DE REDUCTIEDEELING BIJ EENIGE TRITICUM-SOORTEN

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE AAN DE LANDBOUW-HOOGESCHOOL TE WAGENINGEN, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS DR. S. C. J. OLIVIER S. I., HOOGLEERAAR IN DE SCHEIKUNDE, VOOR EENE, — OVEREENKOMSTIG ART. 46, LID 4 VAN DE WET VAN 15 DECEMBER 1917 TOT REGELING VAN HET HOOGER LANDBOUW- EN HOOGER VEE-ARTSENIJKUNDIG ONDERWIJS (STAATSBLAD No. 700), — DAARTOE BENOEMDE COMMISSIE UIT DEN SENAAT, TE VERDEDIGEN OP VRIJDAG 27 JUNI 1924 DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

WILLEM DE MOL

GEBOREN TE GOUDA



'S-GRAVENHAGE

MARTINUS NIJHOFF

1924

DE REDUCTIEDEELING BIJ EENIGE TRITICUM-SOORTEN

AAN MIJNE OUDERS

Bij het voltooien van dit proefschrift dank ik allen, die tot mijn vorming hebben bijgedragen.

Hooggeleerde ABERSON, *Uw veelzijdige colleges en practica zullen bij mij steeds in dankbare herinnering blijven.*

Hooggeleerde MAYER—GMELIN, *dat Gij mij, in den zomer 1920, in de gelegenheid hebt gesteld onder Uw persoonlijke leiding werkzaam te zijn, waardeer ik ten zeerste.*

Hooggeleerde HONING, *hooggeachte promotor, de keuze van de juiste woorden is soms zeer lastig. Terecht hebt Gij mij daarop herhaalde malen gewezen bij de samenstelling van mijn proefschrift. Op dit oogenblik kan ik slechts zeggen: „Ik dank U."*

INHOUD

INLEIDING 289

EERSTE HOOFDSTUK. DE REDUCTIEDEELING 295

§ 1. *Het materiaal* 295
§ 2. *Bouw van de tarweaar* 296
§ 3. *Het tijdstip der fixatie* 296
§ 4. *De fixatie en verdere behandeling der objecten* 296
§ 5. *Het algemeen verloop van de reductiedeeling in de pollenmoedercellen* 298
§ 6. *Het algemeen verloop van de reductiedeeling in de embryozakmoedercel* 301
§ 7. *Het aantal chromosomen* 301
§ 8. *Eenige afwijkingen van de normale reductiedeeling* 302

TWEEDE HOOFDSTUK. BESPREKING VAN DE LITTERATUUR IN VERBAND MET DE VERKREGEN RESULTATEN 303

DERDE HOOFDSTUK. VERWANTSCHAP EN VERMOEDELIJKE AFSTAMMING DER TRITICUM-SOORTEN 305

§ 1. *Verwantschap* 305
§ 2. *Vermoedelijke afstamming* 309

SAMENVATTING 322

LITTERATUUR 324

INLEIDING

Over het aantal chromosomen van *Triticum vulgare Vill.* bestaat in de litteratuur verschil van meening, hetgeen uit het volgende blijkt:

GOLINSKI (1893) (24) vermeldde terloops het aantal chromosomen, door hem kernsegmenten genoemd, welke bij *Triticum vulgare* voorkomen. Hij dacht zich het tijdstip van de reductiedeeling nog vóór de beide deelingen gelegen, welke aanleiding geven tot de vorming van de pollentetrade. Uit het „Archespor" ontwikkelen zich door herhaalde deelingen, de oerpollenmoedercellen. Bij deze deelingen zag hij nooit meer dan 16 chromosomen optreden. Na 5 of 6 van dergelijke deelingen nemen de cellen een afgeronden vorm aan en de celkernen bezitten slechts 8 chromosomen en zoo zijn de eigenlijke pollenmoedercellen ontstaan, die na 2 deelingen de pollentetraden geven. Uitdrukkelijk vermeldt hij verder geen speciale aandacht aan de karyokinese van *Triticum* geschonken te hebben. De 2 afbeeldingen, welke hij geeft, om zijn opgave van 8 chromosomen te staven, zijn weinig overtuigend. Zijn onderzoek heeft dan ook uit cytologisch oogpunt bezien alleen historische waarde.

OVERTON (1893) (38) stelde het aantal chromosomen van *Triticum vulgare* vast, n.l. 8 in de „pollenmoedercellen" en 16 in de oerpollenmoedercellen. Verder knoopt hij daaraan geen beschouwingen vast en geeft geen enkele afbeelding, zoodat ook aan deze publicatie wat betreft het aantal chromosomen geen bewijskracht is toe te kennen.

M. KOERNICKE (1896) (31) onderzocht *Triticum compactum Host. var. splendens Al.* In kernen der vegetatieve cellen werd *bijna* altijd 16 chromosomen gevonden. Doch dit aantal is variabel. Zoo trof hij een-

maal in een vegetatieve kern van het antherenweefsel 24 segmenten aan. Hij komt dan tot den volgenden uitspraak:

„In dem Kern der Embryosackmutterzelle jedoch finden sich „nur 8 Kernsegmente und auch bei der Ausbildung der Spindel „bemerken wir deutlich diese Reduktion der Chromosomenzahl auf „die Hälfte.

„Auch in den Pollenmutterzellen kann man 8 Chromosomen unter„scheiden. Hier ist also ebenfalls eine Reduktion der Zahl um die Hälf„te eingetreten. Auch die nächsten Teilungsfiguren weisen 8 Kernseg„mente auf.

„Bis zur Ausbildung der einzelnen Pollenkörner habe ich die Zahl der „Chromosomen controllieren können und constant 8 gefunden."

Dat hem het tellen der chromosomen b.v. in de pollenmoedercellen niet altijd even gemakkelijk viel, moge uit zijn volgende beschouwing blijken:

„Die zur Untersuchung der einzelnen Segmente sehr vortheilhaften „dünnen Mikrotomschnitte durchteilten oft die Kernhöhlen und „manchmal auch die einzelnen Chