezit het overwegend een bepaalde reeks van tusschentinten, soms ook komt er slechts violet te voorschijn. Niet zelden treffen we echter grooter verscheidenheid van kleuren aan, en er zijn planten wier zaad in bontheid het handelszaad nabij komt.

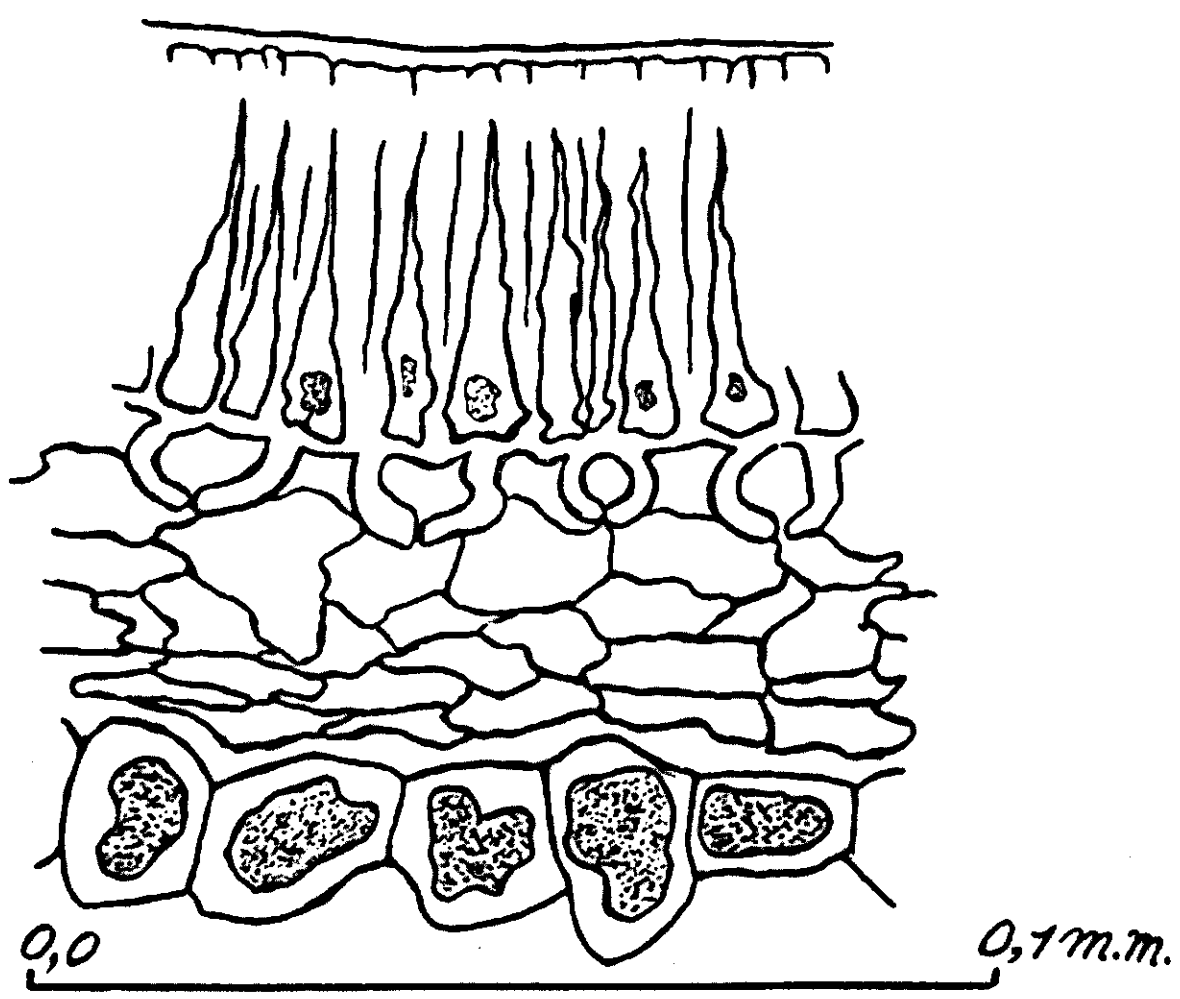
Bij proeven over de overerving van de zaadkleur zochten PREYER (54), SCHRIBAUX (57) en FISCHER (22) zaad van bepaalde kleur uit een gemengd monster, en gingen vervolgens na hoe de zaadkleur werd bij de planten, die uit zulke korrels groeiden. RAUN (55) en KAJANUS (37) kozen als uitgangsmateriaal eenkleurige korrels afkomstig van planten, die uitsluitend zaad van diezelfde kleur hadden voortgebracht. Bij alle proeven liet men de planten vrij, zonder den aard der bevruchting te beïnvloeden, afbloeien.

Door dergelijke onderzoekingen kan nooit een eenigszins dieper inzicht worden verkregen, want de genetische constitutie van het embryo is zonder uitzondering een andere, dan die der moederplant, daar het na kruisbestuiving is gevormd. Bovendien is ook bij de proeven van RAUN en KAJANUS niet bekend, of bij de moederplant de determineerende factoren voor de geel- of violetzadigheid homo- dan wel heterozygoot aanwezig waren.

2. BOUW VAN DE ZAADHUID; LOCALISATIE EN AARD DER KLEURSTOFFEN

Voor goed begrip is het noodig te vermelden, hoe de kleurstoffen in het zaad zijn gelocaliseerd. Deze toch komen uitsluitend in de testa voor, die in hoofdzaak als volgt is gebouwd (8, 50, 53): (afb. 2). De epidermis, met uiterst dunne cuticula, bestaat uit hooge ,in dwarse doorsnede polygonale cellen (palissadencellen, macrosklereïden) met naar boven vernauwd lumen door radiaal georiënteerde, kielvormige,

verticaalloopende verdikkingslijsten der overlangsche wanden, die in het topgedeelte zoover in de celholte naar binnen springen, dat er daar slechts een nauw centraal kanaal overblijft, waarin de tusschen die lijsten uitgespaarde spleten samentreffen. In de richting loodrecht op de langste as dezer cellen loopt aan den bovenkant een baan met sterke lichtbreking, welke „lichtlijn" op overeenkomstige plaats in de zaadhuid van alle leguminosen wordt gevonden. Onder deze palissadencellen volgt een laag van elementen met verdikte laterale



AFB. 2. Doorsnede van de zaadhuid van *Trifolium pratense.*

FIG. 2. Transversal section of the seedcoat of *Trifolium pratense.*

wanden, welke in het midden zijn ingesnoerd, waardoor belangrijke intercellulaire holten ontstaan. Verder sluiten deze cellen slechts basaal aaneen met polygonalen omtrek, doch blijven aan den bovenkant, die tegen de palissadencellen grenst, gescheiden. Hier is de omtrek afgerond. Over de laterale wanden verloopen verticaal verdikkingslijsten. Deze osteosklereïden, zandlooper- of bekercellen rusten op een weefsel uit eenige lagen parenchymatische cellen bestaande, dat in zijn geheel sterk is samengedrukt. Daaronder wordt tenslotte een één cel dikke laag aangetroffen van aaneensluitende elementen met bijzonder eiwitrijken inhoud en eigenaardige, bochtig naar binnen verdikte wanden. DE VRIES (65) rekende deze laag tot het endosperm,

doch door ERITH (19) is uitgemaakt, dat bij *Trifolium repens* een naar uiterlijk en plaats volkomen gelijksoortig weefsel uit het tweede integument wordt gedifferentiëerd.

Het violet zetelt in de celholte der palissadencellen, welke steeds geheel violet getint is en soms pigmentkorrels bevat (47). De celwanden zijn geel van kleur, wat het best in een doorsnede loodrecht op de langste as dezer cellen is waar te nemen. Basaal, waar het lumen wijd is, kan echter bij intensief gekleurde cellen ook de daar ter plaatse dunne tusschenwand met anthocyaan zijn doortrokken. Bij de geel gekleurde zaden vindt men slechts kleurstof in de wanden der palissadencellen.

Waar naast elkander in één cel de gele en de roode kleurstof kunnen ontstaan, is het van belang te weten, wat de aard dezer kleurstoffen mag zijn, daar uit kennis van de chemische samenstelling misschien een voorstelling omtrent het proces der kleurvorming zou kunnen voortspruiten.

Vooral de verwantschap van flavonol met anthocyanidine (het laatste ontstaat door reductie aan de in ieder flavonol voorkomende pyronkern) maakt het in de eerste plaats belangrijk te weten, of de kleurstoffen uit de zaadhuid der geel-getinte zaden tot de flavonkleurstoffen moeten worden gerekend (4,52).

Bereidt men uit geelkleurig zaad een extract door behandeling op het waterbad met door H_2SO_4 aangezuurd water, dan heeft dit een troebel-gele tint. Het kleurend bestanddeel gaat door uitschudden in amylalcohol over, en hieruit wordt het gemakkelijk afgegeven aan een soda oplossing, welke dan een oranje-gele tint aanneemt, een reactie, die als karakteristiek voor flavonolen wordt opgegeven (4). Ook gelukt het gemakkelijk de gele kleurstof uit klaverzaad in amylalcohol met zinkstof en zoutzuur te reduceeren, waarbij het geel in intensief rood kan veranderen, hetwelk echter niet met zekerheid voor een omzetting van flavonol tot anthocyanidine mag worden gehouden, daar vermeld wordt, dat uit quercetine bijvoorbeeld door reductie gemakkelijk rood gekleurde verbindingen zijn te verkrijgen, die bijna steeds aan dieper ingrijpende veranderingen in den moleculairen bouw hun ontstaan te danken hebben. Niettemin is het verlokkelijk om, als men tracht zich een beeld van de verhouding tusschen geel en violet bij de zaadkleuring te maken, te denken aan twee verwante verbindingen, waarvan door reductie de een uit de ander kan ontstaan.

Over het voorkomen der kleurstoffen zegt DE VRIES (65): „In den Zellen (d.z. de palissadencellen) selbst liegt der Farbstoff, der dem Samen die Farbe gibt. Vom ganzen Samen ist nur diese äuszerste Zellenschicht gefärbt und in dieser nur die Zelleninhalte". PREYER (54) vermeldt: „Die Färbung der Körner wird bedingt durch die Farbe der Substanz der radialen sowie peripherischen Palissadenzellwände".

In ieder geval leert het microscopische beeld:

1. De kleurstoffen zetelen in cellen van moederlijken oorsprong.

2. In violetkleurige zaden is ook de gele kleurstof aanwezig.

Bij het eigen onderzoek omtrent de factoren, welke de zaadkleur beheerschen zijn de volgende vragen vooropgesteld:

1. In hoever is het kleurbeeld, dat het zaad van een bepaalde plant biedt, door de genetische constitutie dier plant bepaald, en welke erfelijke factoren doen daarbij hun invloed gelden?

2. Welke schommelingen kunnen door modificatie in het kleurbeeld worden bewerkstelligd, en door welke invloeden wordt de modificatie te voorschijn geroepen?

3. WIJZE VAN SELECTIE

Om tot een antwoord op deze vragen te geraken, is allereerst getracht door selectie planten te verkrijgen, die slechts één bepaalde zaadkleur, geel of violet, opleveren, en constant voor deze eigenschap zijn. Deze vormen dan een geschikt uitgangsmateriaal voor kruisingen tusschen de uiterste kleurtypen. Er is begonnen met onder planten, uit handelszaad opgekweekt, exemplaren te zoeken, die zooveel mogelijk uitsluitend geel- of violetkleurig zaad geven, met welk doel geheel gele of geheel violette zaden zijn gezaaid. Het zaad, deels van Canadeeschen, deels van inlandschen oorsprong (Roosendaalsch), werd in Juli 1924 gezaaid, en de jonge planten in April van het volgend jaar in tweeën gescheurd, welke deelstukken voorspoedig tot forsche planten uitgroeiden. Van de eene helft der planten, die ongemoeid werden gelaten en vroegtijdig bloeiden, kon in Juli het zaad worden geoogst, na analyse waarvan er nog gelegenheid bestond, om de nummers der andere helft, voorzoover die in aanmer-

king kwamen te kruisen, daar de individuen dezer helft in den voorzomer gesnoeid waren en daardoor later bloeiden.

De zaadanalyse wees uit, dat slechts een klein deel der planten ten naaste bij eenkleurig zaad opleverde, een resultaat, dat gezien de ervaringen van anderen, was te verwachten.

Van de kruisingen, die laat in den zomer verricht werden met de geselecteerde individuen, slaagden:

1.25 × 2.6 en rec.
1.25 × 2.8 en rec.
5.7 × 9.4

1.25 is uit Canadeesch zaad verkregen. Haar zaad is heldergeel met slechts bij een hoogst enkele korrel een zweem van violet.

2.6 en 2.8 zijn van Roosendaalsch zaad afkomstig. Hun zaad is geel, iets donker en violetvrij.

5.7 is nagenoeg zuiver violet evenals 9.4. De eerste van Canadeeschen, en de laatste van Roosendaalschen oorsprong.

Dit scheuren der planten, om zaadkleuranalyse en daarop gebaseerde kruising in eenzelfde jaar te kunnen verrichten, is in later jaren niet herhaald. Planten, na de zaadkeuring van de oogst 1926 uitgezocht, bleven te velde tot 1927, in welk jaar de kruisingen werden verricht. Daar het werk op die wijze zeer langzaam vorderde en er in den winter door vorst of ziekte telkens planten verloren gingen, is vervolgens ook deze methode verlaten, en zijn des zomers kruisingen verricht, eer de zaadkleur bekend was. Er wordt dan veel werk gedaan, dat achteraf blijkt geen zin te hebben gehad, en er ontbreken altijd kruisingen, die juist hadden moeten gebeuren, doch de genetische bestudeering van een eigenschap, die pas na den bloei is waar te nemen, zal wel steeds moeilijkheden opleveren, die met geen enkele werkwijze geheel zijn te ontloopen.

In 1926 zijn kruisingen met behulp van hommels verricht, waarbij de methode is gevolgd, die door MAYER GMELIN is beschreven (42). De planten zijn twee aan twee in een isolatiekooi, met kaasdoek bekleed, opgesloten, vóór de eerste bloemen waren verschenen. Vervolgens is tijdens den bloei, zoo vaak als noodig bleek, een hommel daarbij gelaten, die, meestal gevangen op *Teucrium scorodonium*, eerst een dag in een kooi met *Phacelia*-planten gelegenheid had gekregen zich van vreemd klaverstuifmeel te reinigen. Zooals reeds

eerder is opgemerkt, is daarna slechts met de hand de bestuiving verricht.

4. SELECTIE VAN CONSTANT GEELZADIGE VORMEN

Bij het kweeken op geelzadigheid blijkt het gemakkelijk te zijn families te verkrijgen, die zeer overwegend slechts gele zaden leveren. Om echter voorgoed van alle violet bevrijd te geraken is minder eenvoudig, hetgeen mag blijken uit de resultaten, die in de opeenvolgende jaren zijn verkregen.

1926.

Serie A	= 1.25 × 2.8	(1925)	17	exemplaren.
„ B	= 2.8 × 1.25	(1925)	47	„
„ C	= 1.25 × 2.6	(1925)	59	„
„ D	= 2.6 × 1.25	(1925)	13	„

Geen der groepen bevat uitsluitend geelzadige planten. Wel is, wanneer de zaadmonsters naast elkander worden uitgelegd, het geel geheel overwegend, maar stuk voor stuk bevatten de meeste meer of minder violet. Totaal violette zaden komen niet voor, doch een deel der zaden is aan het topeinde violet aangeloopen.

De exemplaren, die geheel of bijna geheel geelzadig waren, zijn uitgezocht en bestemd voor kruising in 1927. Op goed geluk waren in 1926 binnen de „geelzadige" groepen een aantal kruisingen verricht, waaruit in 1927 opgroeide:

Serie BB = B10 × B21 (1926)
B10 en B21 overwegend heldergeel zaad.
Zaadanalyse in groep BB niet uitgevoerd. (zaadhuid bruin verkleurd door slechte weersomstandigheden).

Serie CC = A5 × A6 (1926)
A5 en A6 (1926) zijn niet violetvrij, en van Serie CC (1927) bevatten de meeste exemplaren nog iets violet in enkele, soms in de meeste zaden.

Serie DD = C29 × C20 (1926)
C29 en C20 niet zuivergeel.
Door miskleurigheid kon van serie DD (1927) slechts een gedeelte der planten nauwkeurig op zaadkleur worden onderzocht. Bij 16 exemplaren werd iets violet gevonden, bij 18 was het afwezig.

Serie KK = C44 × C35 (1926)
C44 is violetvrij; C35 heeft in een enkel zaadje een spoor violet.
Betrouwbare telling in KK (1927) was door veel bruin zaad niet uitvoerbaar. Een deel der planten is zeker violetvrij.

In 1928 is het zaad van een aantal kruisingen, die ook in 1927 weer zonder voorafgaande zaadkleuranalyse zijn verricht, uitgezaaid, benevens dat der kruisingen, welke op grond van selecties in 1926 zijn uitgevoerd.

1928.
Serie 5 = C8 × B8 (1926)
„ 8 = B8 × C8 (1926)
B8 is violetvrij; in C8 is met de loupe een enkel korreltje gevonden met een schim van violet.

In 5 en 8 samen hebben van 49 exemplaren er 31 violet in de zaadhuid gevormd. Deze 31 planten vertoonen nog verschil. Bij een 6-tal is het violet zóó zwak ontwikkeld, dat het slechts na nauwkeurig onderzoek met de loupe in een klein percentage der zaden wordt gevonden, terwijl bij de overige exemplaren de zaden, die violet bevatten, reeds met het bloote oog opvallen. Ditzelfde onderscheid in violetintensiteit wordt nog telkens weer gevonden. Waar met de loupe moet worden gezocht zal de aanwezigheid van violet bij de volgende analyses met ⊕ worden aangeduid, en waar het bloote oog de kleuring reeds waarneemt met +. Natuurlijk is deze onderscheiding subjectief, maar toch kan de waardeering, zooals later mag blijken, tamelijk positief worden toegekend.

Serie 12 = B35 × A13 (1926)
B35 is zuiver geel; in A13 is één korrel met iets violet aangetroffen. Van de 25 exemplaren uit dit nummer hebben er 14 iets violet in een zeer gering percentage der zaden.
Serie 13 = A13 × A8 (1926)
A13 en A8 zijn violetvrij.
De 30 exemplaren van dit nummer eveneens.

Serie 14 = B3 × B8 (1926)
B3 en B8 zijn zuiver geel.
De 40 exemplaren van dit nummer eveneens.

Serie 19 = A8 × A13 (1926)
Van de 24 exemplaren zijn 18 violetvrij; 6 bevatten een spoor anthocyaan in enkele zaden.

Serie 20 en rec. = C46 × C6 (1926) en rec.
C46 is violetvrij; onder de zaden van C6 is een enkele met zwak violette spikkeling gevonden.
Van 60 exemplaren uit deze groepen zijn de meeste violetvrij, enkele hebben iets violet in een klein gedeelte der zaden.

Serie 22 = B24 × C10 (1926)
B24 en C10 hebben slechts zuiver gele zaden voortgebracht.
De 35 exemplaren van dit nummer zijn violetvrij.

Serie 32 en rec. = BB6 × BB8 (1927) en rec.
Van 44 exemplaren bevatten 20 violet, waarbij de onderscheiding is gemaakt in 11 + en 9 ⊕.

Serie 40 = AA10 × AA9 (1927)
AA10 en AA9 zijn violetvrij.
Van de 44 exemplaren van dit nummer zijn er 10, die een spoor violet bevatten.

1929.

Serie 2 = 19.19 × 40.9 (1928)
19.19, zuiver violet.
40.9, in het monster is één zaadje met iets violet gevonden.
Van de 31 exemplaren dezer groep zijn 7 violetvrij. Bij de 24 overige bestaat verschil in hoeveelheid violet. 6 er van zijn + en 18 ⊕.

Serie 6 = 21.7 × 20.8 (1928)
20.8 en 21.7 zijn zuiver geel.
De 19 exemplaren van serie 6 eveneens.

Serie 13 = 20.4 × 20.3 (1928)
20.3 en 20.4 zijn zuiver geel.
Bij 9 exemplaren van serie 13 hebben een 4-tal violet.

Serie 21 en rec. = 33.2 × 40.13 en rec. (1928)

33.2 bevat iets violet. — 40.13 is zuiver geel.

Van deze groepen zijn 37 exemplaren zuiver geel en 46 bevatten violet.

Hier weer intensiteitsverschil. + : ⊕ = 23 : 23.

Serie 22 en rec. = 33.16 × 40.10 en rec. (1928)

40.10 is zuiver geel, 33.16 bevat een enkele korrel met violet. Van deze groepen zijn 47 exemplaren zuiver geel en 51 bevatten violet; hier weer intensiteitsverschil + : ⊕ = 31 : 20.

Serie 23 en rec. = 8.8 × 8.7 (1928)

8.8 zuiver geel — 8.7 bevat iets violet.

25 exemplaren van deze groepen zijn zuiver geel, 22 bevatten violet; hier weer intensiteitsverschil + : ⊕ = 12 : 10.

1930.

De oogst van 1930 is zeer miskleurig; het slechte zomerweer maakt het zaad bruin, en niet betrouwbaar te analyseeren.

5. NUANCES IN DE GELE KLEUR

Het geel kan in tint verschillen, en uitéénloopen van een fletslichtkleurige tint tot een helder-chromaatgele kleur. In enkele groepen kwamen deze nuances naast elkander voor, en was een rangschikking mogelijk, die deed vermoeden, dat bedoelde verschillen door één mendel-factor worden geregeld (tabel 10).

TABEL 10

no. der serie	aantal planten	chrom. geel	tusschen-tint	bleekgeel
10 en rec ('29) . . .	24	5	12	7
35 en rec ('29) . . .	14	4	6	4

Het materiaal is beperkt, en de schifting moeilijk, doordat binnen elk der gekozen groepen nog verschillen optreden, die den twijfel doen rijzen, of er niet meer dan de invloed van één enkelen factor in 't spel zal zijn. Wordt dit echter voorloopig niet verondersteld, en

noemt men den werkenden factor C, dan kan CC de intensief gele, en cc de bleekgele tint voorstellen. Een zekere variabiliteit door omstandigheden moet dan bij de gele tint worden aangenomen, en deze bestaat wel ongetwijfeld, daar de nuance van het geel bij een bepaalde plant van zaad tot zaad nog aanmerkelijk kan verschillen.

6. INVLOED VAN ÉÉN FACTOR VOOR VIOLETVORMING

Bij een aantal der „geelzadige" groepen, die nog violet bezitten, treedt dit op in een verhouding, die aan den invloed van een enkelen factor doet denken (tabel 11).

TABEL 11

no. der serie	totaal aantal	geel	met violet
1. 21 en rec. (1929)	83	37	46
2. 22 en rec. (1929)	98	47	51
3. 23 en rec. (1929)	47	25	22
4. 32 en rec. (1928)	44	24	20
5. 12 (1928) . . .	25	11	14
Samen . . .	297	144	153
	theoretisch	148.5	148.5

In deze gevallen is te denken aan een 1 : 1 splitsing. Wordt de factor voor violetvorming V genoemd, dan zou de kruisingsformule moeten worden voorgesteld door vv × Vv. Een van de ouders moet er dan, in al deze gevallen, zaden met violette kleurstof hebben voortgebracht. Voor de gevallen 1, 2, 3 en 5 staat dit inderdaad in de notities vermeld. Bij een aantal der nummers uit tabel 11 komt het violet in ongelijke intensiteit voor bij de afzonderlijke individuen. De scheiding in twee klassen + en ⊕ brengt nu ook hier weer de verhouding 1 : 1 naar voren (tabel 12).

TABEL 12

no. der serie	aantal met violet	+	⊕
21 en rec. (1929). . .	46	23	23
22 en rec. (1929). . .	51	31	20
23 en rec. (1929). . .	22	12	10
Totaal. . .	119	66	53
	theoretisch	59.5	59.5

Het is mogelijk, dat deze intensiteitsverschillen worden veroorzaakt door een factor, die het effect van den violetfactor, V, beinvloedt. Wil men voorloopig aannemen met een versterkingsfactor, X, te maken te hebben, dan kunnen de kruisingsformules worden voorgesteld door:

Vvxx × vvXx

De eene, zuiver gele ouderplant is heterozygoot voor den versterkingsfactor, de andere, die uiterst weinig violet in 't zaad produceert, is voor een violetfactor heterozygoot.

Van de nakomelingschap is de samenstelling:

vvxx } geel 50%
vvXx }
Vvxx zwak violet 25%
VvXx duidelijk violet 25%

Tusschen de planten van groep 21 en rec. (1929) zijn in 1930 kruisingen verricht, teneinde de juistheid van bovengemaakte veronderstellingen te controleeren. Allereerst is een kruising gemaakt tusschen de exemplaren 21.33 en 21.4, die beide duidelijk violet bevatten.

Hieruit ontstond in 1931 een groep (serie 15 en rec. (1931)) van 96 exemplaren, waarvan 24 violetvrij waren.

Volgens bovenopgesteld schema moet de kruisingsformule geweest zijn:

VvXx × VvXx, waaruit een nakomelingschap met 25% zuiver geelzadige planten zal voortspruiten. Aan den invloed van één vio-

letfactor behoeft dus wel niet te worden getwijfeld. Bij de planten met violet in het zaad zijn er een aantal, die deze kleur in veel intensievere tint, en bij een veel grooter aantal der zaden voortbrengen, dan bij de ouderplanten het geval is. Verder is een 15 tal als ⊕ genoteerd, wat met $\frac{1}{8}$ voor samenstelling Vvxx vrij behoorlijk kan overeenstemmen (theoretisch 12).

Minder fraai, dan de uitkomsten van dit experiment, zijn de resultaten van een kruising tusschen een ⊕ en een — exemplaar, 21.52 × 21.50 (1929) en rec. Hier zou, afgaande op de veronderstelde constitutie van de ouderplanten, Vvxx en vv, gecombineerd met een der beide mogelijkheden xx of Xx voor den versterkingsfactor, in alle geval 50% violetvrij verwacht moeten worden in de groepen 16 en 16*a* (1931), die als dochtergeneratie er uit zijn voortgekomen. De uitslag was:

TABEL 13

no. der serie	totaal aantal planten	+	⊕	—
16	40	8	9	23
16a	49	7	15	27
Totaal . .	89	15	24	50
		39		
	theoretisch	44.5		44.5

Door het zuiver gele exemplaar van 1929 de samenstelling vvXx toe te kennen, kan het voorkomen van + exemplaren worden verklaard, maar de gevonden getalverhoudingen is ook voor de splitsing tusschen + en ⊕ geheel uit den koers.

Het is bij deze heele kwestie van belang te weten, in hoeverre een onderscheiding in +, ⊕ en — betrouwbaar kan worden gemaakt, daar het gaat om een reeks kleine verschillen, waarbij tusschen de uitersten, onverdacht zuiver geel en goed waarneembaar violet bij het meerendeel der zaden, alle overgangen bestaan. Een monster, dat zuiver geel is genoemd, kan altijd nog een enkele zaadkorrel bevatten met een spoortje violet, dat ook bij nauwkeurige beschouwing over het hoofd is gezien, en bij de onderscheiding in + en ⊕ wordt niet op een objectief criterium afgegaan, daar dit zoo moeilijk is aan

te nemen, omdat niet alleen het aantal zaden, dat violet bevat, doch ook de intensiteit van dit violet de keuze bepaalt.

Om over de betrouwbaarheid eener analyse een oordeel te krijgen, zijn de planten van serie 21 en rec. (1929) den winter overgehouden, en in 1930 is ten tweeden male het zaad geoogst en op kleur geanalyseerd. De resultaten van beide jaren, weergegeven in tabel 14, doen ons zien, dat in het meerendeel der gevallen de waardeering beide keeren dezelfde is geweest.

In 1930 is vijf maal vaker zuiver geel gevonden dan in 1929, waar telkens voor het betreffende exemplaar de analyse als ⊕ is uitgevallen, en vier maal is in 1929 + geanalyseerd inplaats van ⊕ in 1930.

Deze verschillen in uitkomst zijn echter niet aan ongelijke waardeering van gelijke objecten in beide jaren te wijten, doch moeten als gevolg van werkelijke verschillen tusschen de zaadkleur van eenzelfde plant in opeenvolgende jaren worden opgevat. De ontwikkeling der violette kleur is in 1930 minder fraai geweest dan in 1929 en uit de vergelijking van het zaad der beide oogsten is zoodoende eenig inzicht te gewinnen omtrent de modificeerbaarheid der zaadkleur.

Van 21.57 was de zaadkleur in 1929 als +, in 1930 als ⊕ aangegeven. Uit beide monsters zijn telkens een 100-tal zaden voetstoots afgeteld, en gescheiden in korrels met en zonder violet in de zaadhuid. In 1929 hadden 31 zaden violet gevormd in zoo groot kwantum, dat zij gemakkelijk zonder loupe waren te vinden, terwijl in 1930 slechts bij een 10-tal het violet werd waargenomen, en dan nog zoo zwak, dat het aan waarneming met het bloote oog ontsnapte.

No. 21.29 is in 1929 en in 1930 telkens duidelijk violetvormend gevonden, maar ook hier is in het tweede jaar het optreden dezer kleur aanmerkelijk zwakker dan in 1929, toen van 100 zaden er 75 violet bevatten tegen 49 in 1930. Uit deze voorbeelden blijkt, dat de violetvorming naar omstandigheden vrij belangrijk kan varieeren, waardoor het vooruitzicht op met de theorie strookende uitkomsten bij analyses van dezen aard, steeds beperkt zal zijn en een resultaat, zooals in tabel 12 is aangegeven, maakt het daarom dadelijk nog niet noodzakelijk de bij den aanvang gemaakte veronderstelling — werking van één violetfactor met een versterkingsfactor — te laten varen.

TABEL 14

ZAADKLEUR-ANALYSE VAN SERIE 21 EN 21A (1929) IN 1929 EN 1930 — stelt voor: geelzadig, ⊕ = violet uiterst zwak in enkele zaden, + = het violet is zonder loupe in een aantal zaden te vinden.

TABLE 14

ANALYSIS OF THE SEED-COLOUR OF SERIES 21 AND 21A (1929) IN 1929 AND 1930; — means: pure yellow seeded plant; ⊕ = violet slightly present in a few seeds, not observable without a magnifying glass; + = violet to be seen without a magnifying glass in a number of the seeds.

No.	1929	1930	uitkomst der analyses	No.	1929	1930	uitkomst der analyses
serie 21				44	+	+	
2	—	—		45	⊕	⊕	
4	+	+		46	⊕	⊕	
5	—	—		47	—	—	
6	⊕	⊕		48	⊕	⊕	
7	—	—		49	+	+	
8	—	—		50	⊕	⊕	
9	—	—		51	—	—	
10	—	—		52	—	—	
12	—	—		53	⊕	—	verschil
13	⊕	⊕		54	⊕	—	verschil
14	—	—		55	+	+	
15	—	—		56	+	+	
16	—	—		57	+	⊕	verschil
17	+	+		serie 21A			
18	—	—		2	—	—	
19	⊕	—	verschil	3	+	+	
20	—	—		5	⊕	⊕	
21	+	⊕	verschil	8	—	—	
23	—	—		9	⊕	⊕	
24	⊕	—	verschil	10	—	—	
25	⊕	⊕		13	⊕	—	verschil
26	⊕	⊕		17	+	⊕	verschil
29	+	+		19	+	+	
30	—	—		20	⊕	⊕	
31	⊕	⊕		21	—	—	
32	—	—		23	+	⊕	verschil
33	+	+		24	—	—	
36	+	+		25	—	—	
40	+	+		27	⊕	⊕	
42	+	+		28	—	—	

Tenslotte zijn uit serie 21 (1929) nog twee violetvrije exemplaren gekruist, de nos. 21.2 en 21.5. Deze zouden een zuiver geelzadige nakomelingschap moeten geven, doch brachten in 1931 nog bij 9 van de 53 exemplaren een geringe hoeveelheid violet voort in enkele zaden. Dit bewijst, dat planten, die zelf ongetwijfeld het vermogen violette kleurstof te kunnen vormen niet toonen, die capaciteit wel aan hun nakomelingen kunnen verleenen. Hoe echter de constitutie dezer planten moet worden gedacht valt niet te zeggen, want volgens het aangenomen schema zou een geelzadige plant de samenstelling vvXx of vvxx moeten hebben, en dan is violetvorming uitgesloten. Liever dan te trachten een ander postulaat te zoeken, wil ik toch voorloopig nog aan het eenmaal gekozen factorenschema blijven vasthouden, omdat ook in enkele andere gevallen met behulp van dit schema iets is te verklaren. Zoo bijvoorbeeld gedeeltelijk de afstamming van de groepen 21 en rec. (1929) zelf, die ontstaan zijn uit de kruising 33.2 × 40.13 en rec. (1928), welke moest worden voorgesteld door de formule Vvxx × vvXx. Nu is 33.2 van het type ⊕ uit een groep van 44 exemplaren met de samenstelling: + : ⊕ : — = 9 : 11 : 24. Voor de verhouding $\frac{1}{4}$: $\frac{1}{4}$: $\frac{1}{2}$ zouden die getallen 11 : 11 : 22 moeten zijn geweest, en dan was voor deze serie de samenstelling

VvXx	25 %
Vvxx	25 %
vvXx	25 %
vvxx	25 %

weer aan te nemen.

40.13 is zuiver geelzadig en uit een groep van 24 planten afkomstig, waarvan een 10-tal een spoor violet bevat. Er zou hier gedacht kunnen worden aan een verhouding 1 : 1 voor ⊕ en —, maar dan kan de gele plant ook slechts vvxx tot samenstelling hebben gehad en niet vvXx zooals boven is verondersteld.

Geheel tot klaarheid zijn dus de verschijnselen met behulp van deze hypothese geenszins te brengen. Wij hebben hier te maken gehad met gevallen waarin slechts even het violet zich met het geel komt mengen, en waar dan een nauwkeurige analyse reeds moeilijkheden oplevert, ligt het voor de hand, dat een ontleding van alle factoren, die bij de kleurvorming in 't geding komen, een zeer omvangrijke arbeid noodig zal maken.

7. SELECTIE OP VIOLETZADIGHEID

Bij slectie op violetzadigheid geraakt men sneller tot zijn doel dan wanneer het er om gaat zuiver geelzadig materiaal te verkrijgen. Uit de kruising der violetzadige planten 5.17 en 9.4 (1925) ontstond in 1926 Serie E met uitsluitend zeer donker violetzadige planten, waarvan de beste voor onderlinge kruising in 1927 werden bestemd. In 1926 is reeds de kruising E17 × E24 verricht, waaruit in 1927 groep L is voortgekomen. Alle planten uit deze serie brengen zeer overwegend geheel violette korrels voort, maar hier, evenmin als in eenig violetzadig nummer uit later jaren, is het ideaal, hetwelk is: korrels, die over de geheele oppervlakte der zaadhuid uitsluitend een zeer donker violette tint vertoonen, ooit bereikt.

Een aantal der zaden vertoont steeds een iets lichtere nuance aan het smalle uiteinde, en soms komt daar zelfs de gele tint voor den dag. Maar dat zijn dan bijna altijd de kleine, schraal uitgegroeide, soms zelfs duidelijk geschrompelde zaden. De kleurstoffen worden pas tegen het tijdstip der rijping gevormd, als de zaden door waterverlies hard gaan worden en de cotylen het chlorophyl verliezen. Alsdan begint de zaadhuid, die tot dat tijdstip als een hoornachtig doorzichtig vlies aanwezig was, kleur te zetten. Waar nu deze rijping niet geheel ongestoord verloopt, daar wordt het zaad miskleurig, en dat valt dan het meest op bij de violette zaden. Ook is de violette kleurstof zeer oplosbaar, zoodat in natte zomers de zaden in rijpe hoofdjes, die wat lang aan de plant zijn blijven zitten, groot gevaar loopen, die tint te verliezen. Waar echter het na vrijen bloei gerijpte zaad meestal niet onberispelijk van kleur is, daar ziet men de korrels, die na kunstmatige bestuiving in de perkamenten zakjes, beschut voor slechte kansen, aan eenzelfde plant zijn gerijpt, als regel zoo volledig en diep violet als maar gewenscht kan worden. Het heeft daarom weinig zin de violetzadige groepen der opeenvolgende jaren afzonderlijk te beschrijven.

8. DE VIOLET-NUANCES

Het violet kan voorkomen in verschillende tinten welke als rood-, paars- en blauwviolet zijn onderscheiden. Soms vindt men in een bepaalde serie van planten deze schakeeringen naast elkaar, soms ook

zijn alle exemplaren met violetkleurige zaden eener groep van dezelfde tint. Vooral bij het zaad van het oogstjaar 1929 zijn de verschillen vaak duidelijk analyseerbaar geconstateerd. Enkele waarnemingen zijn in de volgende tabel vermeld.

TABEL 15

No. der serie	aantal analyseerbare exemplaren	rood	paars	blauw
1. 10 en rec. 1929. . .	50	27	23	0
2. 16 1929. . .	12	6	6	0
3. 11 en rec. 1929. . .	26	12	14	0
4. 17 en rec. 1929. . .	44	11	25	8
5. 12 en rec. 1929. . .	90	19	49	22

Als men hier een factor aanneemt, R te noemen, die de violettint beheerscht, dan kan roodviolet door RR, paarsviolet door Rr, en blauwviolet door rr voorgesteld worden, ofschoon natuurlijk met evenveel recht blauwviolet met het dominante teeken kan worden aangeduid.

De in de tabel gegeven cijfers van geval 1, 2 en 3 moeten dan als 1 : 1 splitsingen van de kruising RR × Rr worden opgevat. Telt men de uitkomsten te samen dan beantwoordt de verhouding 45 : 43 zeer goed aan de verwachting. De overige gevallen stellen een 1 : 2 : 1 splitsing voor en ook hier zijn, opgeteld, de verhoudingen 30 : 74 : 30 bevredigend te noemen.

Een kruising van twee rood-violetzadige planten 38.7 en 26a.7 (1930) leverde in 1931 een uitsluitend rood-violette nakomelingschap (45 exemplaren).

9. KRUISINGEN VAN GEEL- MET VIOLETZADIGE PLANTEN

In 1927 en volgende jaren zijn telkens geel- met violetzadige planten gekruist, teneinde de kleur der F_1-generaties te kunnen waarnemen; ook zijn zulke F_1-planten met geel- en violetzadige planten

teruggekruist, en zijn door onderlinge kruisingen van F_1-exemplaren, F_2-generaties van geel- en violetzadige stamplanten gekweekt.

A. *De F_1-generaties*

In de F_1-generaties is nooit volledige uniformiteit van alle individuen uit een bepaalde serie bereikt, doch wel valt er, als bijvoorbeeld de groepen van 1928 en 1929 met elkander worden vergeleken, een afnemende verscheidenheid van tinten te constateeren.

Als regel vertoont het zaad van een F_1-plant een bepaalde, beperkte variatiebreedte voor de kleur. Er komen dus in zoo'n oogst lichtere en donkerder korrels voor, die te samen een zekere totaal-indruk geven en, als nu het zaad van alle individuen eener F_1-groep plant voor plant wordt vergeleken, dan blijkt deze totaal-indruk van plant tot plant te verschillen. In sommige groepen liggen de uitersten zoover uiteen, dat de lichtstgekleurde zaadmonsters een indruk geven van overwegend geel en de donkerste van overwegend violet. Daar is dan dus een duidelijke splitsing opgetreden, doordat de gele ouderplant nog violetfactoren bevatte, of de violette nog niet al deze factoren homozygoot bezat, en misschien zelfs één of meer totaal miste. Vooral dit laatste kan zeer gemakkelijk voorkomen hetgeen uit het volgende voorbeeld mag blijken.

In 1929 kwam in een 2-tal F_1-groepen telkens een belangrijk aantal individuen voor, die nagenoeg totaal violet zaad voortbrachten. Daar al deze planten geheel of bijna geheel heterozygoot voor de violetfactoren geweest zijn, moeten we aannemen, dat een dergelijke constitutie reeds in staat is de geheele zaadhuid violet te kleuren. Bij de selectie op violetzadigheid bereikt men daarom dan ook naar uiterlijk zoo gemakkelijk het gestelde doel, en slechts kruisingen met geelzadige planten doen blijken, in hoeverre ook genotypisch zulke voluit violetkleurige planten den hoogsten trap hebben bereikt.

In serie 26 (1929), een F_1 van geel $\times$ violet, brachten van de 60 exemplaren 17 nagenoeg uitsluitend violet zaad voort, 28 vertoonden een iets lichtere totaaltint, en 15 bleven ook hier nog iets beneden. Een soortgelijk verschijnsel viel waar te nemen bij de F_1-groepen 12 en rec. (1929) met te samen 90 exemplaren, waarvan 23 vrijwel uitsluitend violetkleurig zaad gaven. De overige planten vielen ook hier weer in twee, naar violetintensiteit verschillende groepen uiteen, die

echter niet precies waren af te tellen, doordat uitgesproken verschil in violetnuance, (de reeds besproken tinten rood, blauw en paars) het rangschikken bemoeilijkte. Wel gelukte dit nog bij de 22 blauw-violette exemplaren uit deze groepen, waar de verdeeling in 5 donker, 12 iets lichter en 5 lichtst kon worden gemaakt. Een dergelijke splitsing is te verklaren door aan te nemen, dat de violetzadige ouderplant nog voor twee factoren heterozygoot is geweest. Men krijgt dan uit de kruising geel × violet = ... $v_1v_1v_2v_2$ × .... $V_1v_1V_2v_2$

$v_1v_1v_2v_2$	25 %	lichtst
$V_1v_1v_2v_2$	25 %	tusschentint
$v_1v_1V_2v_2$	25 %	tusschentint
$V_1v_1V_2v_2$	25 %	donkerst.

Het is van belang, de variatiebreedte der zaadkleur van een bepaalde plant door middel van cijfers objectief vast te leggen. In een niet éénkleurig zaadmonster zijn verschillen mogelijk van geheel geel tot totaal violet met alle overgangen daartusschen. Wat die zaden tenslotte scheidt, is het verschil in kwantum violette kleurstof, dat zij hebben doen ontstaan. Die hoeveelheid hangt af van:

1. Het deel der oppervlakte, dat violet is gekleurd.
2. Het aantal cellen per oppervlakte-eenheid, dat de kleurstof bevat.
3. De hoeveelheid kleurstof die gemiddeld in een cel is ontstaan.

Getracht is van geel tot violet een classificatie in 8 groepen te verkrijgen, waarbij I geheel of nagenoeg geheel zuiver geel voorstelt, en VIII volledig violet. Voor de tusschenklassen is moeilijk een beschrijving te geven. De klassen IV, V en VI zijn in tweeën gesplitst, het α type, waarvan iedere zaadkorrel gedeeltelijk geel en gedeeltelijk violet van bepaalde intensiteit is, en het β type, waarbij alle zaden een zwakkere violettint over de geheele oppervlakte bezitten; die onderscheiding is echter niet in de tabellen aangegeven.

Een 18-tal exemplaren van de F_1-serie 9 (1930), welke ontstaan is uit de kruising 6.6 × 5.14 (1929), op deze wijze geanalyseerd, geeft het volgende beeld:

TABEL 16 [1])

SAMENSTELLING VAN SERIE 9 (1930).
I STELT GEHEEL OF NAGENOEG GEHEEL GEEL VOOR, VIII GEHEEL OF NAGENOEG GEHEEL VIOLET

TABLE 16

COMPOSITION OF SERIES 9 (1930) (F_1 YELLOW × VIOLET); I MEANS: THE SEED IS COMPLETELY YELLOW OR NEARLY SO; VIII MEANS: THE SEED IS PRACTICALLY ABSOLUTELY VIOLET

No	Klasse							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
11	5	2	5	12	9	67	0	0
23	1	0	0	0	8	58	32	0
2	0	0	0	0	0	57	28	15
7	2	0	0	6	29	50	13	0
15	3	0	0	5	16	48	28	0
5	0	0	0	4	8	46	36	4
6	0	0	3	7	10	46	28	7
15	0	0	4	8	19	43	21	4
14	0	0	2	0	12	41	37	6
12	0	0	0	6	11	40	33	10
4	1	4	4	15	33	39	5	0
8	6	4	5	9	20	37	21	0
1	2	1	0	9	16	37	35	0
13	7	7	7	12	8	37	19	0
17	0	2	6	17	28	37	3	6
21	1	0	2	1	9	34	53	0
10	4	8	12	30	18	29	0	0

Bij intensiteit VI valt bijna steeds de top, terwijl de meestal in gering aantal voorkomende, lichtkleurige zaden van slechte kwaliteit zijn.

B. *De F_2-generaties*

Zoolang er geen F_1-groepen met uniforme zaadkleur zijn verkregen, is het ook niet te verwachten, dat bij de, door kruising van zulke F_1-

[1]) In deze, zoowel als in de tabellen 17 en 19, staat telkens de analyse van 100 voetstoots uit het monster afgetelde zaden met goed ontwikkelde kleur vermeld. Waar het aantal niet precies 100 bedraagt, is dit niet nader aangegeven.

planten ontstane, F_2-generaties telkens dezelfde kleurreeksen zullen uitmendelen. Er zijn dan ook bij de onderscheiden F_2-groepen, die in de jaren 1929, 1930 en 1931 zijn opgekweekt, belangrijke verschillen voor den dag gekomen. Soms zijn de donkere tinten, soms de lichte meer op den voorgrond getreden, maar bijna steeds bestaat er, wanneer de individuen uit een F_2-groep met elkander worden vergeleken, een zeer belangrijke spreiding van geheel of nagenoeg geheel zuiver geel tot uitsluitend diep violet. De tusschentinten laten zich rangschikken in een reeks van geleidelijk donkerder wordende kleuren. Er is een groepeering, als bij de F_1-analyse beschreven, toegepast.

Als voorbeeld zij gegeven de samenstelling van serie 3 en rec. (1931), die uit de kruising 9.7 × 9.8 en rec. (1930) zijn ontstaan. (tabel 17).

Voegt men de bij deze indeeling gekozen klassen groepsgewijs te samen, zoodat I + II + III, IV + V + VI en VII + VIII telkens een nieuwe afdeeling vormen, de eerste met overwegend geel zaad, de tweede met een reeks tusschentinten, en de laatste met zeer donkerkleurige korrels, dan wordt het gemakkelijk met behulp van een gelijkzijdigen driehoek de samenstelling der geheele serie grafisch weer te geven. (fig. 3).

De figuur voor serie 3 en rec. geeft een regelmatige verdeeling te zien met een zekere ophooping in de linker helft. De exemplaren varieeren tusschen volledig geel- en volledig violetzadig. Zoolang er meer dan 50 % der zaden geelkleurig is komt volledig violet niet voor en omgekeerd. Slechts bij meer dan 50 % der tusschentinten ontstaat in een zaadmonster, de mogelijkheid voor een variatiebreedte van grootste wijdte. Dit laatste heeft zich bij iedere splitsing, zoowel bij de F_2-generaties, als bij de nakomelingen eener F_1 × geel kruising, herhaald. Iedere factorencombinatie laat blijkbaar een zekere speling in de zaadkleur toe, en bij bepaalde constituties is deze het grootst. Altijd wordt bij groote spreiding een curve met een top gevonden, welke dan steeds aan den kant van de donkere kleuren is gelegen.

De variatie, die bij het zaad eener bepaalde plant wordt waargenomen, moet door modificatie zijn ontstaan. Wanneer in een zaadmonster naast gele en bonte zaden ook geheel violette voorkomen, dan zal echter onder geen omstandigheid zoo'n plant een andere maal uitsluitend geheel gele of geheel violette zaden kunnen geven. De

TABEL 17

SAMENSTELLING VAN SERIE 3 EN REC. (1931)

TABLE 17

COMPOSITION OF SERIES 3 AND REC. (1931) (F_2 YELLOW × VIOLET); FOR EXPLANATION OF THE CIPHERS, SEE TABLE 16

No	Klasse								No	Klasse								No	Klasse							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
a47	100								a11	5	10	29	26	26	5			a73	0	0	3	12	8	68	10	
a14	100								a 1	7	9	14	27	37	6			a22	0	0	5	13	20	43	18	
a41	100								21	0	0	0	39	32	29			7	0	0	4	11	24	38	22	
4	100								a24	4	0	11	17	47	21			a 9	0	0	4	16	32	35	13	
a21	98	2							a61	3	10	8	31	31	14			a71	5	7	10	10	19	27	20	2
a83	97	3							8	3	0	15	49	26	7			a16	6	9	7	13	18	17	26	4
a 6	94	6							24	3	12	22	19	27	17			a51	0	9	8	17	15	20	27	4
a60	96	4							a76	4	0	7	28	42	19			a28	0	0	0	0	10	0	68	21
a77	94	6							a43	2	2	7	12	51	4			a80	0	0	0	0	4	16	0	80
a45	94	6							a81	2	0	0	6	15	77			a37	0	2	0	7	32	37	9	16
a 7	34	28	38						a17	0	10	18	32	12	26			a12	0	0	5	15	16	28	28	4
a75	38	54	8						a72	0	7	27	43	19	4			a14	0	0	7	12	19	27	22	13
20	22	49	29						a82	0	2	16	22	35	23			a 3	0	0	0	15	21	28	28	7
a62	52	25	19	4					a56	0	0	19	13	22	48			1	0	0	0	0	0	8	30	62
a26	50	31	15	4					a40	0	3	20	18	47	13			a20	0	0	0	0	13	36	49	2
23	39	40	12	9					19	0	4	9	16	34	38			5	0	0	0	0	0	29	47	25
a27	24	27	27	22					21	0	0	0	39	32	29			6	0	0	0	0	0	22	50	28
64	14	30	24	33					a53	4	16	15	24	21	15	3		a49	0	0	0	0	0	17	29	54
a50	13	28	32	27					2	2	3	5	13	35	40	2		a46	1	0	0	0	10	54	33	3
a18	12	27	40	20					9	3	5	9	17	20	22	23		a67	0	0	0	0	1	22	53	23
a74	6	26	28	39					a78	4	4	17	14	14	34	10		a57	0	0	0	26	24	23	18	9
22	6	26	36	32					a23	6	0	14	26	22	25	9		a35	0	0	0	3	4	46	41	5
a32	28	40	18	11	3				a30	2	0	7	11	32	33	15		a66	0	0	7	15	21	20	19	16
a48	31	33	13	16	8				a 4	4	0	0	3	26	56	12		a 8	0	0	0	16	23	30	23	8
17	15	7	38	30	10				a69	0	0	4	19	23	33	20		a68	0	2	9	11	21	21	20	15
a42	15	6	31	29	22				a15	0	4	8	19	28	29	12		18	0	0	0	0	0	46	29	19
a13	9	9	12	46	25				a58	0	0	4	4	37	47	8		a 5	0	0	0	0	0	0	39	61
11	8	27	25	34	6				a44	0	4	5	5	39	27	20		a79	4	0	0	9	11	38	34	5
a33	5	26	19	33	17				a36	0	0	0	14	21	30	34		a52	0	0	0	0	17	22	41	20
25	5	12	21	28	34				3	0	0	1	6	13	28	52		a31	0	0	0	0	0	19	23	58
a39	12	17	19	13	21	18			16	0	0	3	16	40	30	10		a65	0	0	0	8	21	23	43	5
12	10	16	19	21	11	24			10	0	0	0	5	55	33	7										
a29	6	0	27	33	21	14			13	0	0	9	9	20	32	29										
a70	5	0	33	21	15	26			a19	0	0	5	10	24	32	30										

constellatie der kleurvormende factoren bepaalt de modificatie-kromme in hoofdzaak. In hoeverre invloeden van buiten af beteekenis voor de zaadkleur hebben, en welke deze invloeden precies zijn, is niet nauwkeurig bekend. In dit geschrift is deze kwestie reeds een enkele maal aangeroerd.

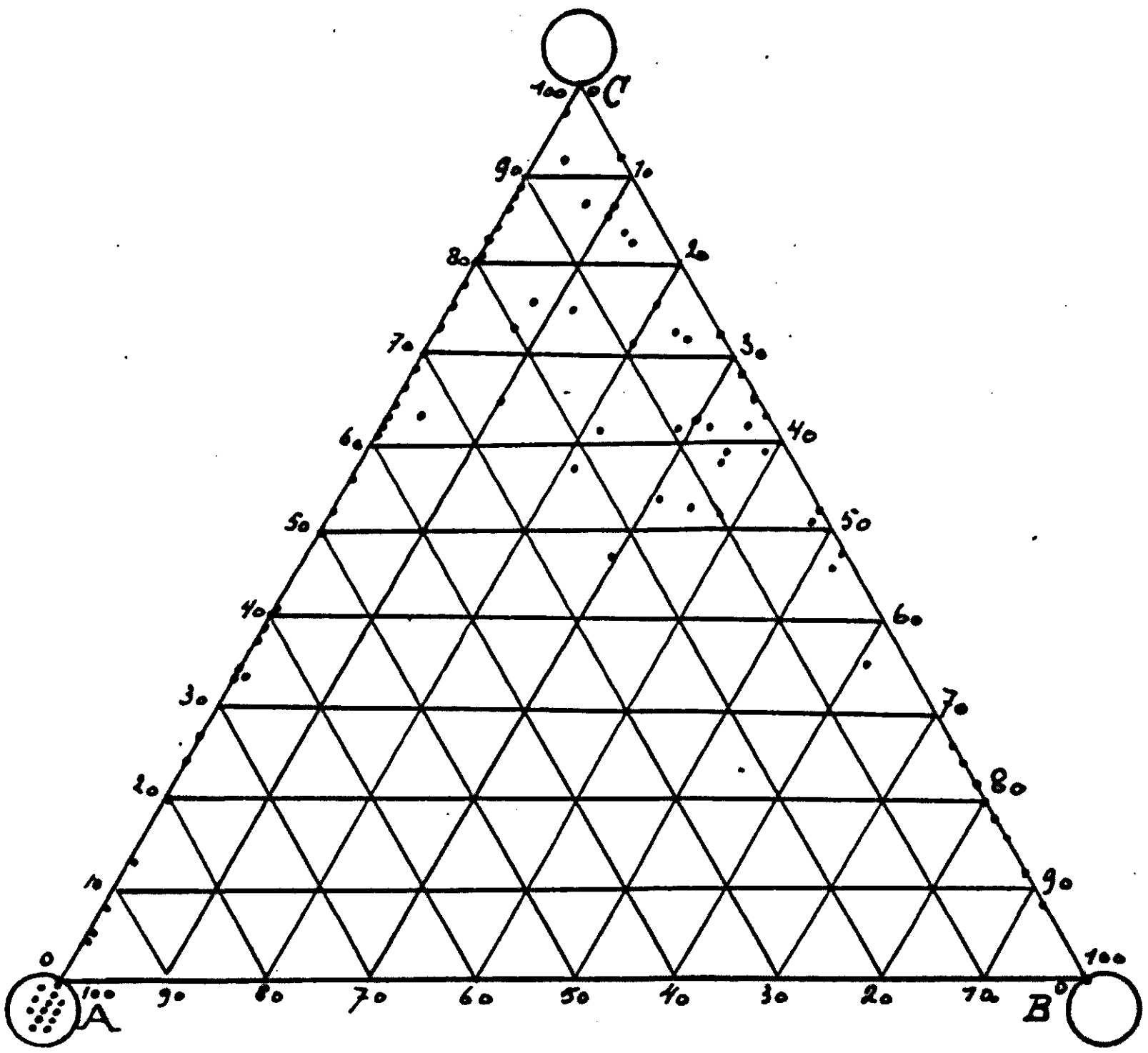


FIG. 3. Graphische voorstelling van serie 3 en rec. (1931). Hoekpunten A, B en C stellen achtereenvolgens voor: 100% overwegend geelzadig, 100% overwegend violetzadig en 100 % tusschentint.

FIG. 3. Graph of the composition of series 3 and rec. (1931) (F_2 yellow × violet). Points A, B and C show: 100% predominant yellow seeded plants, 100% predominant violet seeded ones and 100% plants of intermediate shade, respectively.

In de literatuur zijn veel gegevens over den invloed van tal van factoren op de zaadkleur te vinden. Veel gewicht wordt gehecht aan de snelheid, waarmede de rijping heeft plaats gehad. Vlug gerijpt zaad zou overwegend geel zijn. FRUWIRTH (26), HOLDEFLEISCH, FISCHER (22). Deze meening is nauw gekluisterd aan een ander veel verbreid geloof, volgens hetwelk er een positieve correlatie zou bestaan tus-

schen geelzadigheid en snellen groei. Het is echter heel wel mogelijk, zooals KAJANUS (37) opmerkt, dat juist bij vlug groeiende planten de zaden het langst tijd hebben om rijp te worden, maar noch het een noch het ander is ernstig onderzocht. FRUWIRTH bepaalde in een bloemhoofdje het gewicht van alle zaden krans voor krans, en hield tevens aanteekening omtrent de kleur. Hij vond, dat boven in een hoofdje de korrels het lichtst getint zijn, en schreef dit toe aan den korteren rijpingstijd dier zaden. Nu is het in de eerste plaats niet mogelijk alle bloemen zuiver in kransen onder te brengen, daar steeds hooger of lager aan de bloeispil onregelmatigheden voorkomen. Het gunstigste geval, dat ik heb ontmoet, betrof een fraai gevormd hoofdje met 140 bloemen, waarvan 108 in 9 duidelijk aparte, alterneerende kransen van 12 waren gerangschikt. Verder worden in een hoofdje de bloemen, aan den kant van het draagblad geplaatst, het eerst aangelegd (afb. 4) en deze blijven gedurende de geheele ontwikkeling voor, en bloeien het eerst. Om deze reden is het niet geoorloofd bloemen, die op eenzelfde hoogte aan de as zijn geplaatst, als gelijkwaardig te beschouwen. Ook bij andere plantensoorten, *Linum* bijvoorbeeld, wordt de kleurvorming in de zaadhuid in verband gebracht met de rijping der zaden (63).

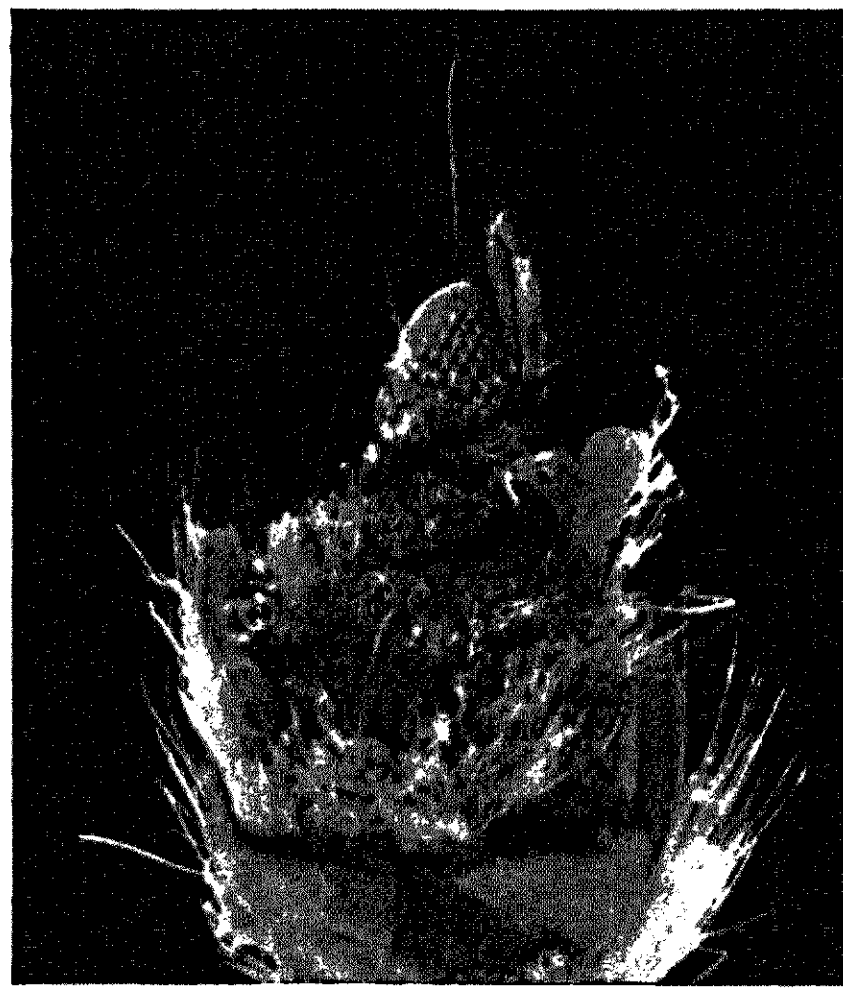


FIG. 4. Bloemhoofdje in aanleg; bloemprimordia nog slechts aan den kant van het draagblad gevormd. Vergrooting 10½ ×

FIG. 4. Young inflorescence. Flower primordia only formed at the side of the bract. Magnification 10½ ×

Tegenover de boven beschreven analyse-resultaten van serie 3 en rec. (1931) is de uitkomst te stellen van de F_2-groepen 26 en rec. (1931), die uit twee identiek donkerzadige planten van de F_1 26 (1929) zijn ontstaan. (Zie hieromtrent pag. 206). Ook hier laat de grafiek een spreiding van geheel geel tot geheel violet zien, doch nu met een uitgesproken asymetrie, en een ophooping aan de zijde der donkere kleuren. (fig. 5).

In 1929 zijn in de F_2-generaties naar den totaalindruk, die de zaadkleur der afzonderlijke planten opleverde, groepen van zooveel mogelijk gelijkkleurige exemplaren gemaakt. Binnen iedere groep bestaan natuurlijk fluctuaties, en het donkerste van de één sluit aan bij het

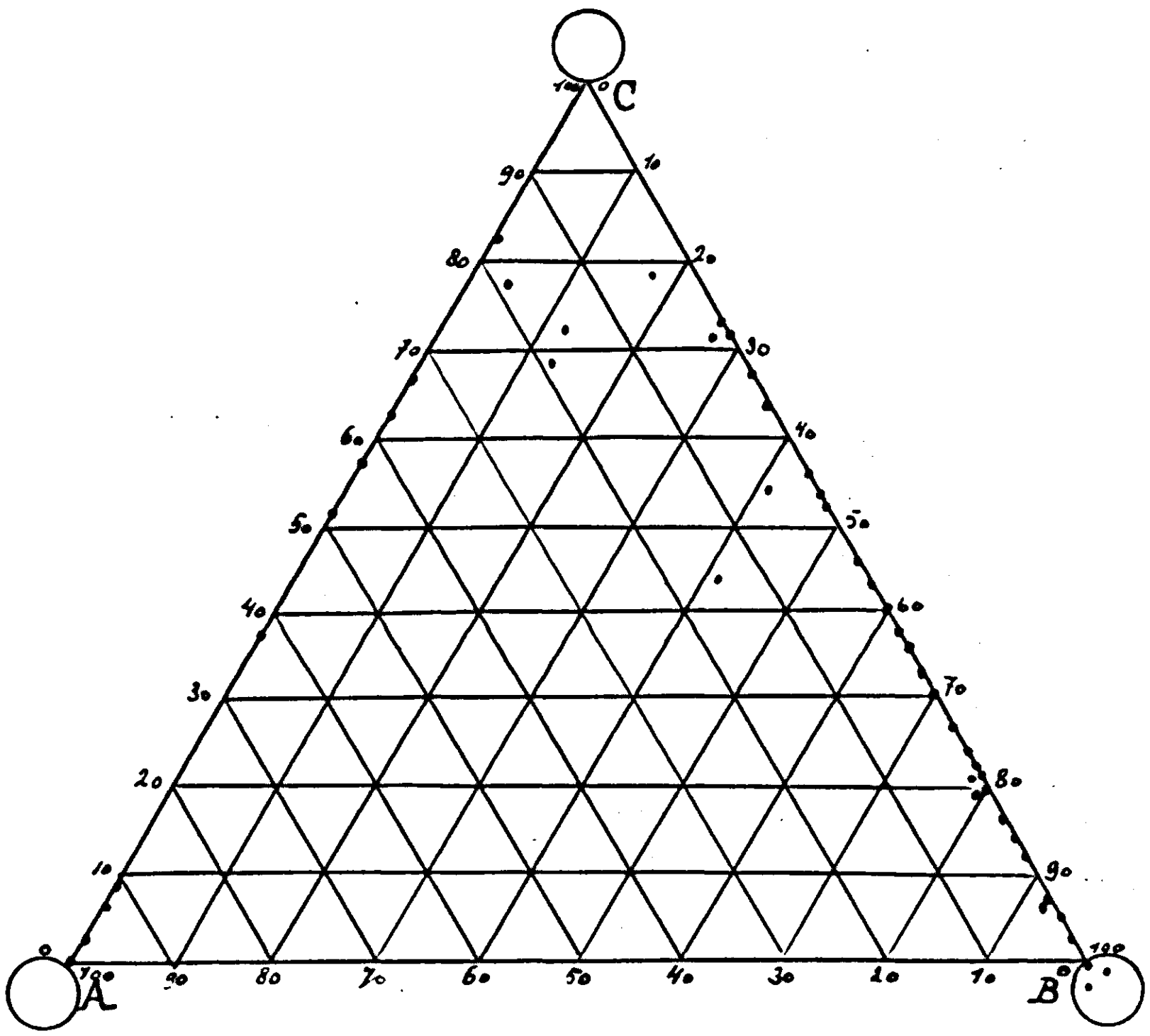


FIG. 5. Graphische voorstelling van serie 26 en rec. (1931). Hoekpunten A, B en C stellen achtereenvolgens voor: 100% overwegend geelzadig, 100% overwegend violetzadig en 100% tusschentint.

FIG. 5. Graph of the composition of series 26 and rec. (1931) (F_2 yellow × violet). Points A, B and C show: 100% predominant yellow seeded plants, 100% predominant violet seeded ones and 100% plants of intermediate shade, respectively.

lichtste van de volgende, zoodat aan die groepen verder geenerlei beteekenis kan worden toegekend. Doch deze eenvoudige werkwijze stelt ons toch alweer in staat om ons eenigszins concreet over de variaties, die van licht tot donker in een F_2-generatie voorkomen, te kunnen uitdrukken. Er zijn 9 groepen gekozen, A is geel of nagenoeg geel en I bijna geheel violet. Naar deze indeeling is de volgende tabel samengesteld:

TABEL 18

SAMENSTELLING DER F_2-GENERATIES VAN KRUISINGEN GEEL × VIOLET (1929)

Planten uit klasse A zijn geheel of bijna geheel geelzadig,
planten uit klasse I zijn vrijwel geheel violetzadig.

TABLE 18

COMPOSITION OF THE F_2-GENERATIONS (1929) FROM CROSSES OF YELLOW × VIOLET.

Plants belonging to class A are completely or nearly completely yellow seeded.
Plants belonging to class I are completely or nearly completely violet seeded.

Kruising in 1928	No in 1929	A	B	C	D	E	F	G	H	I
34.1 × 34.3	serie 33 (1929)	0	2	2	5	4	2	5	5	1
34.3 × 34.1	33*a* „	0	1	2	1	0	5	4	8	0
35.17 × 35.20	34 „	2	1	0	0	2	2	4	2	1
35.20 × 35.17	34*a* „	1	3	0	1	3	2	4	5	1
36.23 × 36.21	35 „	3	4	3	3	13	14	9	5	2
4.8 × 4.23 en rec.	36 + 36*a* „	3	1	4	1	6	8	5	0	0
4.12 × 4.1 en rec.	37 + 37*a* „	4	1	3	6	5	11	6	3	0
7.21 × 7.20	41 „	7	2	1	1	3	6	5	4	1
7.20 × 7.21	41*a* „	1	2	0	0	1	3	5	2	1
11.34 × 11.16 en rec.	40 + 40*a* „	2	4	0	6	6	4	8	4	1
11.20 × 11.21 en rec.	42 + 42*a* „	5	3	6	9	8	16	11	5	3
11.6 × 11.3	43 „	2	3	4	4	5	14	14	8	2
11.2 × 11.1	44 „	2	2	8	8	12	7	0	0	0
11.1 × 11.2	38 „	5	6	7	5	6	6	3	0	0
36.21 × 36.23	35*a* „	1	6	4	2	5	8	12	10	1

Er is geen uitzicht een factorenanalyse uit deze splitsingen te kunnen afleiden. Het aantal zuiver geelzadige planten, dat in een F_2-generatie voor den dag komt, zou over het aantal violetfactoren uitsluitsel kunnen geven, doch in het meerendeel der groepen zijn zulke zuiver geelzadige planten niet voorgekomen, wat, gezien de uitkomsten der F_1-analyses, geen verwondering behoeft te wekken.

C. *Terugkruisingen van F_1-planten (van geel × violet) met geel- of violetzadige exemplaren*

Er zijn, naast de kruisingen van F_1-exemplaren onderling, ook

TABEL 19

SAMENSTELLING VAN SERIE 23 EN REC. (1931)

TABLE 19

COMPOSITION OF SERIES 23 AND REC. (1931); (BOCKCROSS F_1 (YELLOW × VIOLET) × YELLOW) FOR EXPLANATION OF THE CIPHERS, SEE TABLE 16

No.	Klasse I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
35	100							
a9	96	4						
17	98	2						
11	95	5						
29	98	2						
a3	94	6						
22	93	7						
40	92	8						
20	91	9						
a17	91	9						
a12	86	14						
a4	78	22						
a14	74	26						
a15	91	6	3					
18	90	6	4					
30	89	8	3					
a24	78	13	9					
32	76	15	9					
37	74	19	7					
28	70	16	14					
a20	65	32	5					
4	28	55	16					
2	25	61	13					
a2	33	47	20					
13	21	68	11					
23	62	11	19	8				
19	55	21	20	1				
a7	30	36	18	16				
a23	29	28	36	6				
a26	27	36	23	13				
16	25	35	35	6				
12	9	21	48	21				
39	14	57	25	4				
38	5	49	29	17				

No.	Klasse I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
36	0	29	39	23	10			
34	11	9	15	46	14	5		
31	14	16	15	28	22	13		
8	0	0	24	29	33	14		
a19	0	4	7	30	23	25		
5	6	24	7	11	23	28		
a21	2	3	10	17	40	28		
25	1	4	15	12	41	26		
26	1	1	5	29	38	27		
19	2	8	4	9	48	26		
33	0	0	6	22	37	34		
a27	10	8	7	17	38	16	4	
9	2	1	11	11	41	29	4	
a5	0	4	9	34	28	23	3	
a11	6	9	7	30	17	2 4	7	
a28	13	14	16	22	13	16	9	
a22	7	8	13	18	27	13	11	
24	6	6	14	34	20	14	6	
a13	4	6	8	26	17	27	12	
a6	4	6	7	2	7	48	26	
a8	5	5	5	16	16	34	19	
a25	2	4	5	23	27	36	4	
a16	0	3	8	10	32	27	21	
3	0	0	6	17	24	35	17	
6	0	0	3	8	31	31	27	
14	1	1	13	10	15	28	22	4
21	2	2	5	10	9	20	45	7
7	0	0	0	13	7	48	26	5
10	0	0	0	0	6	38	55	7
a18	0	0	4	19	0	30	48	7
15	0	0	0	0	21	27	43	7
27	0	0	0	0	24	34	36	6
a10	0	4	5	14	15	26	23	12
1	0	2	3	4	5	13	50	24

terugkruisingen tusschen F_1-planten en zuiver geel- of violetzadige planten ondernomen. De groepen, uit een $F_1 \times$ violet kruising ontstaan, bestaan uit, met meestal weinig variatie, zeer overwegend

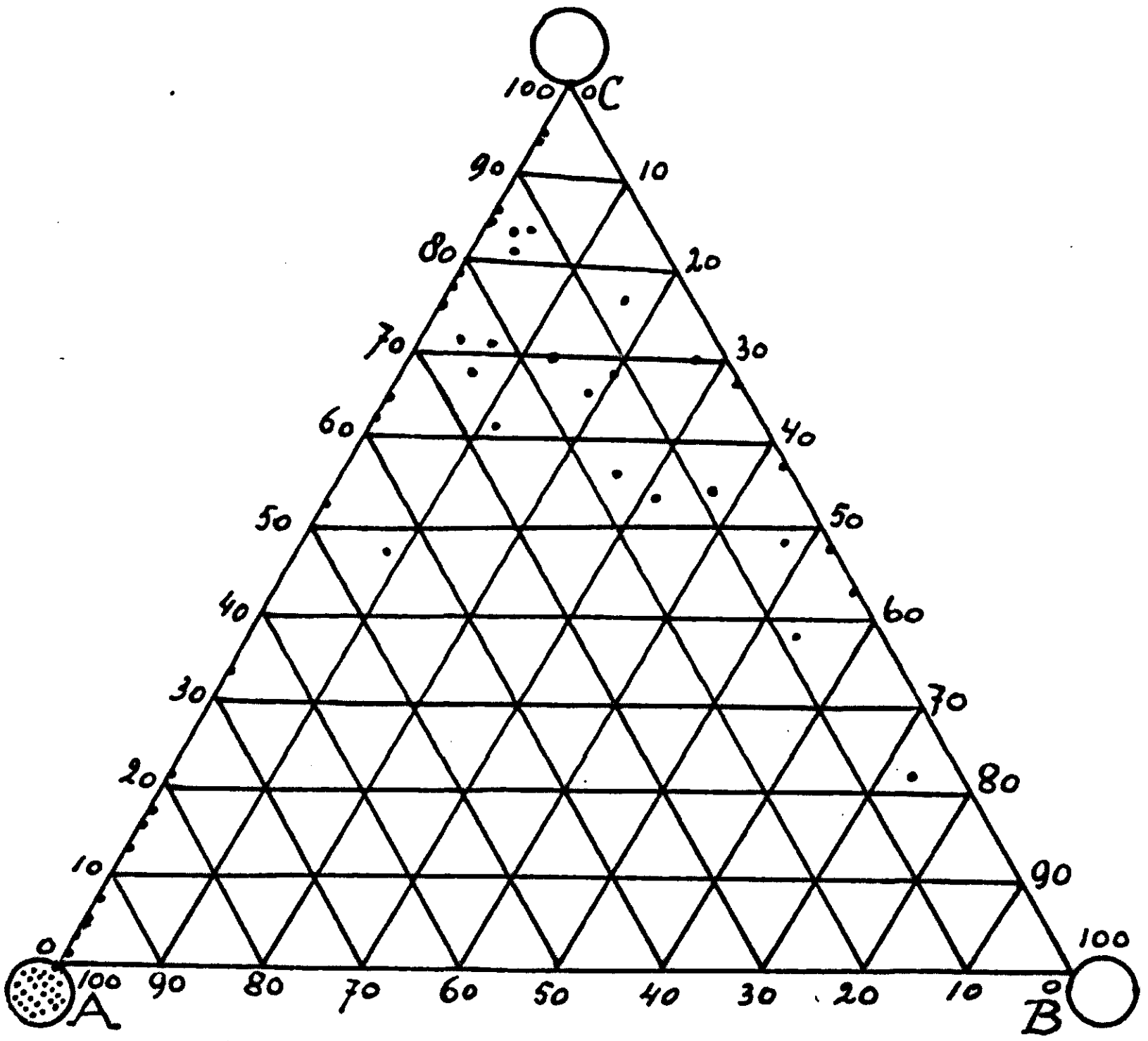


FIG. 6. Graphische voorstelling van serie 23 en rec. (1931). Hoekpunten A. B en C stellen achtereenvolgens voor: 100 % overwegend geelzadig, 100 % overwegend violetzadig en 100 % tusschentint.

FIG. 6. Graph of the composition of series 23 and rec. (1931). (Bockcross F_1 (yellow × violet) × yellow) Points A, B and C show: 100 % predominant yellow seeded plants, 100 % predominant violet seeded ones and 100 % plants of intermediate shade, respectively.

donkerzadige planten, terwijl bij een $F_1 \times$ geel kruising het geel in de verschillende zaadmonsters zeer op den voorgrond treedt. (Zie fig. 6 en 7). Als voorbeeld van een kruising van dit laatste type is in tabel 19 het analyse-resultaat aangegeven van serie 23 en rec. (1931), ontstaan uit de kruising 9*a*.15 × 14.20 en rec. (1930).

Van 68 exemplaren zijn hier 24 overwegend geel (klasse I—III), waarbij echter slechts één geheel violetvrij is.

De „geelzadige" ouderplant was van het type ⊕, dus niet geheel zuiver, en waarschijnlijk voor één violetfactor heterozygoot. Serie 14 (1930) is namelijk ontstaan uit twee planten van serie 23 (1929),

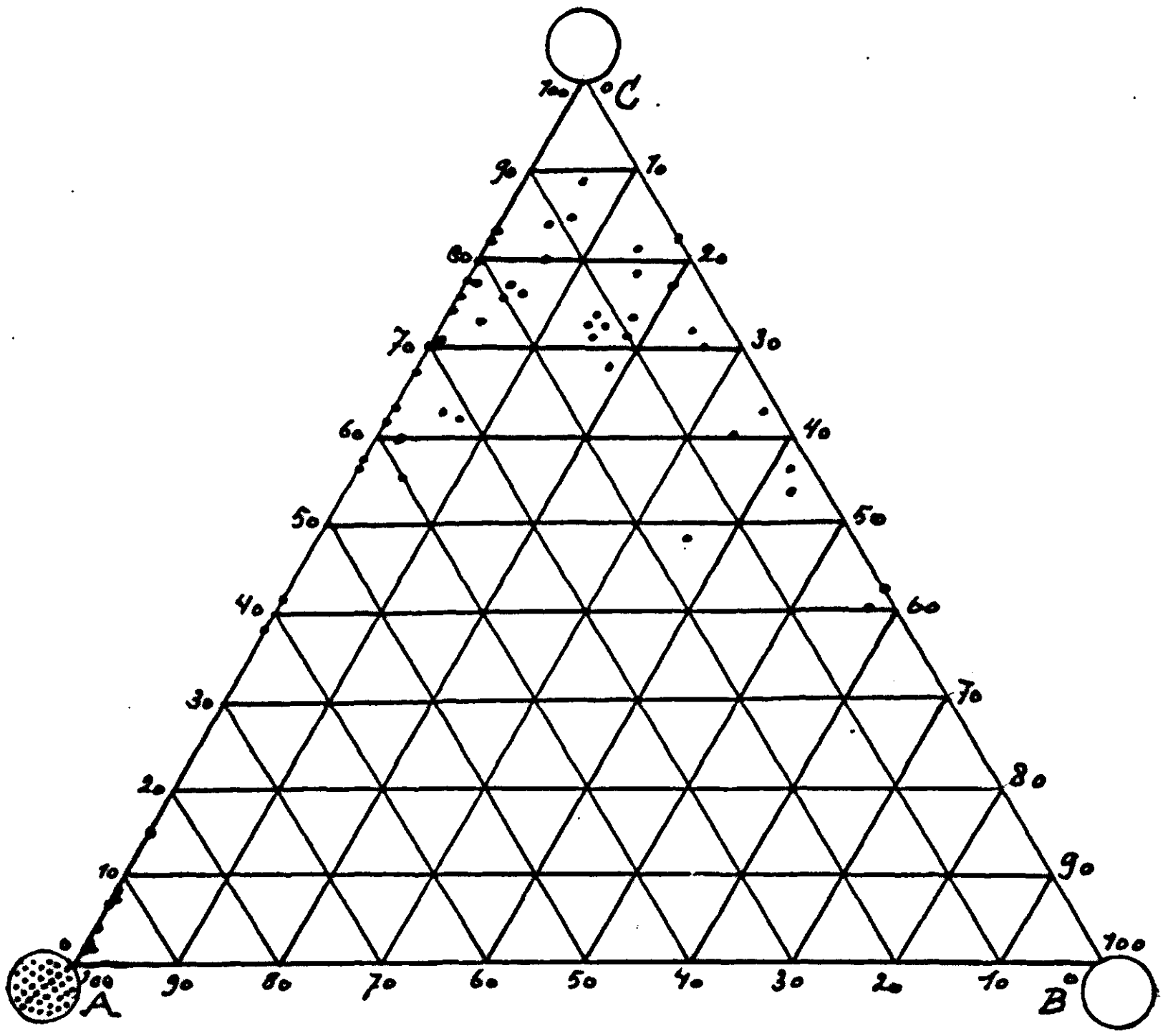


FIG. 7. Graphische voorstelling van serie 24 en rec. (1931). Hoekpunten A, B en C stellen achtereenvolgens voor: 100% overwegend geelzadig, 100% overwegend violetzadig en 100% tusschentint.

FIG. 7. Graph of the composition of series 24 and rec. (1931). (Bockcross F_1 (yellow × violet) × yellow) Points A, B and C show: 100% predominant yellow seeded plants, 100% predominant violet seeded ones and 100% plants of intermediate shade, respectively.

waarin de werking van een enkelen violetfactor is aangenomen (zie pag. 198). Door die samenstelling der „geelzadige" plant wordt de kans voor het optreden van geelzadige exemplaren in haar nakomelingschap na kruising met een F_1 weergegeven door het product $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2^n}$, waarin n het aantal violetfactoren voorstelt, waarvoor de F_1-plant heterozygoot is geweest.

Zoo is hier uit $\frac{1}{2^{n+1}} = \frac{1}{68} = \frac{1}{2^6}$ voor n het bedrag 5 gevonden.

Een kruising in dezelfde families, n.l. 9*a*.33 × 14.15 en rec. (1930) leverde in 1931 de groepen 24 en rec. Het analyse-resultaat, voorgesteld in fig. 7, vertoont belangrijke overeenkomst met dat der vorige groepen, zooals uit de vergelijking van fig. 6 met 7 mag blijken.

Er zijn hier van 93 exemplaren 35 overwegend geel, en van deze twee onverdacht violetvrij, terwijl ook bij een derde exemplaar geen violet is gevonden, doch de beschikbare zaadhoeveelheid was hier gering.

De „geelzadige" ouderplant was, evenals die in de vorige kruising, niet violetvrij en zij moet ook hier weer voor één violetfactor heterozygoot worden aangenomen.

Voor het aantal violetfactoren der F_1-ouderplant zou hier worden gevonden: $\frac{1}{2^{n+1}} = \frac{2}{93}$ of $\frac{3}{93}$, waaruit voor n een waarde 4 of 5 volgt.

In 1929 zijn enkele groepen van dit type geanalyseerd, waarbij ook de „geelzadige" ouderplanten voor één violetfactor heterozygoot moeten worden gerekend. Het betreft de groepen:

11 en rec. 1929 uit 7.40 × 8.2 en rec. (1928)
48 en rec. 1929 „ 7.58 × 8.1 en rec. (1928)

In de eerste groep komen 52 exemplaren voor, waarvan 3 zuiver geelzadig zijn, in de laatste is dat bij 5 van 78 exemplaren het geval. Uit die getallen zou volgen, dat beide F_1-ouders voor een 3-tal violetfactoren heterozygoot waren geweest.

In nog weer andere gevallen is gevonden, dat er waarschijnlijk nog minder violetfactoren in 't spel zijn geweest. Zoo bij de groepen:

10 en rec. (1929) ontstaan uit 12.6 × 4.7 en rec. (1928) en
47 en rec. (1929) „ „ 12.10 × 11.44 en rec. (1928).

Serie 10 en rec. tellen 77 exemplaren waarvan 11 zuiver geel. Daar de „geelzadige" ouderplant 12.6 nog violet bevatte, kan, als weer wordt aangenomen, dat er één violetfactor heeft gewerkt, becijferd worden, dat het exemplaar 4.7 (1928) slechts voor twee factoren heterozygoot moet zijn geweest, terwijl voor de ouderplant 11.44 (1928) uit de volgende groep, met 13 violetvrije exemplaren op een totaal van 83, tusschen 2 of 3 factoren moet worden gekozen, daar 12.10

(1928) als zuiver geelzadig moet worden beschouwd. In geval van twee violetfactoren bij de F_1-ouderplant zijn er theoretisch $20\frac{3}{4}$, in geval van 3 factoren $10\frac{3}{8}$ gele individuen op een totaal van 83 te verwachten.

Deze zeer ongelijke uitkomsten behoeven geen verwondering te wekken, als bedacht wordt, hoe vooral in de eerste jaren de verkregen F_1-groepen nog zeer weinig uniform waren. In serie 4 (1928) varieerde de reeks bijv. van exemplaren met overwegend violet- tot exemplaren met overwegend lichtkleurig zaad.

10. KRUISINGEN MET DEN WITBLOEIER. — BRANDNEUSPATROON EN VLEKTEEKENING OP HET ZAAD

In 1928 is een witbloemige plant in de kruisingen betrokken. Witbloemige planten zijn steeds geelzadig, doordat de grondfactor, die anthocyaanvorming mogelijk moet maken, ontbreekt. In een F_1, van dezen witbloeier met een geelzadige plant uit serie 8 (1928), kwam violet voor bij 66 van 68 exemplaren. De hoeveelheid violet verschilde aanmerkelijk van plant tot plant, en in veel gevallen was de verdeeling over de zaden van een bepaald individu grillig. De witbloeier heeft factoren voor violetvorming bezeten, welke pas tot uiting kwamen, toen door kruising met een plant, die het vermogen tot anthocyaanvorming bezat, de grondfactor werd ingevoerd.

Het zaad van den witbloeier (1928) bezat een eigenaardig donkerbruin-zwartgekleurd vlekje, dat juist aan het uitstekende puntje, waarin de radicula is geborgen, voorkwam. Deze teekening, „brandneus" genoemd, is recessief (afb. 1*b*, 3). De dochter-generaties van den witbloeier vertoonden het patroon nergens, (er zijn in 1929 een viertal dochtergroepen opgekweekt, nl. W × 8.22 en rec. en W × 9.5 en rec.) doch in de F_2-groepen (serie 32 en rec. en serie 33 en rec.) kwam de „brandneus"-teekening weer voor den dag. De zaden dezer families waren door miskleurigheid hoogst moeilijk te analyseeren. Toch kon worden vastgesteld:

TABEL 20

No. der serie	kruising in 1929	aantal planten	met brandneus
32 en rec.	50.52 × 50a.3 en rec.	100	13
33 en rec.	49.31 × 49.30 „ „	74	6

Serie 32 en rec. zijn de F_2's van W × „geelzaad". De meeste exemplaren zijn overwegend geelzadig. „Brandneus" komt zoowel bij de wit- als bij de niet witbloemige planten dezer groepen voor. Serie 33 en rec., die uit kruising van W × „violetzaad" als grootouders zijn te voorschijn gekomen, bevatten overwegend donkerzadige planten, waarin het voorkomen van „brandneus" niet kan worden geconstateerd. Alleen bij de 18 geanalyseerde witbloemige planten dezer groepen zijn er 6 met „brandneus" gevonden.

In 1931 waren weer de F_1-generaties van „brandneus" × „niet-brandneus" vrij van deze teekening op het zaad behalve één plant, die ontstaan was door zelfbevruchting van een witbloemige „brandneus" moederplant. Kruisingen, in deze groepen verricht, zullen moeten uitwijzen of het verschijnsel door één of meer factoren wordt geregeld.

In tegenstelling met de andere kleuren ontstaat het „brandneus"-patroon reeds in een vroeg ontwikkelingsstadium. In minder dan halfrijpe zaden is de pigmentvorming al duidelijk zichtbaar begonnen. De donkerbruine kleurstof is niet uitsluitend in de epidermis der zaadhuid aanwezig, doch heeft de celwanden van alle weefsellagen der testa geheel doortrokken.

Behalve deze „brandneus"-teekening is in de nakomelingen van den witbloeier (1928) nog een andere eigenaardige afteekening voor den dag gekomen. Het betreft het voorkomen van scherp omschreven vlekken van intensief violette kleur in geheel gele of lichtervioletten omgeving (afb. 1*b*, 2). Het maakt den indruk of de stoot tot de vorming van zoo'n veld van een centraal punt is uitgegaan. De vlekken, waarvan steeds slechts een of enkele op een zaad voorkomen, zijn meestal tamelijk zuiver cirkelrond.

Zonder uitzondering vertoont iedere serie, die aan den witbloeier (1928) verwant is, het verschijnsel. Als de vlekteekening in het zaad van een bepaald exemplaar voorkomt, dan bezitten niet alle zaden zoo'n vlek, doch meestal slechts enkele op vele.

Ook in andere, niet met „W" verwante families is bij enkele exemplaren deze teekening voorgekomen.

De verbreiding in de nakomelingschap van „W" (1928) is in onderstaande tabel weergegeven.

TABEL 21

No. der serie	ontstaan uit kruising	aantal planten	aantal planten met vlekteekening
50 en rec. (1929)	W × 8.22 en rec. (1928) . . .	49	26
49 en rec. (1929)	W × 9.5 (1928)	46	14
32 en rec. (1930)	50.52 × 50a.3 en rec. (1929) .	24	22
33 en rec. (1930)	49.31 × 49.30 en rec. (1929) .	29	21
34 en rec. (1930)	50.6 × 6.2 en rec. (1929) . .	91	65
42 1931 (1931)	32a.24 × 45.1 (1930)	18	12

11. SAMENVATTING MET BETREKKING TOT DE ZAADKLEUR

1. Het is mogelijk zuiver en constant geel- en violetzadige planten te kweeken.
2. Bij ontbreken van factoren voor violetvorming zijn de zaden geelkleurig.
3. Er komt verschil in geelnuance voor, waarvoor waarschijnlijk één factor, C, aansprakelijk is.
4. Het violet kan in 3 nuances optreden: rood, paars of blauw. Deze verschillen worden door een factor, R, geregeld.
5. In bepaalde groepen kon het effect van één enkelen factor voor violetvorming, V, en de invloed van een versterkingsfactor, X, worden nagegaan.
6. Er bestaat een reeks van cumulatief werkende violet-factoren, die niet allen aanwezig behoeven te zijn, om de zaden reeds volledig violetkleurig te maken. In een bepaald geval is de werking van een 5-tal dezer violet-factoren vastgesteld.
7. Een F_2-generatie van een kruising geel × violet doet splitsing zien, waarbij de exemplaren in een geleidelijk van geel- naar violet-zadig fluctueerende reeks zijn te rangschikken.
8. Het zaad van een bepaalde plant bezit voor zijn kleur een bepaalde variatiebreedte. Of deze groot of klein is en of zij in het

gebied der donkere of der lichte tinten valt, hangt van de genetische constitutie af.

9. Het is niet bekend in hoeverre de optredende kleurenreeks bij een bepaalde constellatie van kleurvormende factoren door omstandigheden van buiten af is te wijzigen.
10. Er is een, niet door anthocyaan veroorzaakte kleuring aangetroffen van het uitstekende zaadgedeelte waarin de radicula zich bevindt. Dat „brandneus"-patroon is recessief.
11. In enkele verwante groepen is het voorkomen van scherp omschreven, cirkelronde vlekken van donkerviolet op geel of lichtviolet fond geconstateerd. Deze afteekening komt niet bij alle exemplaren uit bedoelde groepen voor en steeds slechts bij een klein gedeelte der zaden.

V. BLOEMKLEUR

Een veld met bloeiende klaverplanten levert oogenschijnlijk geringe verscheidenheid in kleur. Bij nauwkeurige beschouwing echter is deze verscheidenheid wel heel groot, doch alleen weinig sprekend. Het blijft bij nuanceeringen van rood en wat het meest opvalt, zijn enkele witbloemige planten, die bijna steeds op iederen akker worden aangetroffen. Deze hebben dan ook niet gefaald de aandacht te trekken. DE VRIES (65) stelde het recessieve karakter dezer witte bloemkleur vast, wat later nog eens door KAJANUS (37) werd bevestigd. SCHRIBAUX (55) heeft melding gemaakt van de arbeid van DUMONT, die een uitsluitend witbloemig ras van *Trifolium pratense* heeft willen kweeken. Dit biedt een bijzonder voordeel, namelijk, dat er slechts violetvrij zaad door wordt voortgebracht, welke hoedanigheid een stempel voor soortechtheid kan zijn.

Door MAYER GMELIN (43) zijn verschillende kruisingen verricht om tot een nadere analyse van het verschijnsel der witbloemigheid te kunnen geraken. Deze onderzoekingen dienen in dit verband nader te worden besproken.

a. kruising tusschen twee witbloemige planten — 1,61 × 1,61′ en rec.
nakomelingen: 1,61 , alle wit op twee na (± 450 exemplaren).
1,61′, „ „ (210 exemplaren).

b. wit × rood — 1,66 (wit) × 1,66′ (rood) en rec.
nakomelingen: 1,66 — 258 waarvan 155 rood en 103 wit.
1,66′ — 58 „ 29 „ „ 29 „

c. rood × wit — 1,6α × 1,6α′.
nakomelingen: uitsluitend roodbloemig.

d. rood × rood — 1,63 × 1,63′.
nakomelingen: 1,63 — 48 waarvan 44 rood en 4 wit.

d′. rood × rood — 1,65′ × 1,65.
nakomelingen: 1,65′ — uitsluitend rood.

Op grond van het resultaat uit proef *d* is in de oorspronkelijke pu-

blicatie gedacht aan het bestaan van twee of meer factoren, die voor het verschil tusschen roode en witte bloemkleur, verantwoordelijk zouden zijn. Bij voortzetting dezer proeven in 1917 is echter gebleken, dat plant 1,63′ uit bedoeld experiment slechts roodbloemige nakomelingen (173 exemplaren) leverde, zoodat deze als voor tenminste één roodfactor homozygoot moet worden beschouwd. Het afsplitsen van wit uit het zaad van 1,63 (ook zaden van deze kruising, in 1917 uitgezaaid, vertoonden het verschijnsel; er waren toen van 608 nakomelingen 90 witbloemig) kan òf een gevolg zijn geweest van zelfbestuiving òf van ongeoorloofde bevruchting. Er is namelijk geconstateerd, dat de in gazen kooien bloeiende planten bij een isolatie, zooals bij deze proeven was toegepast, door hommels van buiten af konden worden bestoven, terwijl eveneens is waargenomen, dat hommels, in de kooien opgesloten, bloemhoofdjes van buitenplanten ,die het omhulsel raakten, bezogen.

In ieder geval maken de uitkomsten der proeven in 1917, dat aan de in 1916 gevonden getalverhouding geenerlei waarde kan worden gehecht, en in een nog niet gepubliceerd verslag (voor het te mijner beschikking stellen daarvan betuig ik Professor MAYER GMELIN mijn hartelijken dank), waaraan ook bovenstaande gegevens zijn ontleend, zegt MAYER GMELIN: „.... dat de vermeende, van het monohybride schema afwijkende Mendelsplitsing, die ik in 1916 waarnam, niet een gevolg is geweest van het feit, dat er meer dan één roodfactor in het spel was."

Met witte bloemkleur gaat het ontbreken van anthocyaan in eenig ander deel der plant samen. Een toekomstige witbloeier is reeds lang voordat de eerste bloemen ontluiken te herkennen, doordat stengels en stipulae, die anders steeds, al is het vaak ook maar weinig, roode kleurstoffen bezitten, hier deze totaal missen. Bij de genetische analyse der witbloemigheid gaat het dus feitelijk om de aanwezigheid of het ontbreken van de capaciteit anthocyaan te kunnen vormen.

Bij het eigen onderzoek zijn in 1928 kruisingen verricht met een witbloeiende plant, verkregen uit zaad, mij vriendelijk door Professor MAYER GMELIN afgestaan. Deze „witbloeier" is gekruist met twee planten, die, onderling niet verwant, waren voortgekomen uit stammen, welke nooit anders dan roodbloeiende exemplaren hadden voortgebracht.

De daaruit verkregen F_1-groepen bloeiden in 1929 rood. (tabel 22).

TABEL 22

kruising in 1928	no. der serie in 1929	aantal zaden	aantal planten	kleur
W × 9.5 en rec.	49 en 49a	65	47	rood
W × 8.22 en rec. . . .	50 en 50a	92	68	„

Ook hier blijkt dus het onvermogen tot anthocyaanvorming recessief te zijn. Kruisingen tusschen de F_1-planten leverden in 1930 eenige F_2-seriën waarin witbloemige planten werden afgesplitst.

TABEL 23

kruising in 1929	no. der serie in 1930	aantal planten	kleur	
			rood	wit
50.52 × 50A3	32	51	41	10
50A3 × 50.52	32a	49	41	8
49.31 × 49.30	33	41	33	8
49.30 × 49.31	33a	31	21	10
	totaal . .	172	136	36
		theor.:	129	43

Dat hier een monofactorieele splitsing heeft plaatsgehad, lijdt geen twijfel. We hebben te maken met een grondfactor voor anthocyaanvorming, die met G zal worden aangeduid. Bij alle gg planten ontbreekt in ieder deel de roode kleurstof. Zal anthocyaan kunnen ontstaan, dan moet de samenstelling Gg of GG zijn. Naast dezen grondfactor werken een aantal speciale bloemkleurfactoren.

Bij de gekleurde bloemen is van een patroon als regel weinig te bespeuren. De kroonbuis is altijd het zwakst getint, vaak zelfs geheel kleurloos. Van de vrije bloemkroondeelen is gewoonlijk de kleuring vrij gelijkmatig; is er verschil, dan zijn de zwaarden het lichtst. Ziet men echter van deze verschillen in de kleurverdeeling af, dan dient er verder in de eerste plaats onderscheid gemaakt te worden tusschen twee tintreeksen:

1e. de paars-roode tinten,

2e. de vleeschkleurig-rose tinten.

Bij beide kan de intensiteit zeer sterk uiteenloopen. Bepalen we ons voorloopig tot eerstgenoemde groep, dan blijkt hier de bloemkleur van een zeer flauw paars tot zeer donker rood-violet te varieeren. Die bleekste kleur, welke *pallida* is genoemd, kwam in 1930 voor naast donkerder tinten in familie 40 en rec. bij 18 van 73 exemplaren. De overige planten, die nog niet uniform van tint waren, zijn toen niet verder naar bloemkleur gesorteerd. Blijkbaar had een 3 : 1 splitsing plaats gehad. De *pallida*-kleur is in 1931 constant opgetreden bij de dochtergeneratie, uit 103 planten bestaande, van twee zulke *pallida* exemplaren uit serie 40 (1930).

Van deze kleur tot het donkerste paars-rood bestaan tal van schakeeringen, die zeker door meer dan één factor worden bewerkstelligd. Het donkerste kleurtype, dat in de splitsende groepen 40 en rec. (1930) is voorgekomen, verdient nog den naam lichtrood.

In 1931 mendelde de bloemkleur in serie 16 en rec. Er traden drie tinten op. De verschillen waren volstrekt niet bijzonder opvallend, maar het aftellen kan in zoo'n geval zonder moeite gelukken, als men van iedere plant een hoofdje plukt, zorgdragend deze van gelijk ontwikkelingsstadium te kiezen, en die dan, ontdaan van de omwindselbladeren, naast elkaar op witten ondergrond rangschikt. Van totaal 68 exemplaren waren 15 het lichtst, 17 het donkerst gekleurd; de overige 36 planten bezaten een tusschentint. Weer dus de werking van één factor.

De lichtste tint was hier belangrijk donkerder dan die van het *pallida*-type. Een soortgelijke splitsing was te maken bij serie 27 en rec. (1931). Hier waren van 62 planten:

licht	middentint	donker
15	33	14

De lichte tint uit serie 16 is bleeker dan die van 27, en de donkerste bloemen van deze laatste groep intensiever gekleurd, dan de donkerste exemplaren van eerstgenoemde.

Zoo mag op grond van deze waarnemingen al tot werking van drie factoren worden besloten. Invloed van meer dan één factor is ook in een enkele splitsing wel merkbaar geweest. Serie 2 en rec. (1931) met te samen 115 exemplaren hebben minstens 4 verschillende tinten bij de bloemkleur opgeleverd, waarvan het lichtste type door 15 exemplaren was vertegenwoordigd. In groep 26 en rec. (1931) konden 5

kleurtypen worden onderkend, van licht tot donker in 2-24-15-7-1 exemplaren aanwezig. Ook in deze gevallen valt het *pallida*-type nog duidelijk onder deze lichtste tinten weg. De op één na lichtste kleur van 26 en rec. (1931) komt overeen met de lichtste tint uit 27 en rec. (1931).

Ten slotte zij vermeld, dat bij geen der hier genoemde splitsingen het donkerste kleurtype, hetwelk in enkele groepen telken jare met geringe variaties voorkomt, is uitgemendeld.

Uit dit alles is wel met zekerheid te besluiten, dat de intensiteitsverschillen, die in het paars-roode gamma zijn op te merken, veroorzaakt worden door een reeks van mendelende factoren. Hoeveel er in totaal aan dit spel deelnemen is nog niet te zeggen, evenmin is bekend hoe groot het aantal constante kleurtypen is, dat er gekweekt kan worden.

De andere tintreeks, die der vleeschkleurig-rose nuanceeringen, mist het paars in de bloemkleur. Als hier de kleurintensiteit het zwakst is, zijn in jeugdstaat de bloemen bijna geheel wit. Oppervlakkige beschouwing maakt dan verwarring met een witbloeier mogelijk. Bij nauwkeurig bekijken blijkt echter ook die jonge bloem meestal aan de kiel reeds een vleugje rose te bezitten. Houdt men voorts een jong bloemhoofdje van dit type naast dat van een echten witbloeier, dan bestaat er onmiskenbaar nuance-verschil. Hier een iets groenachtig-geel, tegenover een zweem van rose in het wit bij het eerstgenoemde. Later als de bloemen oud gaan worden, ontwikkelt zich echter die rose-vleeschkleurige tint ten duidelijkste. Ongelijkheid in ontwikkelingsstadium der verschillende bloemen in eenzelfde hoofdje maakt, dat dit een periode van tweekleurigheid doorloopt.

TABEL 24

No. der serie	totaal aantal planten	aantal met paarse bloemkleur	aantal met bloemkleur „rose I"
23 en rec. (1929) . . .	51	40	11
12 en rec. (1930) . . .	16	11	5
13 en rec. (1930) . . .	61	45	16
Totaal	128	96	32
	theoretisch	96	32

In 1930 is uitsluitend deze kleuraard in enkele seriën opgetreden. Kruisingen tusschen exemplaren uit deze groepen hebben in 1931 hetzelfde type, „rose I" genoemd, weer onveranderd voor den dag gebracht. In andere families trad in 1931, en ook reeds eerder, genoemde kleur slechts bij een zeker aantal der individuen op. De overige behoorden dan telkens tot de groep met de paars-roode kleuren. (tabel 24).

De 3 : 1 splitsing, die in deze gevallen heeft plaats gehad, kan doen veronderstellen, dat een bepaalde factor, B te noemen, aanwezig moet zijn, om het paars-rood te kunnen doen ontstaan. De rose bloemkleur is monofactorieel recessief ten opzichte van de roode. Er zijn in 1930 verschillende kruisingen gemaakt van het type:

paars-rood × „rose I"
wit × „rose I"

Het resultaat is in tabel 25 weergegeven.

TABEL 25

kruising in 1930	no. der serie 1931	aantal planten	bloemkleur
8.8 × 14.5 en rec.	18 en rec.	76	paars-rood
8.6 × 45.8 en rec.	19 en rec.	64	„ „
9.11 × 14.2	20	34	„ „
9a.15 × 14.20 en rec.	23 en rec.	69	„ „
9a.33 × 14.15 en rec.	24 en rec.	112	„ „
32.43 × 13a.6 en rec.	41 en rec.	100	„ „
32a.24 × 45.1 en rec.	42 en rec.	59	„ „
40.26 × 44.7 en rec.	48 en rec.	77	„ „

Van de ouders zijn de nummers 14, 44 en 45 (1930) „rose I" kleurig, 32 en 32*a* (1930) wit, terwijl de overige paars-roode bloemen bezitten. Daar telkens de F_1 in 1931 paars-roode bloemen heeft opgeleverd, moeten de witbloemige ouderplanten den B-factor hebben bezeten.

In serie 18 (1931) is bij één der exemplaren een zijas ontsproten met „rose I"-kleurige bloemen. Daar zal dus de mutatie van Bb tot bb hebben plaats gehad. Blijkbaar hebben de overige bloemkleur-

factoren, die de tint van de paars-rood beinvloeden, hier op het vleeschkleurig-rose geen vat.

In de kruising 40.26 × 44.7 en rec. (1930) had 40.26 de *pallida*-kleur. Alle exemplaren der F_1 waren, schoon wel lichtrood, aanmerkelijk donkerder dan *pallida*. Ook blijkens deze uitkomst dus kan „rose I" factoren bezitten, die alleen op de paars-roode tint van invloed zijn. Dat echter deze vleeschkleurig-rose tint wel in andere nuance kan optreden dan alleen als „rose I", is gebleken uit de samenstelling van de groepen 59 en 60 en rec. (1931).

Hierin kwamen naast paars-rood bloeiende planten exemplaren voor met vleeschkleurig-rose bloemen. Deels waren deze van het type „rose I" doch anderdeels veel donkerder. Waar deze kleur zijn diepste tint heeft, zijn ook de jongste bloemen reeds vrij donker rose. Tusschen „rose I" en dezen vorm zijn eenige tusschentinten gevonden. Vooral in deze groepen, doch ook in bijna alle families, die door kruising met „rose I" planten zijn gevormd, is bij de roodpaarse bloemen die verwantschap met het vleeschkleurig-rose type wel te herkennen aan een moeilijk te omschrijven mengtint, waarin vooral bij de oudere bloemen het rose element duidelijk begint door te schemeren. In de exemplaren, die voor den factor B heterozygoot zijn, domineert dus het paarsrood niet ten volle; of echter steeds met zekerheid de heterozygoot- van de homozygoot paarsroode planten zijn te onderscheiden is niet uitgemaakt. Waarschijnlijk hebben de roodmodificatoren ook invloed op de mate waarin het rose wordt overdekt.

KAJANUS (37) heeft blauw-bloemige roode klaver gekweekt. Na vrijen bloei verkregen zaad levert meerendeels roodbloemige nakomelingen. Zonder exacte kruisingen gist hij, dat er een mendelsplitsing zal plaats grijpen, waarbij aabb blauw en AABB rood voorstelt. WITTE (70) kent twee soorten van witbloemige roode klaver. Bij de eerste is het zaad wit of grijsachtig wit en ontbreekt anthocyaan in alle andere deelen van de plant. Zulke individuen geven bij kruising een constante nakomelingschap. De andere vormt wel anthocyaan in de overige deelen der plant en het zaad is geel, terwijl kruising andere bloem- en zaadkleuren doet ontstaan. Zijn eerste type verschilt van de hier beschreven vorm met witte bloemen door de zaadkleur, welke hier intensief geel kan zijn, met of zonder „brandneus"-patroon. De tweede vorm is denkbaar, als aangenomen wordt, dat daar wel de

grondfactor doch niet de juiste combinatie van andere factoren aanwezig is, noodig om bloemkleuring te geven.

WEXELSEN (66) verkreeg witbloemige planten zonder anthocyaan in de overige deelen en met wit zaad. Hij neemt aan, dat het ontbreken van anthocyaan wordt veroorzaakt door afwezigheid van een factor, C. Behalve dit type beschikte hij over een witbloeier, die ook in de vegetatieve deelen de roode kleurstof miste, doch violetkleurig zaad bezat. Kruising van beide leverde een rood-bloeiende nakomelingschap. Hij veronderstelt, dat de violetzadige witbloeier wel den C-factor bezit, doch door een reces sieven factor w_1 de witte bloemkleur heeft verkregen.

In zijn cultures zijn types voorgekomen, die volgens zijn beschrijving veel overeenkomst met de hier genoemde vleeschkleurig-rose vorm moeten bezitten. Twee naar uiterlijk gelijke exemplaren van deze kleur geven een roodbloeiende F_1.

Terugkruising van een F_1-exemplaar met een der ouderplanten levert een in rood en „white with a pink tube" splitsende dochtergeneratie. Wexelsen neemt twee factoren aan, W_{p1} en W_{p2}, die elk voor zich het type „white with a pink tube" veroorzaken en, indien samen aanwezig, roodbloemige planten doen ontstaan.

Een factor Wp_3 wordt aangenomen voor nog een ander type, dat wit is met roze op de uiteinden der vleugels. Zijn cijfermateriaal is zeer beperkt.

VI. AFWIJKINGEN BIJ DE BLADGROENVORMING

1. HET CHLORINA-TYPE

In verschillende groepen zijn exemplaren voorgekomen met een vuil groen-gele tint (afb. 8) en meestal geringen groeikracht. Vermoed wordt hier met hetzelfde verschijnsel te maken te hebben, dat door CORRENS (9) bij *Mirabilis Jalapa* en *Urtica pilulifera* is beschreven. De vormen, die het daar bedoelde chlorophyl-defect bezitten, zijn door hem *chlorina* genoemd. Deze *chlorina* exemplaren vertoonen zwakken groei, zijn recessief ten opzichte van normaal groene, *typica*-vormen, en worden in de F_2-generatie monofactorieel afgesplitst.

Chlorina wordt volgens CORRENS door geringe productie der bladkleurstoffen veroorzaakt.

Trifolium pratense chlorina doet zich niet steeds in dezelfde gedaante voor.

In jeugdstaat, als de kiemplanten met velen te samen in de kiemkistjes staan, vallen de *chlorina*-kleurige meestal duidelijk op. Later op het veld kan het echter gebeuren, dat de kleur der bladeren bijna volkomen normaal wordt. Dit is vooral bij donker, vochtig weer het geval. Veel droogte en zonneschijn roept dan toch vervolgens het bleeke groen-geel weer voor den dag. Dat spelletje van komen en gaan maakt het analyseeren bijzonder lastig. Hierbij komt, dat, zonder dat hieromtrent nog zekerheid is verkregen, waarschijnlijk ook de

AFB. 8. Links *chlorina*-type, rechts normale bladgroenvorming.

FIG. 8. Left: *chlorina*-type; right: normal chlorophyl-forming.

heterozygote exemplaren iets in kleur kunnen varieeren, waardoor de nuanceeringen tusschen normaal en afwijkend moeilijker vallen vast te stellen.

Uit de bij analyse verkregen getalverhoudingen is met eenige waarschijnlijkheid af te leiden, dat de *chlorina*-vorm toekomt aan voor één factor recessieve exemplaren. (tabel 26).

In 1930 is gevonden:

TABEL 26

Serie	totaal aantal planten	normaal	chlorina
35	39	31	8
35a	39	30	9
35 + 35a	78	61	17
		theoretisch 58.5	19.5

De telling is laat in den zomer verricht, zoodat er van de zwakke, bleekgroene planten reeds best enkele kunnen zijn te gronde gegaan.

Kruising tusschen *chlorina* exemplaren uit deze nummers gaven in 1931:

TABEL 27

kruising in 1930	serie no. in 1931	aantal zaden	aantal planten	uiterlijk chlorina
35.26 × 35.30 . .	10	36	31	31
35.30 × 35.36 . .	10*a*	21	20	20
35.37 × 35.26 . .	9	26	12	12
Totaal . . .		83	63	63

De nakomelingschap is voor genoemde eigenschap constant. In het kiemplantstadium was de geel-groene kleur opvallend, doch bij den verderen groei vertoonden de afzonderlijke individuen nog wel verschil. Sommige exemplaren waren tijdelijk bijna geheel normaal van kleur om echter op zonnig warme dagen toch duidelijk tot het *chlorina*-type terug te keeren. Uit kruisingen tusschen normale planten

van enkele groepen in 1930 zijn in 1931 *chlorina* exemplaren te voorschijn gekomen. (tabel 28).

TABEL 28

kruising in 1930	no. der serie in 1931	aantal zaden	aantal planten	uiterlijk	
				normaal	chlorina
35a.6 × 35a.33 . .	8	35	29	21	8
35a.33 × 35a.6 . .	8*a*	34	20	16	4
	8 en rec.	69	49	37	12
			theoretisch	$36\frac{3}{4}$	$12\frac{1}{4}$
35a.7 × 36a.18 . .	12	70	62	51	11
36a.18 × 36a.7 . .	12*a*	61	44	36	8
	12 en rec.	131	106	87	19
			theoretisch	$79\frac{1}{2}$	$26\frac{1}{2}$

De goede getalverhouding in serie 8 en rec. maakt de veronderstelling, dat het *chlorina*-type door een enkelen factor in 't leven wordt geroepen, waarschijnlijk. In serie 12 en rec. was de groeikracht der geel-groene exemplaren vooral in de jeugd bijzonder gering. Vóór de telling zijn eenige planten verloren gegaan. Bij analyse op 14 Juni was, als aangegeven, het aantal exemplaren 106, doch bij het uitplanten op 28 April: 123. Vrij zeker zullen bij de 17 gestorven individuen een aantal van het *chlorina*-type zijn geweest. De in 1930 gekruiste planten moeten voor den factor in kwestie, die, in overeenstemming met de notatie van BAUR, met N zal worden aangeduid, heterozygoot zijn geweest. Dat zulke heterozygote exemplaren voorkomen in de groepen 35 en rec. (1930), die den *chlorina*-vorm hebben afgesplitst, is duidelijk. Dat ook in serie 36*a* (1930), die slechts uit normale planten bestond, Nn exemplaren mogen worden verwacht, volgt uit haar ontstaan uit de kruising P106 × 24.12 (1929). P106 is namelijk ook van serie 35 en rec. (1930) één der ouderplanten.

Een paar andere kruisingen tusschen normaal groene planten van serie 35 en rec. (1930) verdienen apart vermelding, want hierin ontstonden naast gewone en *chlorina* exemplaren, planten met inten-

sief goudgeel getinte bladeren. Ook deze vorm vertoont zich gedurende den groei niet steeds in dezelfde gedaante.

De *aurea*-tint [1]) komt meestal pas op het veld duidelijk voor den dag en gewoonlijk bezit niet het geheele blad gelijkmatig de goudgele kleur, doch deze verloopt van de middennerf naar den omtrek tot een licht getint groen. Stengels en bloemkelken, die vaak anthocyaan bevatten, verkrijgen een oranje tint. De verschillen met het *chlorina*-type zijn zóó opvallend, dat dit *aurea* niet als een modificatie er van kan worden opgevat. Bovendien komt het slechts in bepaalde nummers voor.

TABEL 29

kruising in 1930	no. der serie in 1931	aantal zaden	aantal planten	uiterlijk		
				normaal	chlorina	aurea
35.20 × 35a.7 . .	6	21	10	6	2	2
35a.7 × 35.20 . .	6a	38	22	12	7	3
	6 + 6a	59	32	18	9	5
35.32 × 35a.7 . .	7	30	20	15	3	2
35a.7 × 35.32 . .	7a	12	9	5	2	2
	7 + 7a	42	29	20	5	4

Uit de verkregen cijfers valt voorloopig weinig positiefs af te leiden.

WEXELSEN (66) maakt bij *Trifolium pratense* onderscheid tusschen donker-, normaal- en bleekgroen. In twee families treedt een splitsing op, waarbij 15 bleekgroene exemplaren voorkomen naast 162 planten, die donker- of normaal-groen zijn. Wexelsen ziet hierin een 1 : 15 splitsing.

Het is niet uit te maken, of dit bleekgroen met het hier vermelde *chlorina*-type overeenkomt.

---

[1]) CORRENS (9) gebruikt den naam *aurea* voor planten, die in vergelijking met de normaal-groene veel xanthophyl en carotine in de bladeren bezitten.

2. WIT- EN GEELBONTHEID

Gemakkelijk zijn, overal waar klaver wordt verbouwd, planten te vinden met wit- of geelbonte bladeren en stengels. Zulke planten kunnen gedurende een gedeelte van hun ontwikkeling geheel normaal zijn geweest, maar vroeger of later hebben zich een of meer knoppen ontwikkeld tot bonte takken, waarop de witte of gele vlekken in grillige verdeeling voorkomen. Vaak is een geheele zijas wit, waarbij dan opvalt, dat de stampers der bloemen op zoo'n gedeelte toch steeds chlorophyl bevatten. Reeds in het allereerste ontwikkelingsstadium van de kiemplant kunnen de cotylen en eerste bladeren de bontheid vertoonen, zoodat ook in ieder zaaisel van eenigen omvang het verschijnsel valt waar te nemen. Niet zelden treft men kiemplanten aan, die in 't geheel geen bladgroen bevatten, doch dan is het niet zeker, dat men te maken heeft met een uiterst geval van deze bontheid.

De eigenschap wordt plasmatisch overgeërfd, wat uit de volgende tabel mag blijken:

TABEL 30

kruising	totaal aantal kiemplanten	normaal	bont	wit	moederplant
8.18 × 8.10 (1929)	6	2	3	1	witbont
8.10 × 8.18 (1929)	60	60	0	0	normaal
45.3 × 33.8 (1931)	65	33	22	10	witbont
33.8 × 45.3 (1931)	23	23	0	0	normaal

Analoge vormen treden bij tal van plantensoorten op. DE HAAN (32), die het geelbont-verschijnsel bij *Pisum* heeft bestudeerd, geeft een overzicht van de beschreven gevallen. CORRENS (9) heeft door zijn onderzoekingen met *Mirabilis Jalapa albomaculata* reeds in 1909 het probleem dezer bontheid in hoofdzaak opgelost.

Evenals bij andere planten is gevonden (11, 32) hangt bij *Trifolium pratense* het aantal bonte en witte kiemplanten in een zaaisel af van de mate van bontheid bij de moederplant. (tabel 31).

TABEL 31

albo-maculata exemplaar 45.3 (1931) zaad na vrijen bloei gewonnen	totaal aantal kiemplanten	normaal	wit of witbont
meeste bloemen van het hoofdje met witten kelk	47	18	29
slechts enkele bloemen met witten kelk	92	75	17
alle kelken van het hoofdje groen	70	70	0

KAJANUS (38) heeft van geel-bonte klaver nagegaan hoe de nakomelingen na vrijen bloei van groene, geelbonte en gele bloemhoofdjes van uiterlijk zijn. Voor zoover uit dit onderzoek blijkt, treft men ook in dat geval overeenkomstige toestanden aan als hier zijn vermeld.

3. CHLOROPHYLVRIJE KIEMPLANTEN

Bij uitzaai van zaad, gewonnen na vrijen bloei van enkele groepen van zusterplanten, zijn bij een deel der exemplaren geheel witte kiemplanten, in wisselend aantal, voorgekomen tusschen de overige normale. De verhouding tusschen de exemplaren, die slechts normale kiemplanten hebben geleverd en die, welke naast normale ook *albino* zaailingen hebben voortgebracht, is zoo nauwkeurig 1 : 1, dat de invloed van één mendelenden factor dadelijk moet worden vermoed.

TABEL 32

No. der serie	aantal planten	slechts normale zaailingen voortbrengend	naast normale, *albino* zaailingen voortbrengend
10 en 10a 1929	57	29	28
50 1929	53	26	27

De gedachte met het *albo-maculata* verschijnsel te maken te hebben wordt daardoor op den achtergrond gedrongen, temeer daar er

naast deze *albino* kiemplanten slechts sporadisch een enkele bonte is aangetroffen.

Bovengenoemde resultaten kunnen worden verwacht, als de helft der planten uit groepen 10, 10a en 50 (1929) heterozygoot is geweest voor een factor, Q te noemen, die de mogelijkheid tot normale bladgroenvorming schept. De heterozygoot is normaal groen, doch qq is wit. Daar de bedoelde plantengroepen in elkanders nabijheid hebben gebloeid, is het te verwachten, dat bij iedere Qq plant wel eenige malen de bevruchting q × q tot stand zal zijn gekomen, waaraan dan de witte kiemplanten hun ontstaan hebben te danken.

Om deze veronderstelling nader op juistheid te toetsen, zijn uit zaad van de plant 10a. 18 (1929), die blijkens de kiemproef het vermogen chlorophylvrije nakomelingen te kunnen leveren bezit, in 1931 een aantal nakomelingen opgekweekt onder serie no. 80 (1931). Zoo deze nu ten deele voor den veronderstelden factor heterozygoot zijn, zal, indien binnen de groep een aantal kruisingen worden verricht, daarbij ook met zekere frequentie de paring van heterozygote exemplaren moeten plaats vinden. Een kiemproef kan dat vervolgens uitwijzen, want in bedoelde gevallen moet dan ¼ der kiemplanten wit zijn. Het resultaat van zoo'n experiment is in tabel 33 weergegeven.

TABEL 33

Kruising	aantal kiemplanten	wit	groen
80.1 × 80.2 (1930)	50	0	50
2 × 1	77	2	75
3 × 4	45	7	38
4 × 3	38	11	27
5 × 6	47	10	37
6 × 5	69	7	62
9 × 10	57	14	43
10 × 9	69	15	54
11 × 12	41	6	35
12 × 11	62	9	53
8 × 7	82	0	82

Slechts in enkele gevallen nadert de getalverhouding het quotiënt

$\frac{1}{3}$, terwijl bijna zonder uitzondering het aantal normale kiemplanten te groot is. Men zou zich kunnen voorstellen, dat reeds de kiem met samenstelling qq een geringe ontwikkelingsvatbaarheid bezit, waardoor dan het gevonden tekort zou zijn te verklaren.

Het voorkomen van twee witte kiemplanten in de kruising 80.2 × 80.1 is het best als gevolg van zelfbestuiving op te vatten. De kiemkracht van die twee zaden was zoo gering, dat, toen reeds alle andere waren gekiemd, deze beide alleen overbleven. (De kieming had op filtreerpapier in petrischalen plaats en, wat gekiemd was, werd verwijderd.) Pas nadat de zaadhuid met een pincet was weggepeld, ontwikkelden de kiemen zich traag, en gaven blijk geen bladgroen te kunnen vormen. Ook in een ander geval is gebleken, dat zaden na zelfbestuiving gevormd slecht kiemden; zij kwamen bij gewonen uitzaai niet op.

Uit deze proef is niet met zekerheid komen vast te staan, dat het voorkomen van witte kiemplanten als een geval van monofactorieele erfelijkheid mag worden opgevat, maar wel is zeker, dat er geen overerving door plasma heeft plaats gehad. Het optreden van *albino* kiemplanten in een willekeurig zaaisel kan dus door twee verschillende oorzaken worden teweeggebracht:

1. Het is een uiterst geval van den *status-albomaculatus*.
2. Chlorophyl ontbreekt als gevolg van een bij de bevruchting gevormde factorencombinatie.

4. MOZAÏEK

Een laatste geval van abnormale bladgroenvorming is het optreden van fijn geelgespikkelde en gestreepte bladeren (afb. 9) .Steeds is van daarmede behepte planten de eerste ontwikkeling gewoon verloopen, doch er heeft op een gegeven oogenblik een onmekeer plaats gehad, waarna, wat later uitgroeide, uitsluitend „*mozaïek*" is geworden. Mede hierdoor onderscheidt zich deze vorm van bontheid van den *status albomaculatus*, waarbij het witbont niet aan alle assen voorkomt, terwijl bovendien de takken, die bont worden, dit niet gelijktijdig doen. Hoe eerder de omslag tot *mozaïek* zich heeft voltrokken, des te erger is de getroffen plant er aan toe, want haar weerstandsvermogen gaat zienderoogen achteruit en meestal is een algeheel afsterven het einde. In bepaalde nummers trad in 1931 dit *mozaïek* sterk

op. Van serie 2 en 2*a* (1931) waren op 2 Juli 52 van 115 planten bont; op dien zelfden dag van serie 1 en 1*a* (1931) 7 van 110, en van 3 en 3*a* (1931) 12 van 107 exemplaren. Op een lateren datum gecontroleerd, bleek overal dit aantal gestegen, en juist dat optreden van het verschijnsel op een willekeurig oogenblik van den groei maakt, dat aan een gevonden getalverhouding nooit waarde kan worden gehecht. Bij serie 24 en 24*a* (1931), die deels vóór, deels achter op een akker waren

AFB. 9. Mozaïk. FIG. 9. Mosaic.

uitgeplant, bestond groot verschil in „aantasting" op beide plekken. Ook in andere jaren was *mozaïek* wel voorgekomen, doch steeds sporadisch. Het is niet waarschijnlijk, dat we hier met een erfelijk verschijnsel hebben te maken. De afstamming van de groepen, waarin in 1931 zoo sterk *mozaïek* is voorgekomen, is van 1925 af bekend, en in geen der aanteekeningen wordt van het optreden ooit gewag gemaakt. In hoeverre er overeenkomst bestaat met één der vele typen van *mozaïek*, die bij uiteenloopende gewassen zijn geconstateerd, is niet te zeggen. Het zij hier slechts als markant en voor de plant funest verschijnsel vermeld in verband met de overige chlorophyldefecten.

VII. ONVOLKOMEN ONTWIKKELING DER MEELDRADEN

In 1928 zijn in bepaalde families een aantal planten voorgekomen, die weinig of in 't geheel geen stuifmeel hebben voortgebracht. Later is dat euvel telkens weer voor den dag gekomen in groepen, die een plant uit bedoelde families van 1928 tot voorouder telden.

Zoo is in 1929 afwezigheid van stuifmeel geconstateerd bij een aantal exemplaren uit de groepen 4 en 4*a*, 5, 15, 25 en 45, die ontstaan zijn, zooals in de tabel is te zien, uit een tweetal families, welke verwant waren (tabel 34).

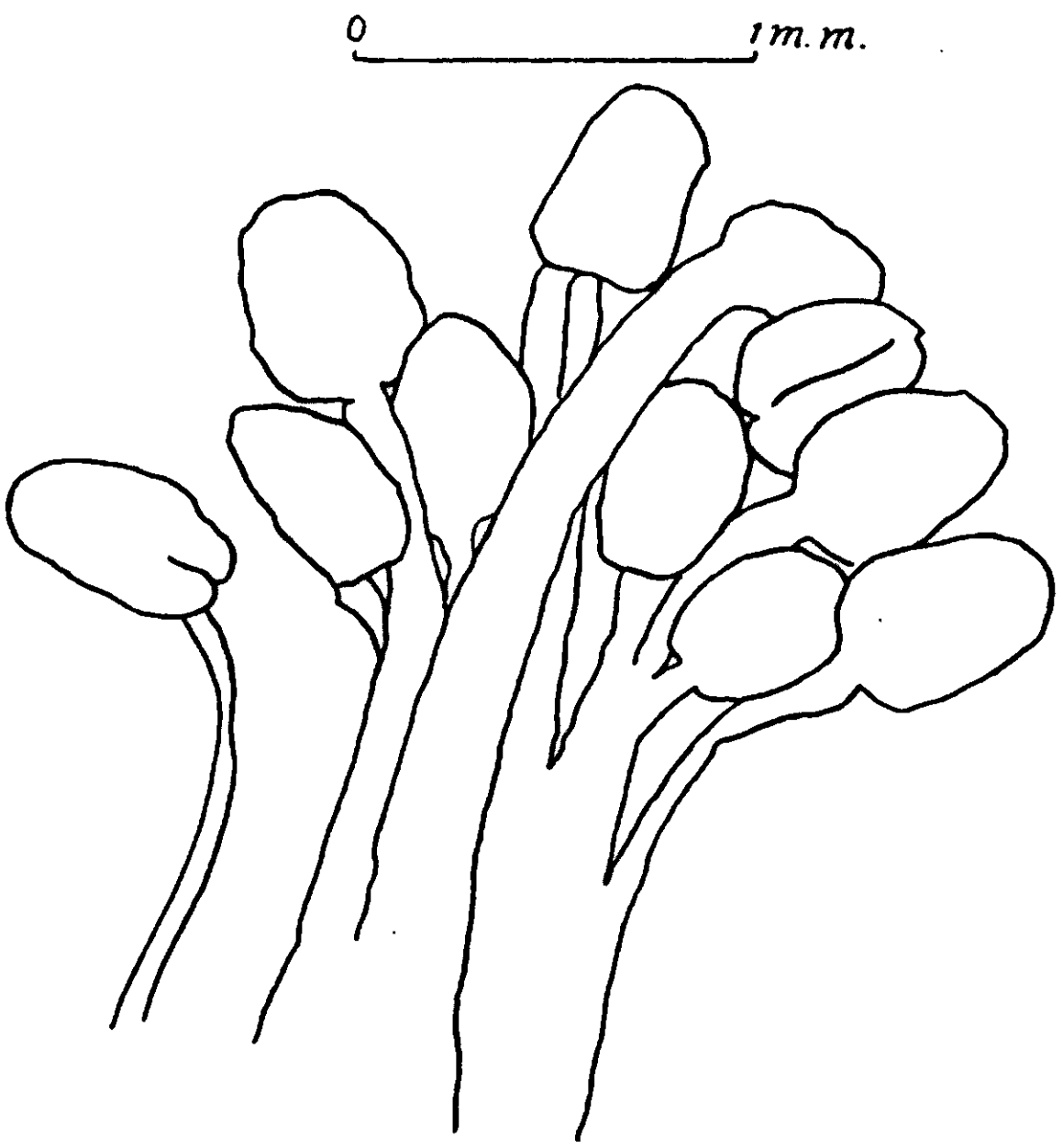
TABEL 34

No. van serie in 1929	Ontstaan uit kruising in 1928
4 en 4a	41.9 × 41.2 en rec.
5	3.29 × 3.19
15	3.8 × 3.13
25	41.14 × 41.3
45	41a.28 × 41a.32

De aanleg voor dit klaarblijkelijk erfelijk gebrek is in de cultures binnengekomen met een van de planten der kruising 5.17 × 9.4 (1925). Deze zijn uit handelszaad gekweekt; de eerste uit een partij van Canadeeschen, de laatste uit een monster van inlandschen oorsprong.

Het is niet gemakkelijk vast te stellen of een plant wel of geen stuifmeel produceert, daar er tusschen de planten met normaal fertiele meeldraden en die met volmaakt steriele overgangen bestaan. De gezonde bloem laat het stuifmeel reeds uit den helmknop te voorschijn komen, als het tijdstip van den bloei nog niet is aangebroken. Buigt men nu bij een bloem van geschikte ontwikkeling de kiel terug,

dan flipt de meeldradengroep voor den dag en er verstuift een wolk van meel, de volle lading. Was die bloem als jonge knop, nog voor de helmhokjes het stuifmeel hadden uitgelaten, opengemaakt, dan zou men de helmknoppen rond en gezwollen, uitpuilend van stuifmeelkorrels hebben gevonden. Bij exemplaren, die in 't geheel geen stuifmeel voortbrengen zijn zulke jonge helmknoppen klein, spits en plat, terwijl ze weldra gaan verschrompelen en bruin worden (afb. 10*a* en 10*b*).



AFB. 10*a*. Jonge meeldraden: fertiel. FIG. 10*a*. Young fertile stamens.

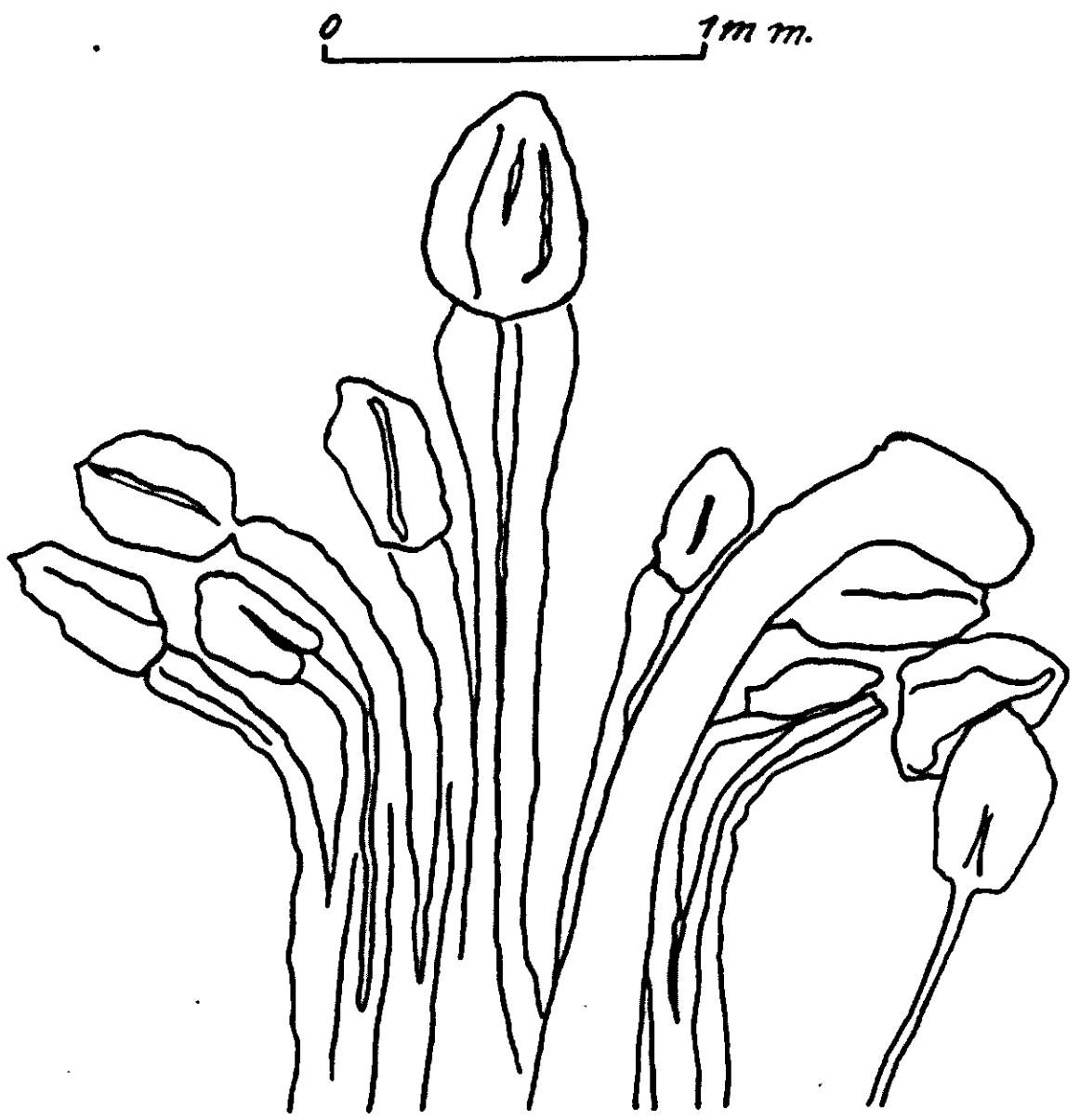
Hiertusschenin kunnen echter individuen gevonden worden, waarvan alle of een aantal der bloemen wel enkele stuifmeelkorrels leveren. De helmhokjes zijn niet leeg, er zit echter weinig stuifmeel in. Heeft men zoo'n helmknop tusschen object- en dekglas, dan lukt het soms door te drukken een beetje meel naar buiten te drijven. In andere gevallen slaagt men daarin met geen mogelijkheid.

In 1931 is getracht de getalverhouding tusschen steriele en fertiele planten vast te stellen in eenige groepen, die zich daarvoor leenden. Het betrof de F_2's van een kruising, waarbij een exemplaar uit serie 5

(1929) was gebruikt. Deze 5 (1929) plant zelf is fertiel geweest blijkens het resultaat.

6.6 × 5.14 (1929) levert 29 zaden		serie 9 en 9*a* (1930)
5.14 × 6.6 (1929) „ 44 „		

Bij de analyse, op het veld verricht, is een plant steriel genoemd, als uit geen enkele bloem ook maar een spoor meel was te voorschijn



AFB. 10*b*. Jonge meeldraden: steriel. FIG. 10*b*. Young sterile stamens.

te brengen. Indien het weer zonnig is, ontdekt men zelfs een enkele korrel gemakkelijk, als deze bij het terugbuigen van de kiel tegen de vlag wordt geslingerd, en daar blijft zitten. Na deze bewerking, die, indien niets werd gevonden, steeds bij tal van bloemen uit verschillende hoofdjes werd herhaald, zijn van zulke planten ook nauwkeurig heel jonge knoppen opengemaakt, om te zien, hoe de helmknoppen waren gevormd. Bleken deze dan spichtig te zijn, gemakkelijk af te vallen, en geen stuifmeel vrij te geven, als ze op den nagel van den duim werden stukgedrukt, dan pas werd de plant als stuifmeelvrij genoteerd.

Bij bijna alle exemplaren uit bedoelde groepen was de stuifmeelproductie gering.

Steriel bevonden zijn:

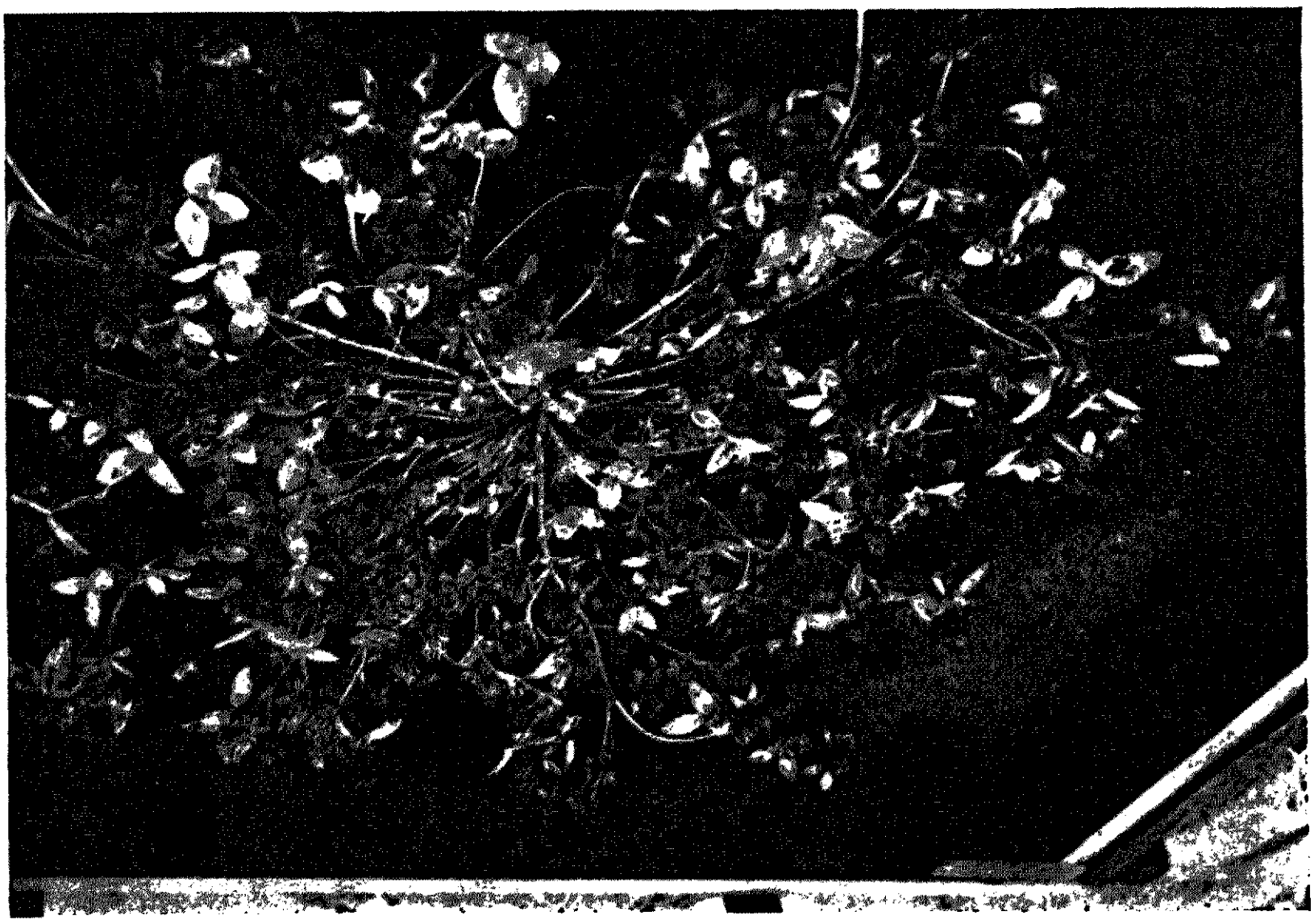
TABEL 35

Kruising in 1930	no. der serie in 1931	totaal aantal	steriel
9.7 × 9a.1	1	60	15
9a4 × 9a.3 en rec.	2 en 2a	113	27
9.7 × 9.8 en rec.	3 en 3a	104	27
	totaal	277	69
	theoretisch		69,25

Deze uitkomst maakt wel den invloed van één factor, P te noemen, zeker. De armelijke stuifmeelproductie, ook bij bijna alle niet steriele exemplaren dezer groepen, doet echter tevens het vermoeden rijzen, dat er meer is dan deze eene factor alleen, waardoor de ontwikkeling der meeldraden wordt beheerscht.

VIII. DE PLATLIGGENDE KLAVER

Indien een aantal klaverplanten, uit handelszaad voortgekomen, met behoorlijke standruimte worden opgekweekt, dan vertoonen deze groote verscheidenheid in stengelontwikkeling, vooral ook ten opzichte van het meer steil op- of plat uitgroeien. Toen in 1928 een plant gevonden werd met een bij uitzondering groot vermogen haar stengels zeer plat langs den grond te doen groeien, dermate, dat alle bloemhoofdjes de aarde raakten, heeft mij dat verlokt de stengelontwikkeling nader te gaan onderzoeken. (afb. 11).



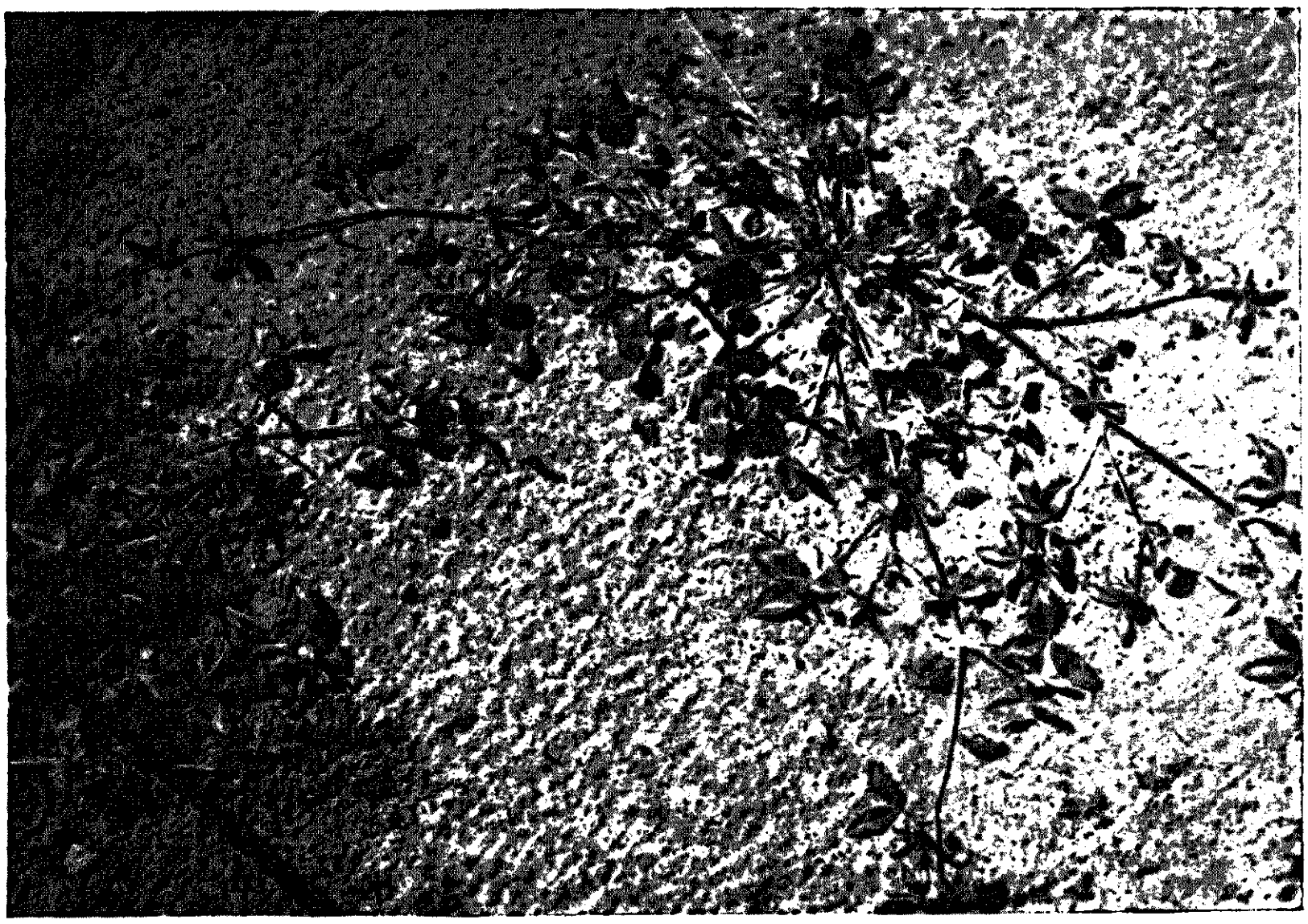
AFB. 11. Stammoeder van het *prostrata*-type.

FIG. 11. Plant from which originated the *prostrata*-type.

Van het door vrijen bloei verkregen zaad van genoemd exemplaar zijn in 1929 140 planten opgekweekt. Meer of minder vertoonden al-

len het moederlijk karakter van platliggen. Een paar exemplaren, die uitblonken, zijn onderling gekruist en bovendien is één hunner gekruist met een plant, die steil opgaande stengels bezat. Dit was er een uit een groep ingeteelde planten, die ten opzichte van deze eigenschap uniform waren.

In 1930 gaven de uit platliggende ouders gekweekte nummers tusschen de overige plantengroepen een opvallend beeld, doordat de meeste planten plat of zeer weinig opstijgend groeiende stengels ontwikkelden. Uniformiteit was, en is ook in 1931, nog niet bereikt. De mooiste exemplaren vormen uit de eerste bladrozet, waarin de bladstelen reeds duidelijk buigen om de blaadjes vlakuit op den grond te brengen, stengels, die zoo plat als de uitloopers van een aardbei liggen. (afb. 12). De internodia zijn lang, en de bladeren kortgesteeld.



AFB. 12. Jonge *prostrata*-plant (1931) FIG. 12. Young *prostrata*-plant (1931)

In de F_1-generaties der kruisingen plat × steilopgaand (1929) waren evenmin alle individuen aan elkander gelijk. Alle planten bezaten opstijgende stengels, waarbij meer of minder duidelijk de verwantschap met den platligger was te herkennen, doch van volledige dominantie van een der eigenschappen was geen sprake.

Een volgende F_1, weer gevormd door een fraaien platligger van 1930 met een steil opgroeiende plant te kruisen, leverde een homogener groep waarin alle planten slechts tot geringe hoogte opgroeiende stengels bezaten (afb. 13). In 1930 zijn vervolgens platliggers teruggekruist met F_1-exemplaren, en de ontwikkeling van de daaruit in 1931 ontstane planten loont de moeite eener beschrijving. Bij de eerste notities, die gemaakt zijn, toen de stengels uit de bladrozet zich gingen ontwikkelen, bleek er markant verschil te zijn tusschen de

AFB. 13. F_1-exemplaar van *prostrata* × steil-opgroeiend.

FIG. 13. F_1-plant from a cross *prostrata* × erect.

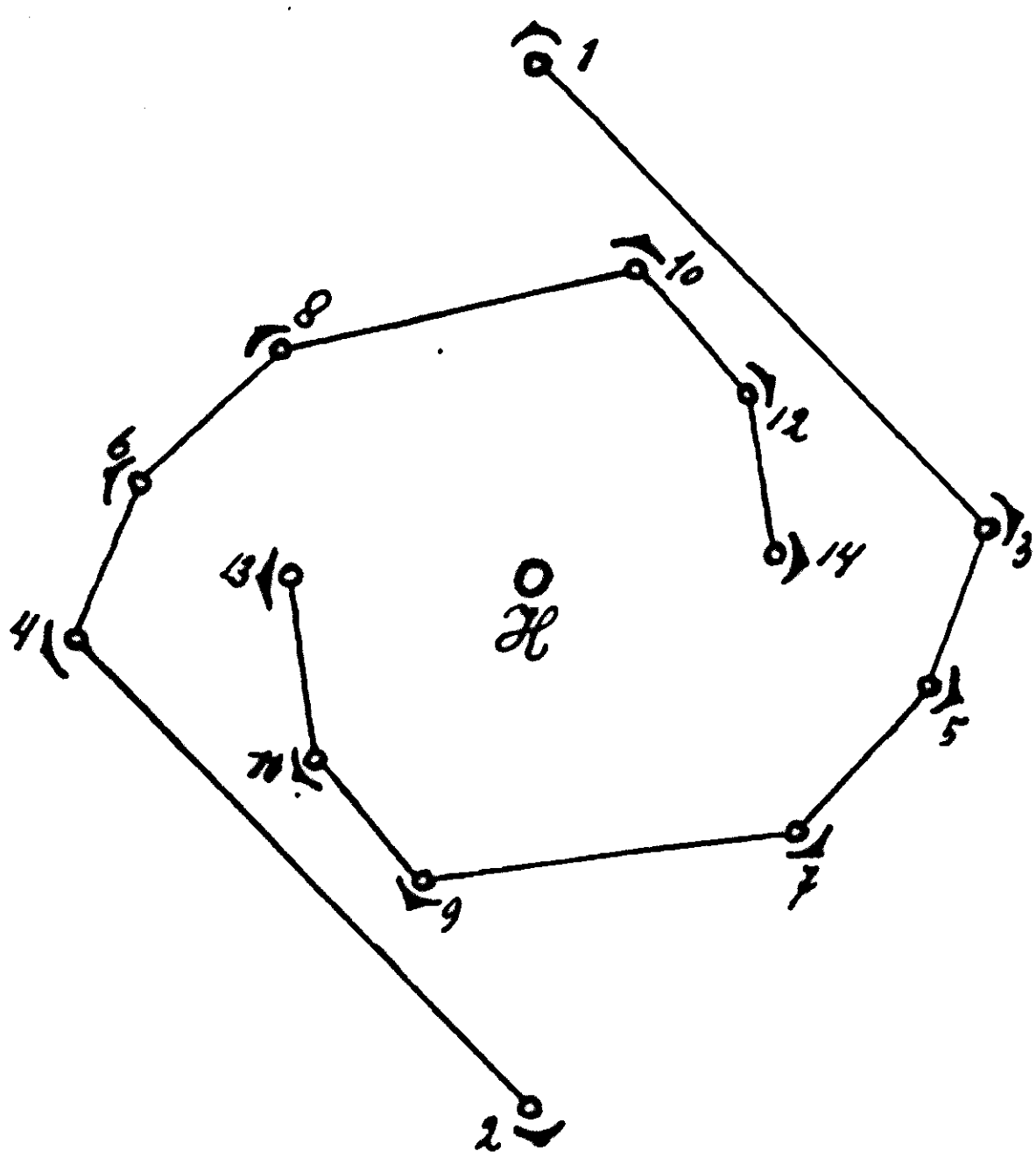
individuen van zoo'n groep. Bij een aantal planten viel namelijk het plat over den grond groeien, als bij den echten platligger, op; bij andere daarentegen was van meet af aan een grooter of kleiner opstijging van de stengels te zien. Zonder moeite was het mogelijk de platliggers af te tellen. (tabel 36).

TABEL 36

Kruising in 1930	No. der serie in 1931	aantal zaden	aantal voor aftelling bruikbare planten	aantal platliggers.
35a.7 × 36a.18	12	70	52	28
36a.18 × 35a.7	12a	61	36	19
	12 + 12a	131	88	47

Het totale aantal der planten was grooter. Enkele bezaten echter uiterst geringe groeikracht en hebben pas laat enkele stengels voortgebracht.

Bij de verdere ontwikkeling gingen de bovengenoemde verschillen goeddeels verloren. De meeste planten, die eerst als platligger waren geteld, deden de later uitgroeiende stengels meer of minder in opwaartsche richting groeien, en wel des te sterker naarmate zoo'n sten-



Afb. 14. De rangschikking der zijassen van eerste orde in twee parastichen aan de niet uitgegroeide hoofdas bij *Trifolium pratense.*

Fig. 14. Position of the side-branches of first order in two parastiches at the not developed main axis of *Trifolium pratense.*

gel later uit de rozet te voorschijn kwam. Hetzelfde verschijnsel gaven de zijassen van hooger orde te zien. Bij deze laatste aftelling kwamen in serie 12 en rec. 102 exemplaren voor beoordeeling in aanmerking. Slechts bij een 8-tal was geheel of nagenoeg geheel het type *prostrata* bewaard gebleven.

Duidelijkheidshalve moge kort vermeld worden, hoe het normale ontwikkelingsverloop bij de klaverplant is.

Uit de kiemplant ontstaat een rozet van eerst afwisselend, weldra

echter in een spiraal geplaatste bladeren, die vervolgens in hun oksels een zijas doen uitloopen, met uitzondering van de allerondersste, die zoo'n zijas niet vormen. Het aantal dezer zijassen kan verschillend zijn. Bij voorspoedig groeiende planten komen er wel 14 te voorschijn, waarbij de ontwikkeling der laatste dan nog slechts van weinig beteekenis is. Maakt men tijdens de ontwikkeling aanteekening omtrent de onderlinge ligging, dan blijken zij in twee spiralen te zijn geplaatst (fig. 14). De hoofdas groeit als regel niet uit, behalve bij sommige planten, waar dit wel plaats vindt. Weersomstandigheden hebben daarop invloed. Exemplaren die zoo „doorschieten" houdt men moeilijk den winter over. Uit een oogpunt van practische cultuur is daarom het verschijnsel belangrijk (afb. 15).

AFB. 15. Plant met ontwikkelde hoofdas.

FIG. 15. Plant with developed main axis.

De zijassen van eerste orde vertakken zich weldra verder, waardoor ieder meestal 3—6 assen van tweede orde voortbrengt, die op hun beurt zijspruiten geven, welke dan nog weer verder kunnen vertakken. Het aantal assen van 4e orde, dat gevormd wordt, is echter

gewoonlijk zeer gering, en in 't algemeen geldt, dat de eerst gevormde assen zich het sterkst vertakken. Iedere as eindigt aan den top in één of twee bloemhoofdjes, die, zooals IRMISCH (35) heeft uitgemaakt, slechts schijnbaar terminaal geplaatst zijn. Bij den idealen platligger trachten nu niet alleen de zijassen van eerste orde, doch ook alle verdere vertakkingen zooveel mogelijk in het horizontale vlak zich een plaats te veroveren.

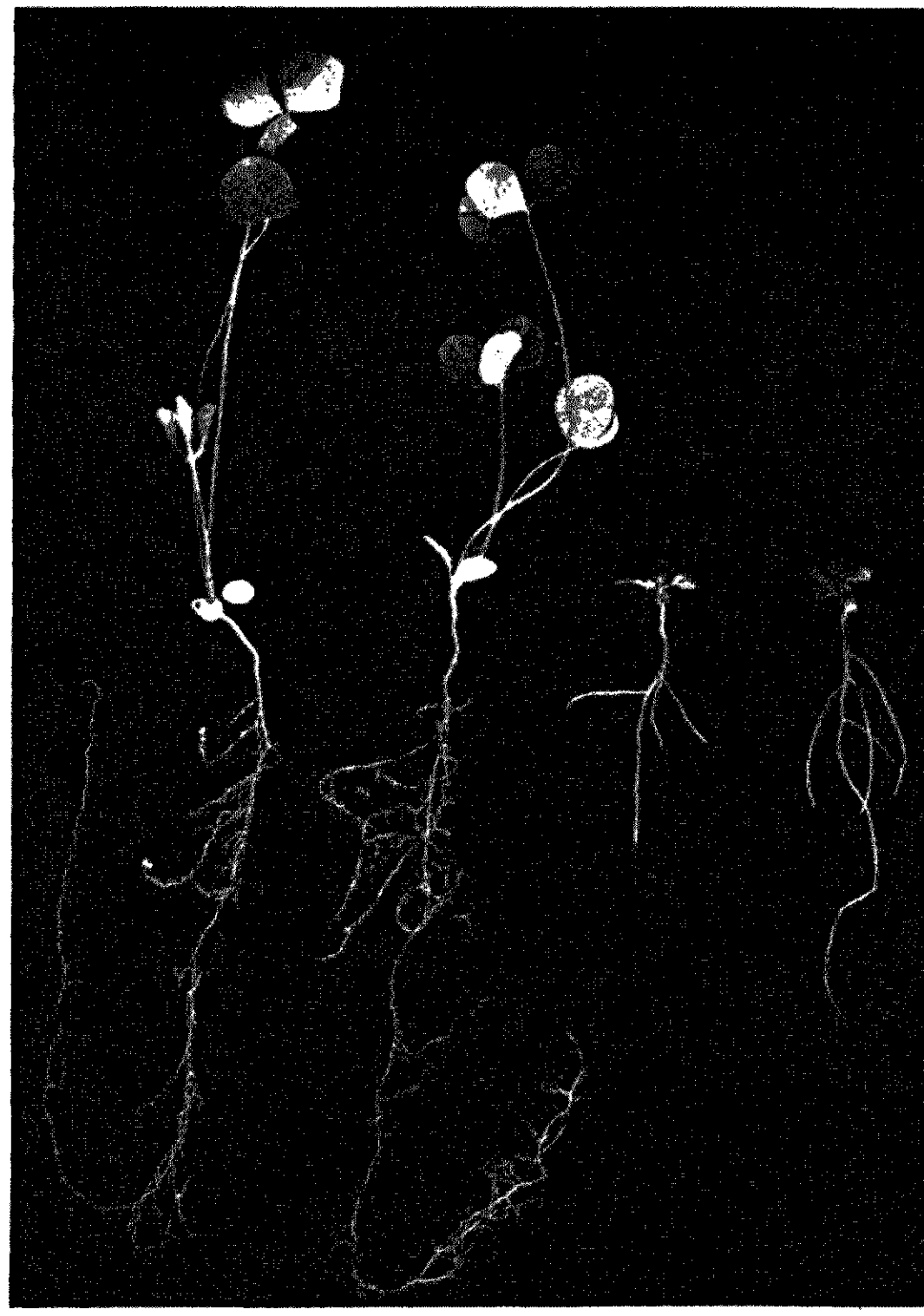
Bij onze bovengenoemde planten, die eerst geheel en al den schijn wekten echte platliggers te zullen worden, is het nu klaarblijkelijk een kwestie van het tijdstip, waarop de betreffende as gaat uitgroeien of zij in mindere of meerdere mate van de horizontale groeirichting zal afwijken,. Het lijkt er op, of er een factor werkt, die in de eerste ontwikkelingsperiode in staat is het *prostrata*-type te voorschijn te roepen. Daarnaast echter andere factoren, die opstijging der stengels bewerkstelligen, doch deze doen pas later hun invloed gelden. De echte platliggers zullen deze laatste factoren missen. De volle juistheid van deze voorstellingswijze zal uit verdere kweekproeven moeten blijken. Bij een beschrijving van de groeivormen bij roode klaver maakt NESZLER (49) een indeeling in:

A planten met gebogen of geheel kruipende stengels.
B planten met opstijgende hooge stengels.

Beide groepen worden door hem onderverdeeld. Een foto van een extreem type uit groep A laat een plant zien, die het in 't platliggen nog lang zoover niet heeft gebracht als de *prostrata*-vorm, hier beschreven.

IX. DE NANELLA-VORM

In 1927 is in een zaaisel een aantal planten opgetreden met zeer opvallenden dwerggroei. Reeds dadelijk, wanneer de kiemplanten bo-



(*Photo Ch. J. v. d. Peppel*)

AFB. 16. Links normale, rechts *nanella*-kiemplanten.

FIG. 16. Left: normal seedlings; right: *nanella*-seedlings.

ven den grond komen, is het verschil tusschen deze en de normale zaailingen opvallend, doordat bij laatstgenoemde de zaadlobben aan

een flink ontwikkelde hypocotyle as meer dan een cm. boven den grond worden gedragen, terwijl bij de dwergen, *nanella*-variëteit genoemd, deze vlak op de aardoppervlakte worden uitgespreid en kleiner blijven dan de cotylen bij de normale zusterplanten (afb. 16). Vervolgens ontwikkelen deze, na een enkelvoudig eerste blad te hebben gevormd, een rozet van snel in grootte toenemende, forsch gesteelde, 3-tallige bladeren, die in den oksel knoppen doen ontstaan, waaruit vertakte bloemdragende zijassen groeien van aanzienlijke lengte. De *nanella* plant brengt het slechts tot een individu, dat nooit meer dan enkele cm. hoog wordt en het uiterlijk heeft van een dikke groene cocarde. Alle bladeren zijn zeer kortgesteeld en uitermate klein. Ook hier worden een aantal zijassen gevormd, die echter na een jaar nog onvertakt zijn en welker internodia zóó kort blijven, dat de stipulae der opeenvolgende bladeren elkander omvatten (afb. 17). De vertakking treedt toch op den duur wel op. Aan een driejarige *nanella*-plant, van het type als in afb. 20 is weergegeven, konden 88 zijassen, welker rangorde echter niet meer was vast te stellen, en die zeker wel ten deele adventief op den wortelhals waren ontsproten, worden geteld met te samen 372 ontwikkelde bladeren.

AFB. 17. Bovenaardsche deelen van een eenjarige *nanella*-plant na den winter; een 10-tal zijassen en de hoofdas.

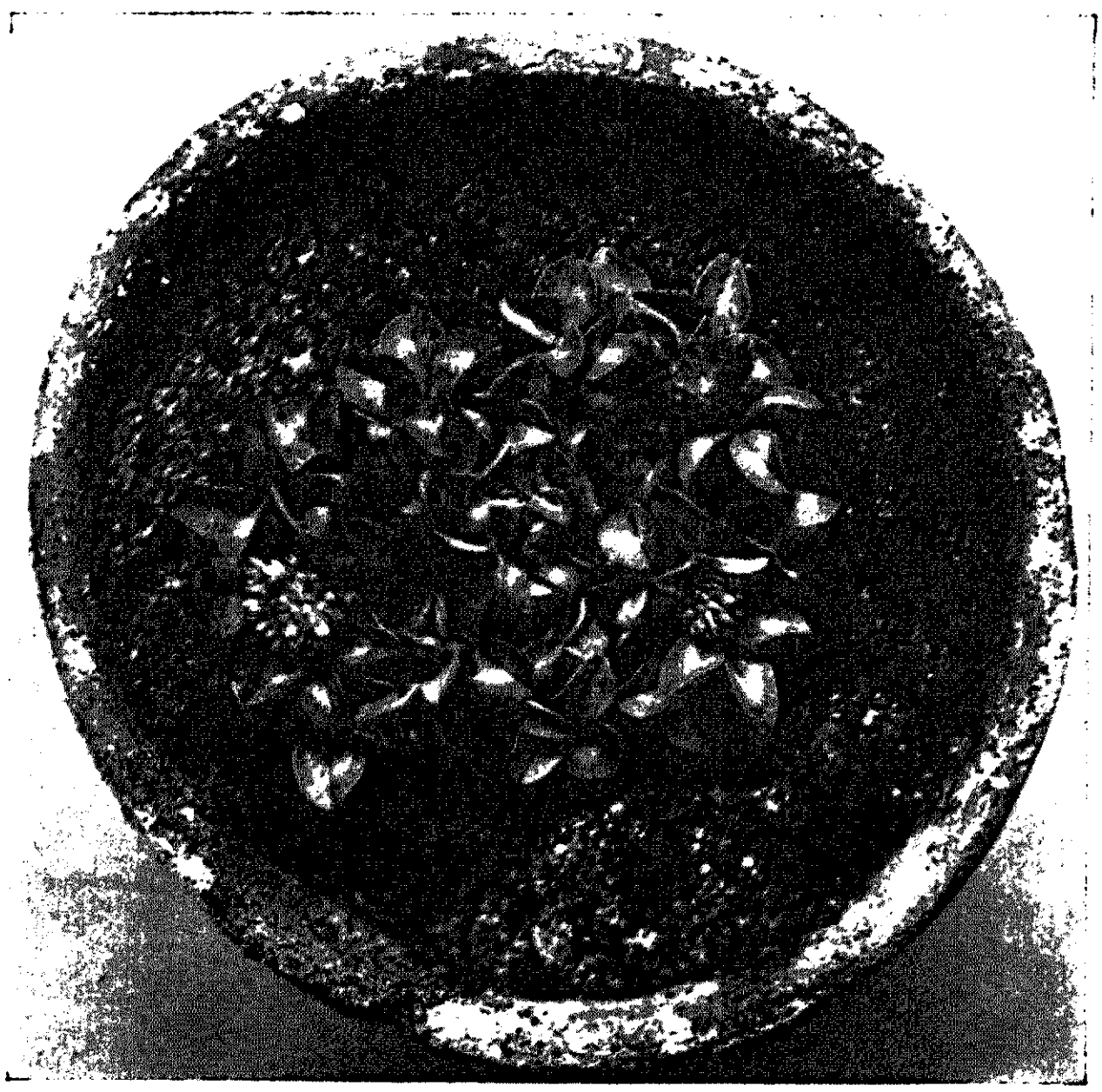
FIG. 17. Over ground parts of a *nanella*-plant, one year old, after winter; ten side-branches and the main axis.

Een enkele maal doet een as of soms ook wel een enkel blad, een poging om tot meer normale afmetingen uit te groeien (afb. 18). Bij gunstig weer ontstaan aan enkele dezer planten een of een paar bloemhoofdjes, welke dan in verhouding tot de andere deelen forsch zijn ontwikkeld, doch steeds slechts abnormale bloemen bevatten, met vaak niet of onvolledig vergroeide kroonbladeren, een zeer korten stijl, en in veel gevallen looze helmknoppen. Zaad wordt er nooit gevormd (afb. 19).

AFB. 18. *Nanella*-plant met normale zijas.

FIG. 18. *Nanella*-plant with normal side-branch.

Merkwaardig is ook het verschil in wortelontwikkeling tusschen de normale en de *nanella*-planten. Bij eerstgenoemde groeit de kiemwortel aanvankelijk draad-

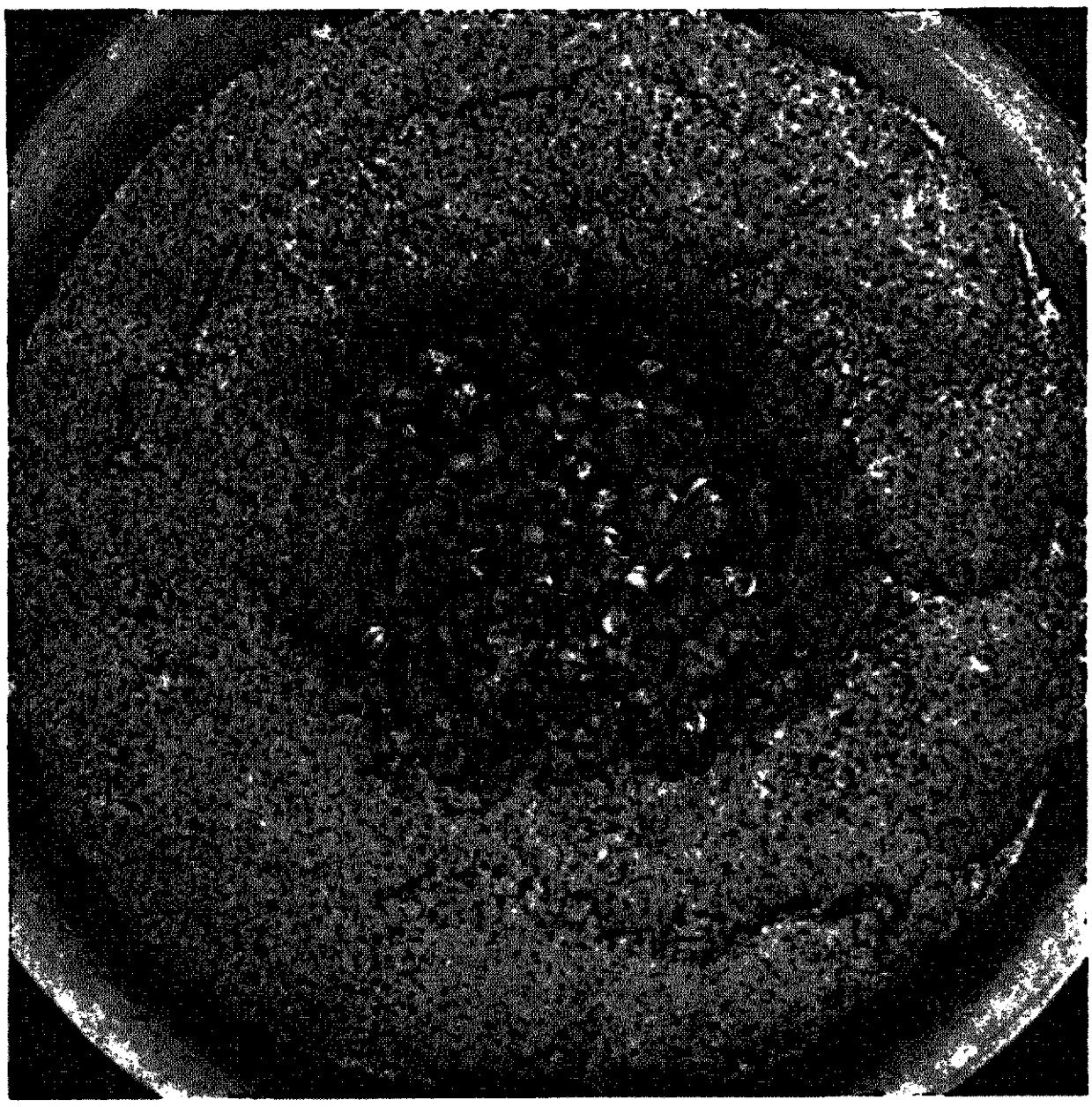


AFB. 19. Bloeiende *nanella*-plant, ca. 16 maanden oud; Ø bloempot 9 cm.

FIG. 19. Flowering *nanella*-plant, about 16 months old. Ø of the pot 9 cm.

vormig tot belangrijke diepte naar beneden en vormt een groot

aantal vertakkingen. Weldra begint hij in het bovengedeelte door secundairen diktegroei in omvang toe te nemen, waarbij de primaire schors wordt afgestooten. Er ontstaat zoo een penwortel van aanzienlijke afmetingen met eveneens forsche zijwortels en tenslotte een zeer uitgebreid stelsel van steeds fijnere vertakkingen. Bij de *nanella*-plant blijft de hoofdwortel van beperkte lengte; het aantal zijwortels is gering en deze op hun beurt vertakken zich voor-



(*Photo Ch. J. v. d. Peppel.*)

AFB. 20. 3-jarige *nanella*-plant met een groot aantal dichtopeengedrongen, bebladerde assen.
Vergrooting als in afb. 19.

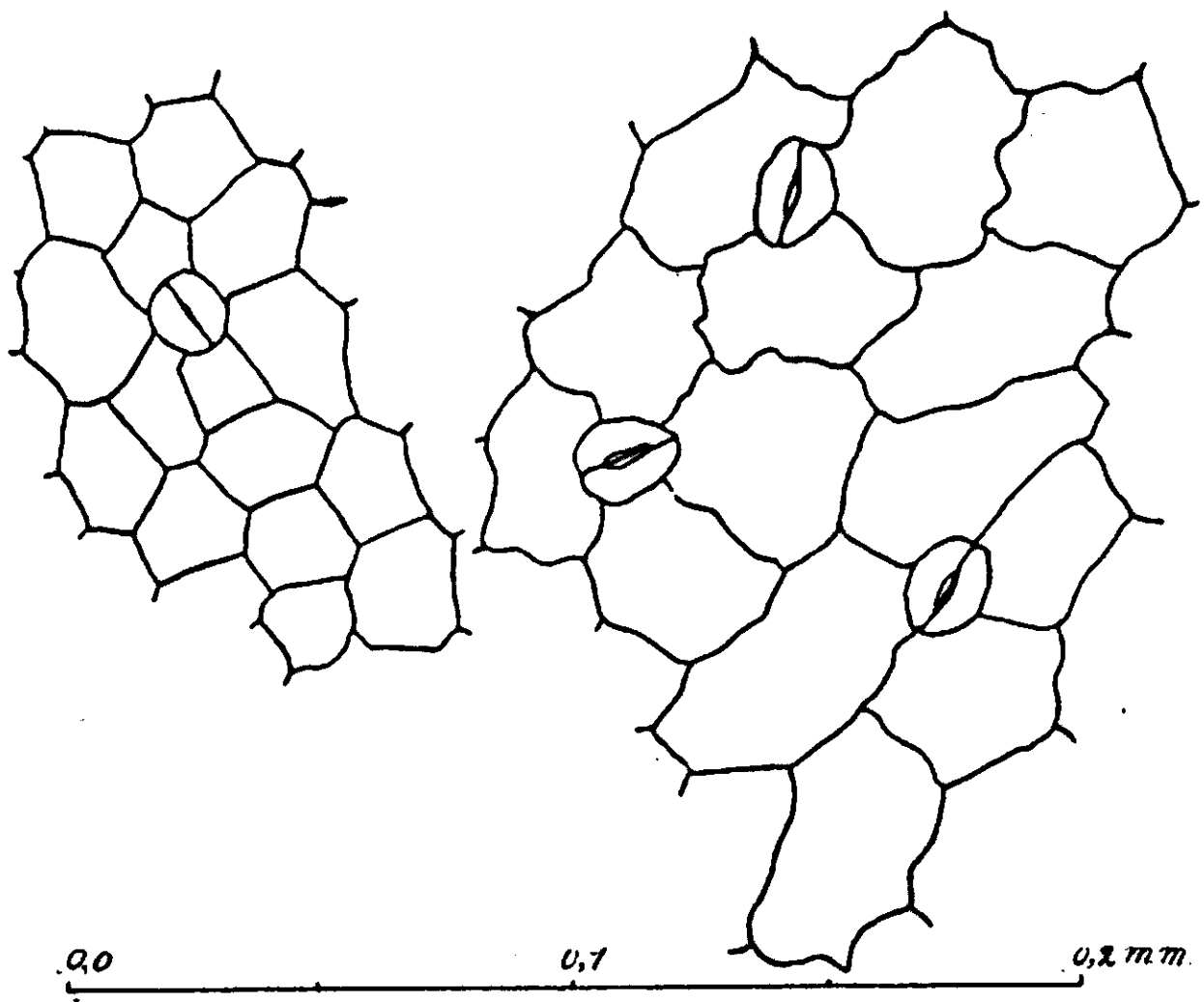
FIG. 20. *Nanella*-plant, 3 years old, with a great number of densely crowded, leafed branches.
Magnification as of fig. 19.

loopig weinig. Van meet af aan zijn alle opvallend dik en van het begin tot aan de punt overal van dezelfde doorsnede-afmeting. De secundaire diktegroei is ook na maanden nog bijna niet merkbaar, hoewel de hoofdwortel en de voornaamste zijwortels toch tenslotte wel belangrijk in dikte toenemen.

Behalve deze morphologische verschillen levert ook het anatomisch beeld op tal van punten afwijking, vooral bij de onderaardsche

deelen. Bovenaards is, naast verschillen in de afmetingen der cellen (56) en een minder talrijke ontwikkeling van vaatbundels, vooral te vermelden, dat de bladepidermis, welker cellen bij de normale plant met gegolfden omtrek aaneensluiten, hier uit rechtzijdig polygonale cellen is opgebouwd, een toestand, die bij de normale planten in prille jeugd wordt aangetroffen (afb. 21).

De hoofdwortel der normale plant vertoont in primairen staat in den centralen cylinder een vier-stralig xyleem, dat met phloëemstrengen afwisselt, welke door sklerenchymvezelbundels worden be-

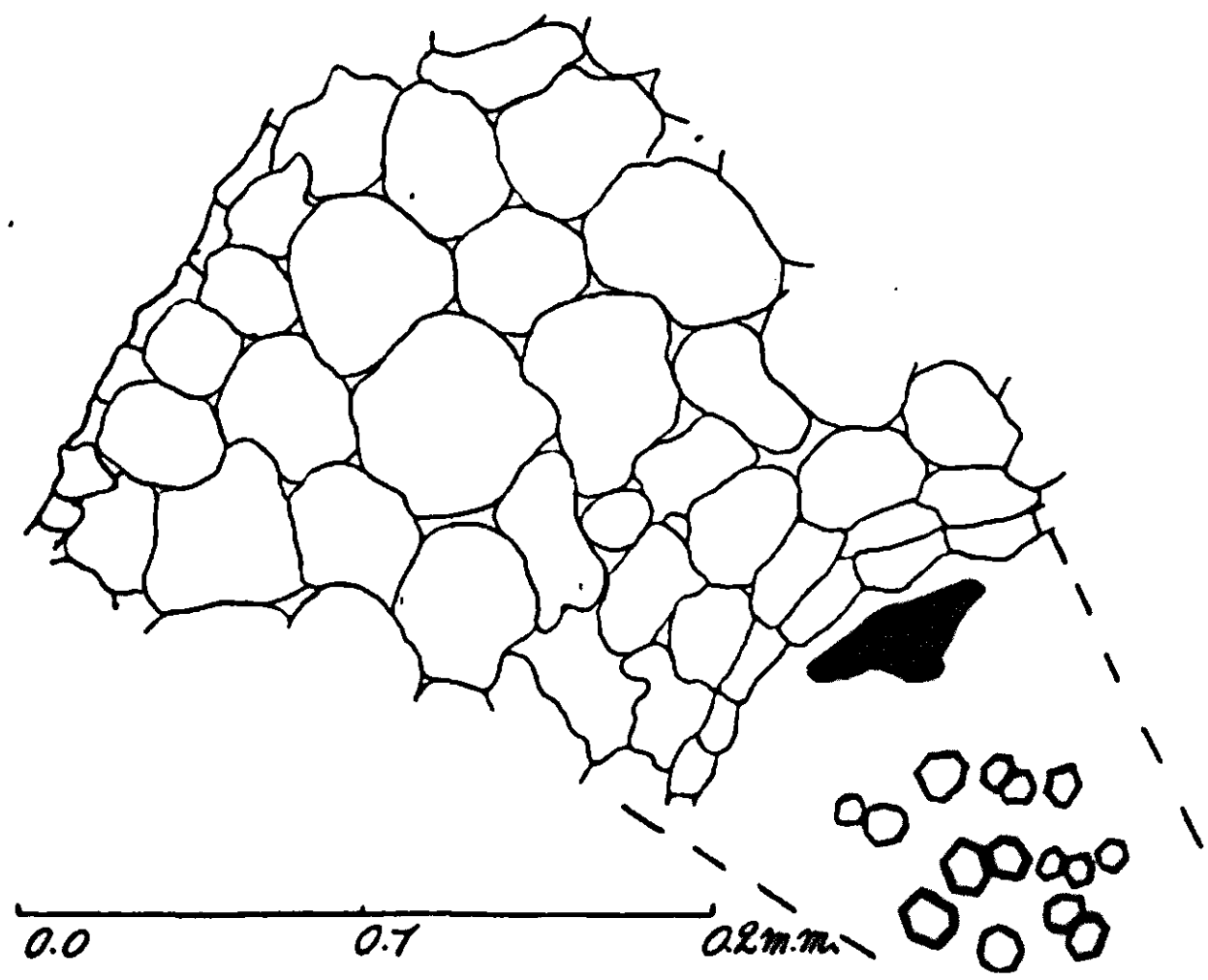


AFB. 21. Links opperhuid van een *nanella*-, rechts van een normale plant.

FIG. 21. Left: epidermis of a *nanella*-plant; right: epidermis of a normal plant.

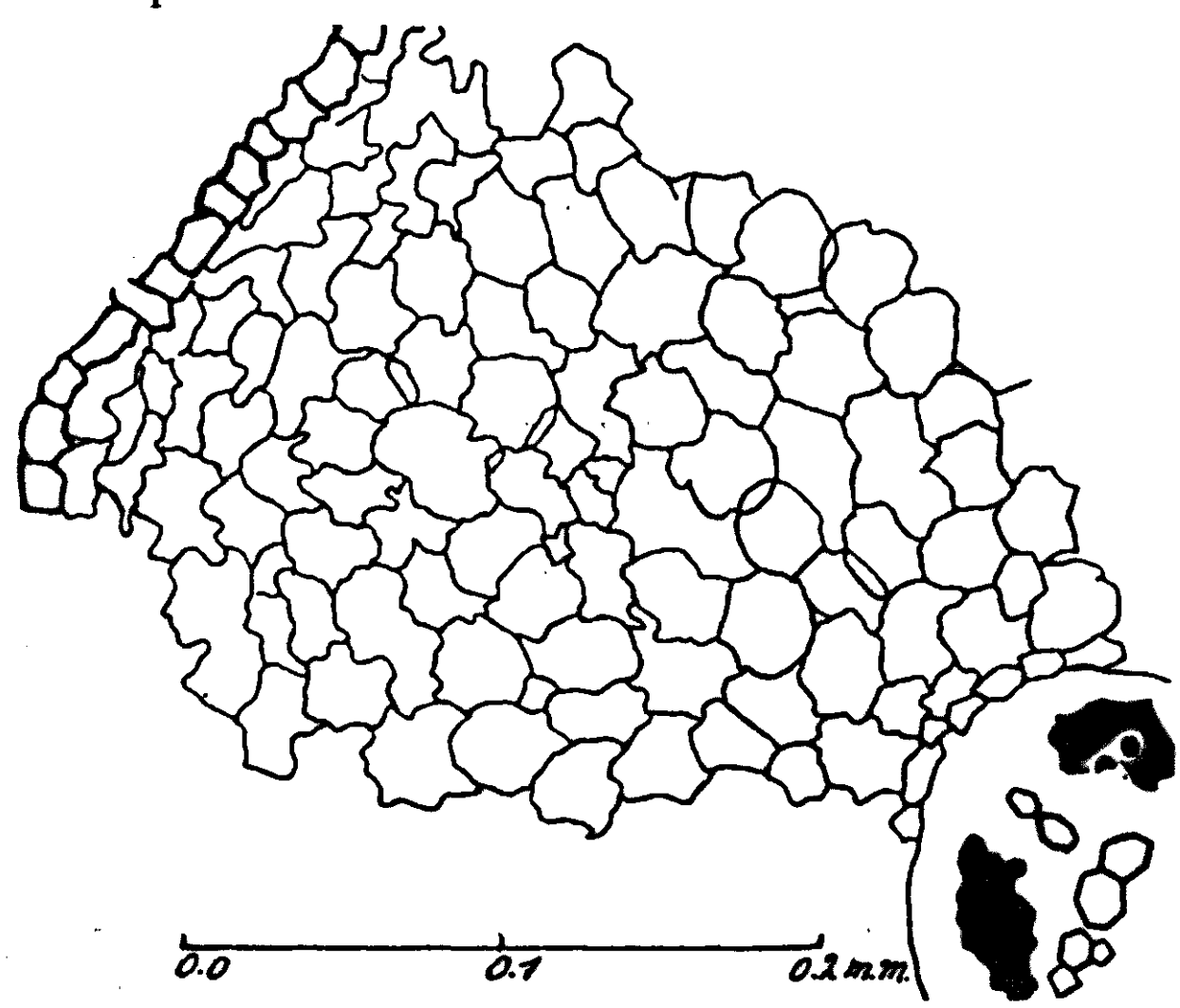
geleid. De schors bestaat uit ten hoogste een zevental lagen van los aaneensluitende parenchymatische elementen (afb. 22). Zeer spoedig, als de secundaire diktegroei inzet, wordt de primaire schors afgestooten; er heeft zich dan inmiddels in den pericykel een kurkweefsel gevormd. Het secundair xyleem neemt snel in afmeting toe en bestaat hoofdzakelijk uit parenchymatische elementen met veel radiair gerangschikte groepen van libriformvezels. De primaire wortel van de *nanella*-plant is vooral door den schorsbouw van dien der normale verschillend. In radiaire richting kan het aantal cellagen wel 17 à 18 bedragen. Er is onderscheid te maken tusschen een buitenschors, die protoplasma-rijk en kleincellig is, en een binnenschors met grootere, plas-

ma-arme cellen. Niet altijd treft men die grens even duidelijk aan. Soms



AFB. 22. Dwarse doorsnede van den hoofdwortel van een jonge normale plant.

FIG. 22. Transversal section of the main-root of a young normal plant.



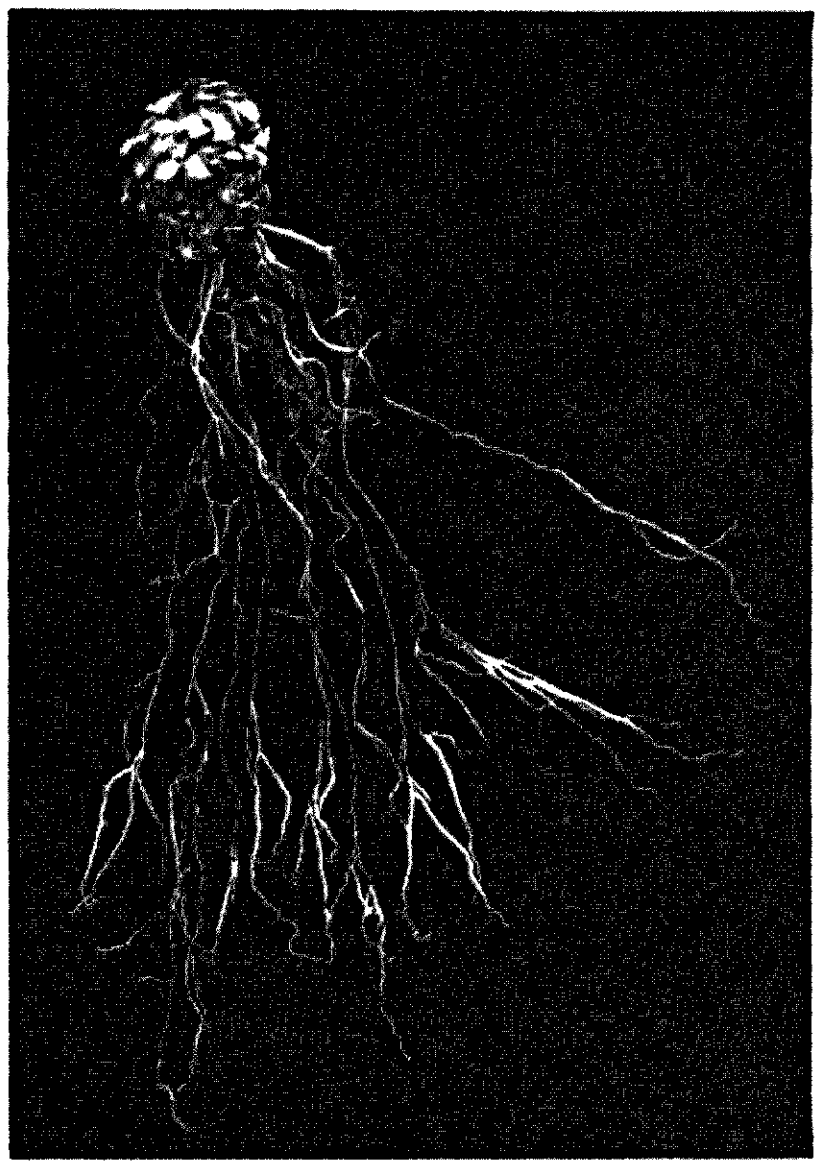
AFB. 23. Dwarse doorsnede van den hoofdwortel van een jonge *nanella*-plant.

FIG. 23. Transversal section of the main-root of a young *nanella*-plant.

is ook de sub-epidermale laag extra hecht geconstrueerd uit iets radiair gerekte cellen, die met weinig tusschenruimte aaneensluiten (afb. 23).

Deze schors blijft zeer lang intact, wat met den tragen secundairen diktegroei verband houdt. Als tenslotte toch het schorsweefsel degenereert, en ook hier een in het pericambium gevormde kurklaag aan de oppervlakte komt te liggen, dan is vaak de centrale cylinder nog slechts zoo weinig in omvang toegenomen, dat het jongere deel van zoo'n wortel, het ondereinde, waar de schors nog gaaf is, de grootste doorsnede heeft (afb. 24).

In het bovengedeelte van den hoofdwortel en zijn voornaamste vertakkingen heeft op den duur wel een flinke diktegroei plaats (afb. 25). Deze hoofdwortel in primairen toestand, dicht bij den wortelhals gesneden, geeft dan ook een beeld te zien, dat slechts weinig van dat eener normale plant verschilt. De schors, die vrij spoedig verloren gaat, bestaat niet uit zoo'n groot aantal cellagen en is tamelijk onsolide geconstrueerd. Het secundair xyleem, dat ontstaat, bevat zeer weinig vaten.



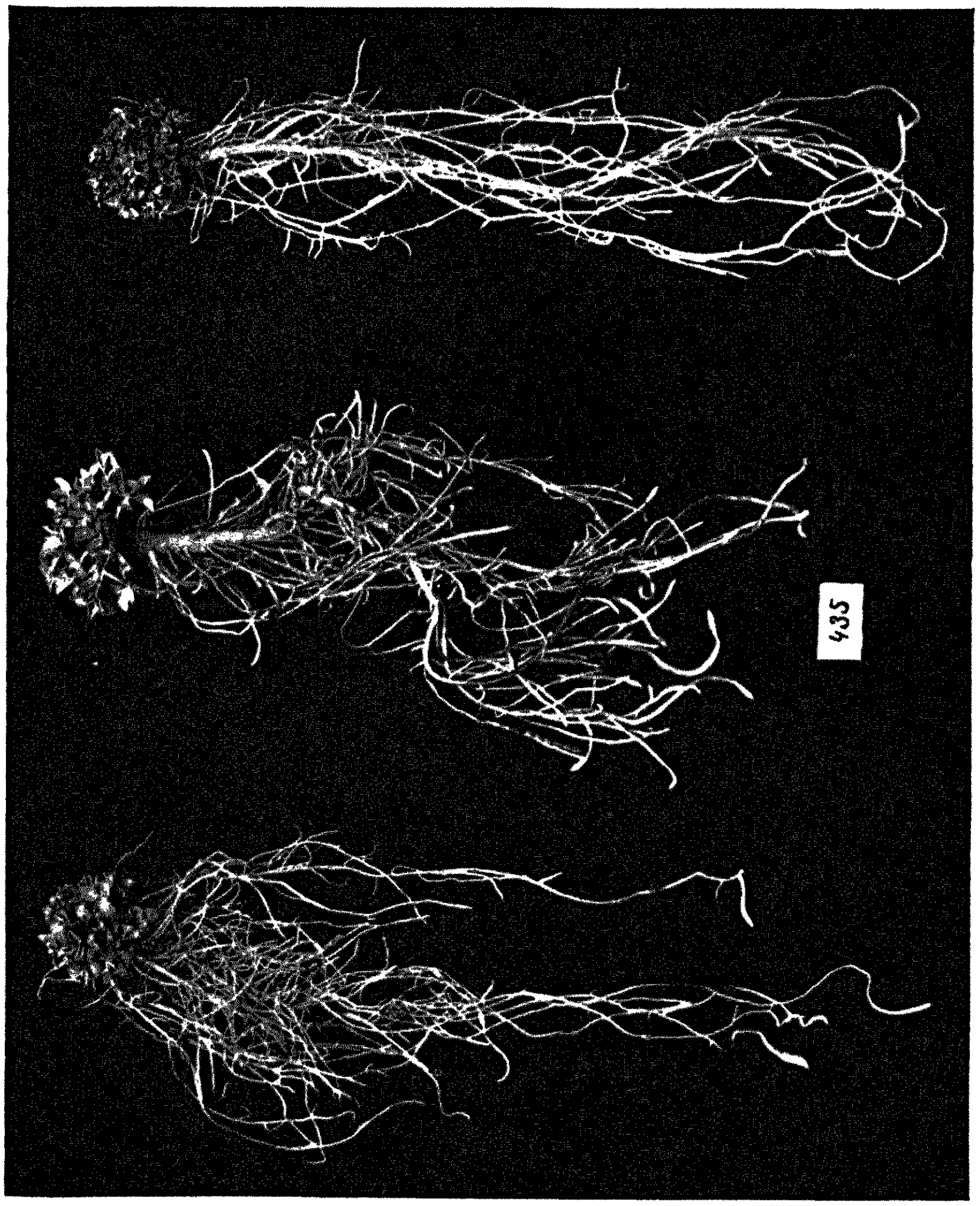
AFB. 24. *Nanella*-plant; ca. 1 jaar oud. De meeste wortels zijn in het ondergedeelte, waar de primaire schors nog niet is gedegenereerd, het dikst.

FIG. 24. *Nanella*-plant, about 1 year old. Most roots are thickest in the lower part where the primary cortex is still intact.

Nanella-planten, na den winter gerooid (in een bak, die 's winters met glas wordt gedekt, kan men de dwergen gemakkelijk eenige jaren in leven houden) vertoonen vaak een knotsvormige opzwelling aan de worteluiteinden (afb. 25). Dit is weer aan bijzonder sterke ontwikkeling van het schorsweefsel daar ter plaatse te danken.

Bij enkele kiemproeven werd zaad in gesteriliseerde aarde gezaaid. De nanella planten, die onder deze omstandigheden tot ontwikkeling kwamen, bezaten een wortelstelsel, dat veel van het karakteristieke had verloren. De wortels waren langer, dunner vooral, en meer vertakt waardoor zij naar uiterlijk gelijkenis begonnen te vertoonen met

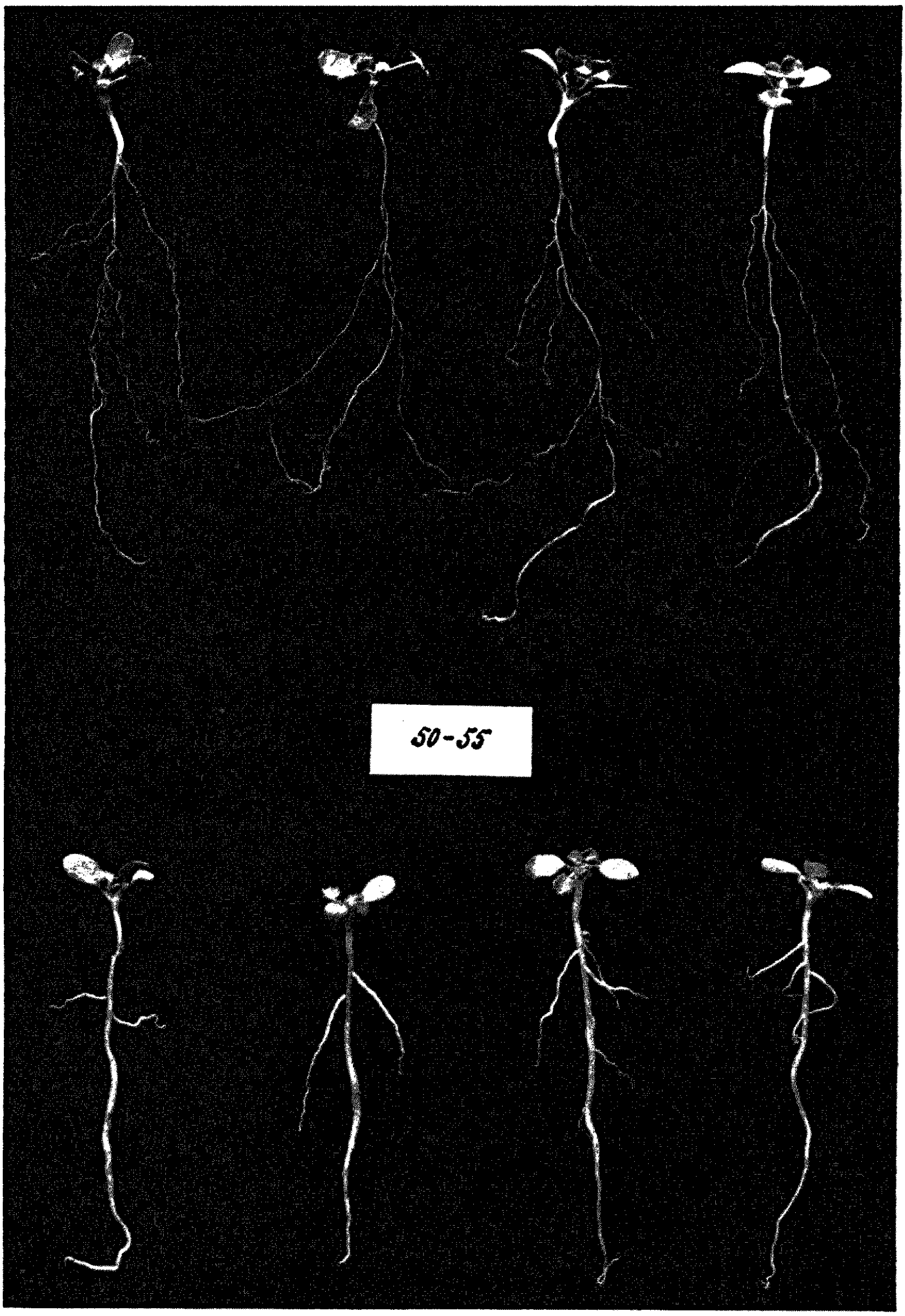
die van de normale kiemplanten (afb. 26). Later is deze waarneming opnieuw gedaan. Zaad van eenzelfde plant is in twee partijen uitgezaaid; de eene helft in een kiemschotel met zorgvuldig gesteriliseerde



AFB. 25. *Nanella*-planten, na den winter gerooid; veel wortelpunten zijn knotsvormig verdikt. De hoofdwortel is hier belangrijk in de dikte gegroeid.

FIG. 25. *Nanella*-plants dug out after winter. (*Photo Ch. J. v. d. Peppel*) Most root tips are clavaform. The main-root has notably thickened.

bladaarde, de andere helft in denzelfden grond, die echter onbehandeld uit de hoop was genomen. De verschillen zijn opvallend en het ligt voor de hand de bijzondere ontwikkeling van het dwerg-wortelstelsel in niet steriele omgeving aan den invloed van een lager orga-



(*Photo Ch. J. v. d. Peppel*)

AFB. 26. Boven: kiemplanten van de *nanella*-variëteit in sterielen grond gegroeid; onder: kiemplanten van de *nanella*-variëteit in niet-sterielen grond gegroeid.

FIG. 26. Above: seedlings of *nanella*-plants grown in sterilized soil. Below: seedlings of *nanella*-plants grown in not sterilized soil.

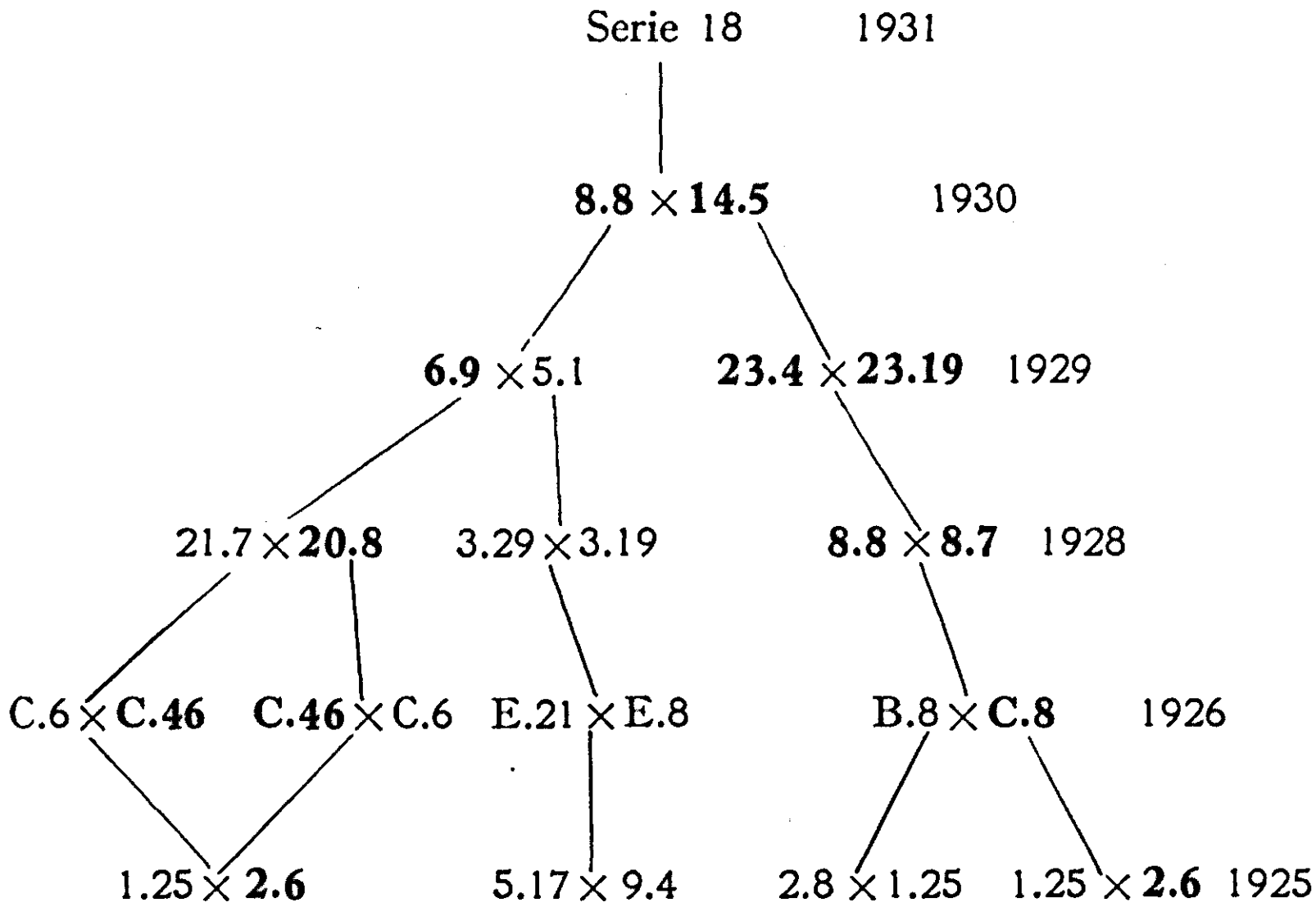
nisme toe te schrijven. Nader onderzoek is hieromtrent nog niet verricht. Door ZEYLSTRA (71, 72) is dimorphie, niet van den wortel doch van den stengel beschreven bij *Oenothera nanella* DE VRIES. Deze wordt door bacteriën, een zoögloea vormende *micrococcussoort*, veroorzaakt, welke gemakkelijk in de weefsels kunnen worden waargenomen. Een eenvoudig microscopisch onderzoek brengt echter bij de dwergklaver iets dergelijks niet aan het licht.

De *nanella*-vorm gedraagt zich ten opzichte van het normale type monofactorieel recessief. De analyse heeft eenige moeilijkheden opgeleverd, daar de dwergen, die nooit zaad voortbrengen, niet in de kruisingen kunnen worden betrokken. In serie DD (1927), de groep waarin voor het eerst de *nanella*-variëteit is voor den dag gekomen, werden 86 normale naast 40 *nanella*-kiemplanten gevonden. Van enkele kruisingen tusschen de normale exemplaren dezer groep leverde er één weer dwergplanten in de verhouding 8 *nanella* : 22 normaal. De factor, die vermoed werd hier zijn werkzaamheid te hebben ontplooid, is D genoemd. De ouderplanten waaruit serie DD (1927) is ontstaan, moeten voor dezen factor heterozygoot zijn geweest, hetwelk achteraf kon worden geverifieerd. Serie DD (1927) is ontstaan uit de kruising C.29 × C.20 (1926). Van alle C (1926)-planten was het door vrijen bloei verkregen zaad geoogst en hiervan is in 1929 een gedeelte te kiemen gelegd met het resultaat, dat bij 14 van de 46 exemplaren dwergen onder de kiemplanten konden worden geconstateerd. De planten van serie C (1926) hebben in 1926 in een groep te samen op het veld gestaan. Bij vrijen bloei zullen deze zusterplanten zeer waarschijnlijk elkaar herhaaldelijk bevruchten. Zijn nu een aantal hunner voor den D-factor heterozygoot, dan zal bij ieder dezer meer of minder vaak de kruising Dd × Dd tot stand moeten komen, wat beteekent: zoo'n plant splitst dwergen af. In serie C (1926) waren dus 14 exemplaren heterozygoot en onder deze bevonden zich de no.'s C.29 en C.20.

Groep C(1926) is ontstaan uit de kruising 1.25 × 2.6 (1925). Zaad van deze planten, in 1925 na vrijen bloei gewonnen, heeft bij een kiemproef slechts normale individuen opgeleverd, doch beide exemplaren hebben in 1926 nogmaals gebloeid en zaad voortgebracht en van dien oogst is eveneens uitgezaaid. Opnieuw heeft 1.25 (1925) geen *nanella*-planten doen ontstaan, doch in het zaaisel van 2.6 (1925), oogst 1926, zijn enkele dwergen afgesplitst. No. 2.6 (1925) is dus heterozygoot voor den dwergfactor geweest. In 1925 kon bij vrije bestuiving de kruising

Dd × Dd niet tot stand komen maar wel in 1926, toen deze plant gelijktijdig met haar, deels voor den D-factor heterozygote, dochtergeneratie, C (1926), bloeide. No. 2.6 (1925) was een uit origineel Roosendaalsch zaad gekweekte plant.

Alle planten, die in den loop der jaren dwergen in haar nakomelingschap hebben gegeven, bezitten dit exemplaar tot stamouder. Als voorbeeld zij van serie 18 (1931) de afstamming weergegeven. In deze groep zijn naast 44 normale planten 15 *nanella*-exemplaren voorgekomen.



Waar in opeenvolgende jaren kruising tusschen voor den D-factor heterozygote exemplaren heeft plaats gehad, zijn de in tabel 37 weergegeven getalverhoudingen tusschen normale en *nanella*-planten gevonden.

De afwijking van het theoretisch te verwachten aantal dwergplanten — 30,5 — is in verhouding tot het aantal waarnemingen aanzienlijk. De kans, dat deze afwijking grooter zou zijn uitgevallen, dan hier is geconstateerd, blijkt inderdaad zeer gering te zijn:

Uit de afwijking $\omega = \frac{403}{1490} - \frac{1}{4} = 0.02047$ volgt voor den modulus hiervan:

$$H = \sqrt{\frac{\nu^3}{2\lambda\mu}} = \sqrt{\frac{1490^3}{2 \times 1087 \times 403}} = 114.42$$

waaruit: $H\omega = 114.42 \times 0.02047 = 2.34$ en $\Theta(H\omega) = \Theta(2.34) = 0.99906$.

De kans op een grootere afwijking in dezelfde richting dan hier is gevonden, is $1 - \Theta(H\omega) = 0.00094$.

TABEL 37

Jaar	Kruising	Aantal planten		
		totaal	normaal	nanella
1927	C.20 × C.29 (1925)	126	86	40
1928	$Dp_2 \times Dp_1$ (1927)	30	22	8
1929	8.7 × 8.8 en rec. (1928) . . .	87	66	21
„	4.12 × 4.1 en rec. (1928). . .	56	41	15
„	Dp_{21}.3 × '11 en rec. (1928). .	41	36	5
„	Dp_{21}.12 × '17 en rec. (1928) .	24	19	5
„	Dp_{21}.12 × '6 en rec. (1928). .	91	70	21
1930	23.4 × 23.19 en rec. (1929). .	85	55	30
„	26.34 × 26.17 en rec. (1929) .	88	66	22
„	26.12 × 26.10 en rec. (1929) .	31	28	3
„	50.52 × 50a.3 en rec. (1929) .	175	112	63
„	23a.10 × 23a.27 en rec. (1929)	83	56	27
„	23a.27 × 23a.4 (1929)	49	39	10
1931	21.2 × 21.5 en rec. (1929) . .	94	67	27
„	8.8 × 14.5 en rec. (1930). . .	107	76	31
„	16.1 × 16a.6 en rec. (1930) . .	43	31	12
„	16.12 × 21.10 en rec. (1930) .	27	25	2
„	32a.34 × 45.1 en rec. (1930) .	79	59	20
„	49.9 × 51.4 en rec. (1930) . .	12	8	4
„	49a.13 × 51.6 en rec. (1930) .	37	32	5
„	51.5 × 51.4 en rec. (1930) . .	57	43	14
„	51.7 × 51.4 en rec. (1930) . .	68	50	18
	totaal	1490	1087	403
	theoretisch		1117,5	372,5

Het geconstateerde verschil moet op grond hiervan niet als toevallig worden beschouwd, wat nochtans het geloof, met een monofactorieele splitsing te maken te hebben, niet aan het wankelen behoeft te brengen.

Bij verschillende gelegenheden zijn kruisingen van het type DD × Dd tot stand gekomen, wat bijv. bij het bekijken van den stamboom van serie 18 (1931), reeds dadelijk is te zien. De heterozygote nakomelingen zullen, indien de zusterplanten gezamelijk hebben staan bloeien, tot een zeker percentage dwergplanten afsplitsen. Hierdoor is het mogelijk om achteraf door middel van een kiemproef het aantal Dd exemplaren op te sporen in een groep, die deze theoretisch voor 50 % dient te bevatten.

Bij de uitvoering van deze kiemproeven in 1929 en 1930 zijn van iedere plant 3 à 400 zaden in gesteriliseerde aarde gezaaid. Steeds blijkt, dat de heterozygote exemplaren een tamelijk groot aantal dwergplanten voortbrengen, zoodat, indien deze in een kiemschotel niet worden aangetroffen, met gerustheid de moederplant als homozygoot mag worden beschouwd.

Het resultaat in 1929, weergegeven in tabel 38, deed het vermoeden rijzen, dat er een te veel aan heterozygote nakomelingen zou ontstaan bij kruising tusschen homo- met heterozygote exemplaren.

TABEL 38

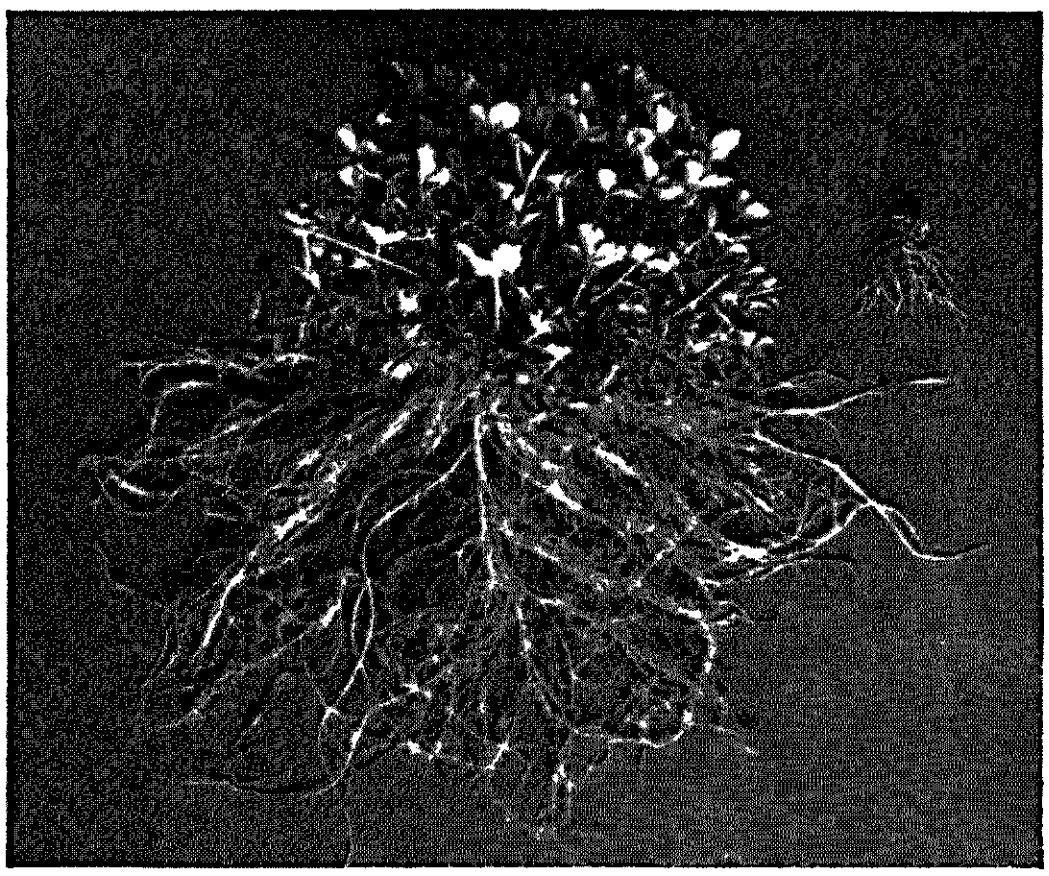
kruising	serie	aantal, dat dwergen voortbrengt	aantal, dat geen dwergen voortbr.
1.25 × 2.6	C (1926)	32	14
LL.8 × KK.25	4 (1928)	27	18
C.8 × B.8	5 (1928)	23	1
KK.25 × LL.8	7 (1928)	43	26
B.8 × C.8	8 (1928)	13	11
C.6 × C.46	21 (1928)	5	9
B.24 × C.10	22 (1928)	15	17
totaal geconstateerd.		158	96
„ *theoretisch*		127	127

In 1930 waren de uitkomsten echter zoo volmaakt in overeenstemming met hetgeen theoretisch was te verwachten, dat een dergelijke afwijking zeker niet als regelmatig voorkomend kan worden beschouwd (tabel 39).

TABEL 39

kruising	serie	aantal, dat dwergen voortbrengt	aantal, dat geen dwergen voortbr.
8.18 × 9.3	26 (1929)	36	16
4.7 × 12.6	10 „	8	5
12.6 × 4.7	10a „	19	25
7.40 × 8.2	11 „	1	6
8.2 × 7.40	11a „	16	26
8.22 × W	50 „	27	26
W × 8.22	5a „	4	8
totaal geconstateerd.		111	112
„ *theoretisch*		111,5	111,5

Overziet men tenslotte het vraagstuk dezer *nanella*-variëteit in zijn geheel, dan is deze merkwaardig als voorbeeld van zeer ingrijpenden invloed, die door een enkelen factor kan worden uitgeoefend op de



AFB. 27. Links normale plant, rechts *nanella*-plant. Beide ca. 1 jaar oud. De photo is in Maart genomen. De normale plant bezit geen uitgegroeide stengels.

FIG. 27. Left: normal plant; right: *nanella*-plant. Both about 1 year old. The photograph has been taken in March; the normal plant has no developed stems.

algeheele ontwikkeling van het organisme (afb. 27) en demonstratief voor de variaties die door gewijzigde omstandigheden in het effect van dien factor mogelijk blijken te zijn.

X. DE NANA-VORM

Behalve de *nanella*-vorm is in de cultures nog een tweede type met gereduceerde ontwikkeling ontstaan. (afb. 28) Hierbij groeit uit het zaad een klein pruikig plantje, waaraan geen der gevormde zijassen het tot ontwikkeling van eenige beteekenis brengt. Als in den loop van den tijd de steeds kleine bladeren van de oorspronkelijke wortelrozet verloren zijn gegaan, althans voorzoover het de onderste betreft, dan bestaat de plant nog hoofdzakelijk uit een aantal, op den wortelhals zich verdringende, rozetachtige spruiten. Een enkele brengt een of eenige bloemhoofdjes voort, welke ten deele tusschen de bladeren schuil gaan en altijd armbloemig zijn. De bloemen zelf zijn soms abnormaal gevormd en geven in veel gevallen heel weinig of geen stuifmeel, terwijl weinig zaad geproduceerd wordt, onverschillig of kunstmatig wordt bestoven of dat de bevruchting vrij plaats heeft.

AFB. 28. *Nana*-plant; vergrooting ± ½.
FIG. 28. *Nana*-plant; magnification ± ½.

De kortgesteelde bladeren hebben vaak een grijsgroene tint, zijn daarbij soms dik en broos en bezitten ten deele een abnormaal model, doordat de grootste breedte bij de blaadjes niet iets beneden het mid-

den, doch er boven valt, en de top diep is ingesneden, waardoor de vorm omgekeerd hartvormig inplaats van ovaal-eirond wordt. Natuurlijk bestaan er nog wel belangrijke variaties. Zoo gelukt het soms aan een of enkele assen langere geledingen te maken, doch nooit dan nadat toch eerst enkele kortgedrongen internodia zijn ontstaan. Zulke planten bloeien meestal wat rijker, juist op die doorgeschoten takken, en hebben een onevenredig uiterlijk; de uitgroeiende stengels als ijle staken op de nestachtig gegroeide rest.

Deze, *nana* genoemde, vorm kwam in 1928 voor in de groepen 5 en rec. Uit een kruising tusschen twee zulke individuen werd weinig

AFB. 29. Groep *nana*-exemplaren. Geheel rechts een rij normale, schrale planten.

FIG. 29. Group of *nana*-plants. To the extreme right a row of poorly developed, normal plants.

zaad verkregen, dat, uitgezaaid in 1929, slecht bleek te kiemen en tenslotte een 4-tal levensvatbare planten opleverde, welke allen het *nana*-type bezaten. Deze zijn, om er zooveel mogelijk mee te kunnen kruisen, twee aan twee in kooien van kaasdoek opgesloten. De ontwikkeling hierin was ruimer dan op het vrije veld ooit wordt bereikt.

Behalve de kruisingen onderling is in 1929 een paring met een normale plant uit een niet *nana* afsplitsende familie ondernomen. De

kruisingen *nana* × *nana* hadden slechts ten deele succes, doordat incompatibiliteit optrad. (afb. 29) Als resultaat is in 1930 verkregen:

TABEL 40

kruising in 1929	no. der serie in 1930	aantal zaden	aantal planten	type
20a.4 × '2 en rec.	49 en 49a	109	95	nana
20a.2 × '1 en rec.	50 en 50a	9	5	nana

De F_1 van *nana* × normaal leverde normale forsche planten, benevens enkele *nanella*-exemplaren. Dit laatste is volmaakt bijkomstig, daar toevallig de *nana* zoowel als de voor die kruising gebruikte normale plant heterozygoot voor den *nanella*-factor zijn geweest.

Kruisingen *nana* × *nana*, in 1930 verricht, hebben zonder uitzondering geen zaad opgeleverd. Beter gelukten de terugkruisingen *nana* × F_1 (van normaal × *nana*) en reciprook, ofschoon ook niet hier alles een ongestoord verloop had. De zeer schrale bloemhoofdjes der *nana*-planten gaven steeds weinig of in 't geheel geen zaad en het weinige stuifmeel dat zij produceerden maakte daarbij, dat ook in de rijkbloemige hoofdjes der F_1-planten de zaadzetting gering bleef, terwijl daarin bovendien bij deze kruisingen vrij regelmatig een aantal mislukte schimmen van zaden voorkwamen, vrijwel alleen uit een leege zaadhuid bestaande. De uitzaai van dezen oogst gaf in 1931:

TABEL 41

kruising in 1930	no. der serie in 1931	aantal zaden	aantal planten	normaal	nana
49.9 × 51.4	52	10	2	1	1
51.4 × 49.9	52a	16	1	1	0
49.15 × 51.7	53	13	4	4	0
51.7 × 49.15	53a	22	12	11	1
51.5 × 49a.7	54	32	17	10	7
49a.13 × 51.6	55	25	15	11	4
51.6 × 49a.13	55a	18	14	13	1
49.42 × 51.7	56	3	2	2	0
51.7 × 49.42	56a	20	1	1	0
20a.1 × 51.7	57	8	8	7	1
51.5 × 20a.3	58	9	7	7	0

Deze uitkomsten zijn hoogst onregelmatig. Het percentage *nana*-planten blijft overal belangrijk beneden 50, het verwachte quantum, indien de vorm door werking van een enkelen factor mocht worden veroorzaakt. Er mag echter evenmin tot iets anders worden geconcludeerd, want vooral de slechte kieming en het voorkomen van looze zaden moeten in gedachte worden gehouden.

Tenslotte zijn in 1930 ook de F_1-planten (*nana* × normaal) onderling gekruist. Door incompatibiliteit bleven van de 5 kruisingen 3 zonder effect. Uitzaai van de rest in 1931 vertoonde de volgende verhoudingen:

TABEL 42

kruising in 1930	no. der serie in 1931	aantal zaden	aantal planten	normaal	nana
51.5 × 51.4	59	33	17	11	6
51.4 × 51.5	59a	53	25	17	8
51.7 × 51.4	60	49	26	19	7
51.4 × 51.7	60a	42	21	10	11

Voor een splitsing 3 : 1 zijn de hier verkregen aantallen *nana*-planten zonder uitzondering te groot.

Samenvattend is te zeggen:

De *nana*-vorm is een ongezond-abnormale verschijning, waaraan waarschijnlijk wel een enkele mendelende factor ten grondslag zal liggen, maar deze komt bij kruisingen niet met gewone regelmaat tot uiting.

LINDHARD (41) beschrijft een dwergklaver, die in type vrijwel met onze *nana*-vorm overeenstemt. Kruisingen, verricht met het doel een kortkronig ras te kweeken, leerden dat de vorm zich tegenover de normale plant als recessief gedroeg.

ELDERS (18) vond bij *Melilotus albus* een dwergvorm, welks verhouding tot de normale plant, op de afbeeldingen afgaande, van dezelfde orde is als bij de *nana*-varieteit van *Trifolium pratense*. Het type is bij zelfbestuiving constant en komt in de F_2 van een kruising dwerg × normaal voor 25 % voor.

WEXELSEN (66) heeft in zijn cultures planten ontmoet, door hem dwergen genoemd, die blijkens de afbeeldingen met de hier beschre-

ven *nana*-planten overeenkomen. Een vorm, door hem afzonderlijk als „stemless-plant" vermeld en gephotografeerd, is in eigen cultures telkens als variant der *nana*-vorm opgetreden.

Bij WEXELSEN traden in een kruising tusschen ingeteelde families 4 dwergen naast 39 normale planten op; in een ander geval 3 dwergen naast 23 normale individuen.

SAMENVATTING VAN DE BELANGRIJKSTE RESULTATEN

A. *Incompatibiliteit.*

1. Bij *Trifolium pratense* treedt kruisings-incompatibiliteit op. Systematische kruising tusschen telkens 8 zusterplanten uit 3 F_2-generaties, van een paar niet verwante stamouders afkomstig, hebben aangetoond, dat 2 van die F_2-generaties uit 2 intra-incompatibele en inter-compatibele groepen bestonden, terwijl voor de derde 4 dergelijke groepen moesten worden aangenomen. Bij een systematische kruising tusschen 15 zusterplanten uit een F_5-generatie, uit niet verwante stamplanten gekweekt, bleek deze weer uit 2 intra-incompatibele en inter-compatibele groepen te zijn samengesteld. Deze resultaten zijn met de theorie der incompatibiliteits-allelen, zooals die door EAST en FILZER is opgesteld, te verklaren.

B. *Zaadkleur.*

2. Er zijn planten met zuiver geelkleurig en andere met zuiver violetkleurig zaad gekweekt, die, gekruist met overeenkomstige exemplaren, een voor deze eigenschap constante nakomelingschap produceeren.
3. Het is niet gelukt een voor zaadkleur uniforme F_1-generatie te verkrijgen door kruising van „geel" × „violet".
4. De F_2-generaties van dergelijke kruisingen splitsen voor de zaadkleur gecompliceerd, waarbij alle overgangen tusschen zuiver geelzadige en zuiver violetzadige exemplaren te voorschijn komen.
5. Terugkruising van een F_1-plant met een zuiver violetzadig exemplaar levert uitsluitend zeer donkerzadige, overwegend geheel violette nakomelingen.
6. Terugkruising van een F_1-plant met een zuiver geelzadig exemplaar geeft splitsing, waarbij de lichte zaadkleuren op

den voorgrond treden. Afgaande op het aantal zuiver geelzadige individuen, dat in dergelijke groepen wordt gevormd kon in een enkel geval tot aanwezigheid van een 5-tal factoren voor violetvorming in de gebruikte F_1-plant worden geconcludeerd. (Van 68 exemplaren was 1 violetvrij; de geelzadige ouderplant was voor 1 violet-factor heterozygoot. Het aantal violetfactoren, n, der gebruikte F_1-ouderplant wordt gevonden uit: $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2^n} = \frac{1}{68}$).

7. Bij planten met niet éénkleurige zaden bestaat steeds een zekere variatiebreedte voor de kleur. De spreiding is in hoofdzaak door de genetische constitutie bepaald. Analyse van het zaad van eenzelfde plant in opeenvolgende jaren toont, dat het kleurenbeeld door omstandigheden wijziging kan ondergaan.
8. In bepaalde groepen van op geelzadigheid geselecteerde planten kon de uitwerking van een enkelen factor, V, voor violetvorming, en waarschijnlijk het effect van een versterkingsfactor, X, worden vastgesteld.
9. De tint van het geel kan van bleekgeel tot helder chromaatgeel varieeren. Waarschijnlijk worden de splitsingen door één factor, C, beheerscht.
10. De tint van het violet kan van rood- over paars- tot blauwviolet uiteenloopen. Hiervoor is één factor, R, aansprakelijk.
11. Er komt een, niet door anthocyaan veroorzaakte, kleuring voor van het uitstekende gedeelte van het zaad, waarin de radicula is geborgen. Dit „brandneus"-patroon is recessief.
12. De violette kleur zetelt in de celholte der palissadencellen van de zaadhuid. De wanden dezer cellen zijn steeds geel gekleurd, evenals dat bij de geelkleurige zaden het geval is.

C. *Bloemkleur.*

13. In witbloemige planten ontbreekt een grondfactor, G, voor anthocyaanvorming.
14. Er zijn bij de bloemkleur 2 tintreeksen te onderscheiden: 1° de paars-roode kleuren, 2° de vleeschkleurig-rose tinten. Paarsrood is dominant, doch voor den roodfactor, B, heterozygote exemplaren zijn vaak wel van de homozygote te on-

derscheiden. De roodmodificatoren beïnvloeden het vleeschkleurig-rose niet.

15. Uit enkele splitsingen is reeds de invloed van een 3-tal factoren kenbaar geworden, die allen de intensiteit van het paarsrood beïnvloeden.

D. *Chlorophylvorming.*

16. De normale groene kleur verandert in een vuil geelgroen (*chlorina*) bij afwezigheid van een factor, N.
17. Witbontheid wordt plasmatisch overgeërfd. Groene takken aan een witbonte plant geven geen witbont in de nakomelingschap.
18. Er is een factor, Q, die chlorophylvorming mogelijk maakt; qq-kiemplanten zijn wit.
19. Planten kunnen van een bepaald oogenblik af uit alle knoppen, die tot ontwikkeling komen, fijn geelbont gespikkelde bladeren te voorschijn brengen. Dit „*mozaïek*" wordt waarschijnlijk niet door erfelijke factoren veroorzaakt.

E. *Steriele meeldraden.*

20. Een factor, P, veroorzaakt steriliteit der meeldraden.

F. *De prostrata-variëteit.*

21. Er is een vorm met volmaakt plat uitgespreide stengels gekweekt. (*var. prostrata*). De richting der stengelontwikkeling wordt niet uitsluitend door één enkelen factor geregeld.

G. *Dwergvormen.*

22. Een factor, D, is noodig voor normale ontwikkeling. dd-Planten vertoonen opvallenden dwerggroei en worden nooit meer dan enkele cm. hoog. Deze *nanella*-variëteit vertoont behalve dimensie-verschillen belangrijke morphologische en anatomische afwijkingen. De karakteristieke vorm van het wortelstelsel van de *nanella*-plant gaat bij cultuur in sterielen grond goeddeels verloren.
23. Een vorm met geringen groeikracht, korte zijassen, vaak abnormale bladeren en armelijken bloei, *nana*-variëteit genoemd, treedt op. Zij is constant te kweeken, gedraagt zich recessief bij kruising met normale planten en wordt dan in de F_2-generatie waarschijnlijk volgens het monofactorieele schema, echter met onregelmatigheden, afgesplitst.

SUMMARY

A. *Incompatibility.*

1. Cross-incompatibility occurs in *Trifolium pratense.* Systematic crosses were carried on with 3 F_2-generations of a pair of not related P_1-plants. Of each generation 8 sisterplants were crossed in all possible combinations. It appeared, that two out of the three F_2-groups consisted of 2 intra-incompatible but inter-compatible groups; in the third F_2-generation 4 groups were present.

   Systematic crossing between 15 sister-plants of a F_5-generation of not related ancestors showed again 2 intra-incompatible and inter-compatible groups.

   These results can be explained by EAST and FILZER's theory.

B. *Seedcolour.*

2. Plants have been bred with pure yellow seeds as well as with pure violet ones.

   Crosses between similar plants give a constant offspring.
3. A F_1-generation with a uniform seed-colour could not be obtained by crossing yellow $\times$ violet.
4. The F_2-generations of these crosses segregate in a very complicated way as far as the seed colour is concerned; all transitions from yellow to violet occur.
5. Back-crossing of a F_1-plant with a specimen of pure violet seeds only produces plants with very dark violet coloured seeds.
6. Back-crossing of a F_1-plant with a specimen of pure yellow seeds produces a segregating offspring with light coloured seeds for the greater part. The number of plants with pure yellow seeds in those groups led in a particular case to the

suggestion of 5 factors for violet tingeing in the F_1-plant. (1 plant out of 68 was absolutely free from violet; the yellow seeded parent-plant was heterozygous for one violet-factor. (The number of violet-factors (n) in the F_1-parent-plant used is calculated from: $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2^n} = \frac{1}{68}$).

7. A certain amplitude of variation in the colour exists in plants with seeds of more than one colour. The distribution is practically controlled by the genetic constitution. Analysis of the seeds of one plant for successive years shows a variation of the colour by outer conditions.
8. The effect of a single factor, V, for violet, and very likely of a factor, X, for intensifying colour, could be shown in certain groups of plants selected on yellow seeds.
9. The shade of yellow varies from a very pale yellow to bright chromate yellow. These variations seem to be controlled by a factor, C.
10. The shade of violet changes from red to violet and purple-blue, due to a factor, R.
11. The prominent part of the seed, containing the radicula, sometimes shows a special dark colour, which is not due to anthocyanin. This „Himalayan"-pattern is recessive.
12. The violet pigment is situated in the lumen of the palissade-cells of the seed-coat. The walls of these cells are always yellow, as in the yellow seeds.

C. *Flower-colour.*

13. White flowering plants lack a factor, G, for anthocyanin production.
14. In the flowers two series of colour-shades can be distinguished 1°. the purple colours, 2° the fleshy pink colours. Purple is dominant, but plants heterozygous for the purple factor, B, may often easily be distinguished from homozygous ones. Purple modifying factors are of no effect on the pink colour.
15. From a few segregations 3 factors already appeared which effect the intensity of the purple colour.

D. *Chlorophyl-production.*

16. The normal green leaf-colour changes into a yellowish green (*chlorina*) if a factor, N, is absent.
17. The *status albomaculatus* occurred. It is inherited plasmatically. Green branches on a *albio-maculata* plant do not give any white in the offspring.
18. A factor, Q, gives rise to chlorophylproduction; qq-seedlings are white.
19. Starting from a certain moment plants are able to produce finely yellow-spotted leaves from all developing buds. This *mosaic* is very likely not caused by genetic factors.

E. *Sterile stamens.*

20. A factor, P, causes sterility in the stamens.

F. *Prostrata-variety.*

21. A variety has been cultivated with stalks lying completely flat. The position of the stalks is not controlled by one simple factor only.

G. *Dwarfs.*

22. A factor, D, is necessary for a normal development. dd Plants show a typical dwarf habit and never get higher than a few c.m. This „*nanella*" variety has many morphological and anatomical differences besides its difference in height. The characteristic shape of the root-system practically disappears if the *nanella*-plant is cultivated in sterilized soil.
23. A variety occurs, called *nana*-variety, with little growth, short branches, very often abnormal leaves and poor flowering. Constant specimen have been bred, which are recessive when crossed with normal plants. The F_2-generation segregates after the monohybrid system with irregularities.

LITERATUUR

1. BAUR, E. Einführung in die Vererbungslehre. Berlin, 1930.
2. BEATUS, R. Zur Kenntnis der Selbststerilität von *Cardamine pratensis*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. LIX, 1931.
3. BRIEGER, F. Selbststerilität und Kreuzungssterilität im Pflanzenreich und Tierreich. Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere. 21. Band. 1930.
4. BRIGL, P. Chemische Erforschung der Naturfarbstoffe. Die Wissenschaft. Sammlung von Einzeldarstellungen aus den Gebieten der Naturwissenschaft und der Technik. Band 67. 1921.
5. BRUYNING, F. F. De kleur van het rood en het wit klaverzaad. Ned. Landbouwweekblad. 1898, no. 52.
6. BUCHHOLZ, J. T. and BLAKESLEE, A. F. Pollentube behavior with reference to sterility. Memoirs of the horticultural society of New-York. 3 July 1927.
7. BUCHHOLZ, J. T. and BLAKESLEE, A. F. Pollentube growth at various temperatures. Am. journal of botany. Vol. XIV, no. 7. 1927.
8. CHALON, J. La graine des Legumineuses. Mons, 1875.
9. CORRENS, C. Vererbunsgversuche mit blass (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. I, 1909.
10. —— Selbststerilität und Individualstoffe. Festschrift der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Münster 1912.
11. —— Über einige Fälle von Buntblättrigkeit. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. LIX, 1931.
12. DARWIN, CH. Origin of species. Chap. III.
13. DYMOND, J. R. Color characteristics of red clover seed. Proc. of the twelfth and thirteenth annual meetings of the association of official seed analysts of North America. Ref. in Exp. st. record. Vol. 46, 1922.
14. EAST, E. M. and PARK, J. B. Studies on selfsterility. II. Pollentube growth. Genetics, 3, 1918.
15. EAST, E. M. and MANGELSDORF, A. J. A new interpretation of the hereditary behavior of selfsterile plants. Proc. of the national academy of sciences. Vol. 11, 1925.
16. EAST, E. M. Selfsterility. Bibliographia Genetica, V, 1929.
17. EAST, E. M. and YARNEL, S. H. Studies on selfsterility. VIII. Self-sterility allelomorphs. Genetics, 14, 1929.

18. ELDERS, A. T. A dwarfing character in sweet clover (*Melilotus albus*). Scientific agriculture. Vol. VIII. 1928.
19. ERITH, Miss A. G. White clover. A monograph.
20. FERGUS, E. N. Selfsterility in Red clover. Kentucky station. circ. 29, 1922.
21. FILZER, P. Die Selbststerilität von *Veronica syriaca*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. XLI, 1926.
22. FISCHER, M. Einige Nachträge über Pflanzenzüchtung. Fühlings. Landw. Ztg. 1903.
23. FOLSOM, J. W. Pollination of red clover by *Tetralonia* and *Melissodes* Ann. ent. soc. Amer., 15, 1922.
24. FRANCK, Dr. W. J. en WIERENGA, G. Zaden van de meest voorkomende klaverachtige gewassen. Verslagen v. landbk. onderz. der Rijkslandbouwproefstations, XXI, 1917.
25. FRANDSEN, H. N. Die Befruchtungsverhältnisse bei Gras und Klee in ihrer Beziehung zur Züchtung. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung Band V. 1917.
26. FRUWIRTH, C. Über Samenfarbe und Samenschwere in einzelnen Köpfen bei Rotklee. Die landw. Versuchsstationen, bd. 55. 1901.
27. —— Die Verteilung der Samenfarbe bei verschiedenen Herkünften von Rotklee. Arb. d. D. Landw. Ges. Heft 83, 1903.
28. —— Die Befruchtungsverhältnisse bei Rotklee und ihre Beziehungen zur Züchtung dieser Pflanze. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung IV, 1916.
29. —— Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. 1919.
30. GOETZE, G. Der augenblickliche Stand der Frage einer Rotkleebefruchtung durch die Honigbiene. Der Züchter, III, 1931.
31. GRUBER, F. Über Selbststerilität und Selbstfertilität bei *Antirrhinum*. Diss. Landw. Hochschule. Berlin 1930.
32. HAAN, H. DE. Contributions to the genetics of *Pisum*. Dissertatie Rijksuniversiteit te Groningen. 1931.
33. HABERLANDT. Ueber die Beziehungen der Färbung des Rotkleesamens zu seinen physiologischen Eigenschaften. Fühlings Landw. Ztg. 1879.
34. HARZ. Landwirtschaftliche Samenkunde.
35. IRMISCH, TH. Ueber die Anordnung der Blütenstände bei einigen Kleearten. Bot. Ztg. 1849.
36. JOST, L. Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Ztg. 1907.
37. KAJANUS, B. Über die Farben der Blüten und Samen von *Trifolium pratense*. Fühlings landw. Ztg. 1912.
38. —— Über einige vegetative Anomaliën bei *Trifolium pratense* L. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. 9, 1913.
39. KAKIZAKI, Y. Studies on the genetics and physiology of self- and cross-incompatibility in the common cabbage (*Brassica oleracea* L. *var. Capitata* L.). Japanese journal of botany. Vol. V, 1930.
40. KIRK, L. E. Selffertilisation in relation to forage crop improvement. Scientific agriculture, Vol. VIII, 1927.
41. LINDHARD, E. Der Rotklee (*Trifolium pratense* L.) bei natürlicher und künstlicher Zuchtwahl. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. VIII, 1921.

42. MAYER GMELIN, H. Eerste reeks van onderzoekingen met betrekking tot de roode klaver-veredeling. Meded. v. d. Rijks hoogere Land-, T.- en B.school, dl. VII, 1914.
43. —— Tweede reeks van onderzoekingen met betrekking tot de roode klaver-veredeling. Cultura 1916.
44. MARTINET. geciteerd in Früwirth: Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. Bd. 3. 1929, pg. 203 e. v.
45. MARTIN, J. The physiology of the pollen of *Trifolium pratense*. The botanical gazette, vol. 56.
46. —— Comparative morphology of some *leguminosae*. The botanical gazette, vol. 58.
47. MOLISCH, H. Ueber amorphes und kristallinisches Anthokyan. Bot. Ztg. LXIII, 1905.
48. MÜLLER, H. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. 1873.
49. NESZLER, H. Der Rotklee. Eine Monographie. Arch. f. Pflanzenbau. 5. Bd. 4. Heft. 1931.
50. NETOLITZKY, Dr. F. Anatomie der Angiospermen Samen. Handbuch der Pflanzenanatomie, II. Abt. 2. Teil, 1926.
51. NOBBE, Dr. F. Untersuchungen über den Quellprozess der Samen von *Trifolium pratense* und einiger anderer Schmetterlingblütler. Landw. Vers. Stat. Bd. XCIV, 1919.
52. ONSLOW, MURIEL, WHELDALE. The anthocyanin pigment of plants. Cambridge university press, 1925. Second edition.
53. PAMMEL. Anatomical characters of the seeds of *leguminosae*. Transactions of the academy of St. Louis, vol. 9, 1899.
54. PREYER, A. Über die Farbenvariationen der Samen einiger *Trifolium*-Arten. Doktordissertation, Leipzig 1899.
55. RAUN, J. Ein weiterer Versuch über die Vererbung der Samenfarbe bei Rotklee. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, Bd. VII.
56. SCHLECHT, F. Untersuchungen über die Befruchtungsverhältnisse bei Rotklee (*Trifolium pratense*). Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. Bd. VIII.
57. SCHRIBAUX, E. Journal d'agriculture pratique, 1896. tome 1.
58. SIRKS, J. M. Further data in the self- and cross-incompatibility of *Verbascum Phoeniceum*. Genetica VIII, 1926.
59. —— The genotypical problems of self- and cross-incompatibility. Memoirs of the horticultural society of New York, 3. 1927.
60. —— De verklaring der zelfsteriliteit als erfelijk verschijnsel. Landbouwkundig Tijdschrift 1927.
61. SIERP, H. Über die Beziehungen zwischen Individuengrösze. Organgrösze und Zellengrösze mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. Jahrb. f. Wissensch. Bot. Bd. 53, 1914.
62. STERN, C. Multiple Allelie. Handbuch der Vererbungswissenschaft, herausgegeben von E. BAUR und M. HARTMANN. Bd. I, 1930.
63. TAMMES, T. Genetische Studien über die Samenfarbe bei *Linum usitatissimum*. Hereditas IX, 1927.

64. TAMMES, T. *Ranunculus arvensis nanellus*. Recueil des travaux botaniques néerlandais, vol. XXVA, 1928.
65. VRIES, H. DE. Beiträge zur Physiologie landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. 1 Keimungsgeschichte des rothen Klees. Landw. Jahrb. 1877.
66. WEXELSEN, H. Segregations in red clover (*Trifolium pratense*). Hereditas XVI, 1932.
67. WESTGATE. Red clover seedproduction. Pollination studies. U. S. dep. of agriculture. Bull. 289.
68. WILHELM. Untersuchungen über den Samen des Rothklee's. Fühlings landw. Ztg. 1880.
69. WILLIAMS, R. D. Studies concerning the pollination, fertilisation, and breeding of red clover. Welsh plant breeding station. Aberystwyth, Wales, Series H, no. 4, publ. 1925.
70. WITTE, H. Observations on seed color in red clover and its inheritance. Sveriges Utsädes för Tidsk. 31 (1921) no. 6. Ref. Exp. St. rec. 1922, vol. 46, no. 7.
71. ZEYLSTRA, H. H. FZN. *Oenothera nanella de Vries*, eine krankhafte Pflanzenart. Biol. Centralbl. Bd. XXXI. 1911.
72. ZEYLSTRA, H. H. FZN. Over de oorzaken der dimorphie bij *Oenothera nanella*. Kon. akad. v. Wetenschappen. Versl. afd. Natuurk. dl. XIX, A° 1910/1911.

STELLINGEN

1. Met betrekking tot de kruisings-incompatibiliteit moet geen verschil worden gemaakt tusschen een Personaten- en een Cruciferen-type.
   (F. Brieger, Selbststerilität und Kreuzungssterilität. Berlin 1930).

2. Tusschen de incompatibiliteits-allelen bestaan qualitatieve verschillen.

3 De hoofdstengel der Cucurbitaceeën is een monopodium.
   (O. Hagerup, Die Ranken und andre vegetative Organe der Cucurbitaceen und Passifloraceen. Diss. Kopenhagen 1930).

4. Omtrent de mechanische samenstelling onzer leemgronden is te weinig bekend om de naam leem-fractie voor deeltjes van 2—20 μ te mogen invoeren.
   (Dr. D. J. Hissink, Bijdragen tot de nomenclatuur en de klassificatie van de minerale gronden in Nederland. Definitie van de begrippen klei, leem en zand. Versl. v. Landbk. onderz. der Rijkslandbouwproefst. XXX, 1925).

5. Bij bemesting met ammoniumzouten moet ammoniakvergiftiging niet uitgesloten worden geacht op gronden met slechte ventilatie en alcalische reactie.

6. Met het oog op roode-klaverzaadteelt is het van belang de variabiliteit der nectarsecretie dezer plant te leeren kennen.

7. De keuze der tarwerassen, die men in verband met de tarwewet 1930 zal verbouwen, behoeft niet in de eerste plaats door den bakaard te worden bepaald.

8. De verzadigde vetzuren worden in het dierlijk organisme langs minstens twee wegen afgebroken: namelijk door β- en door ω-oxydatie.
   (P. E. Verkade en medewerkers, Untersuchungen über den Fettstoffwechsel I. Kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. Vol. XXXV, no. 2, 1932).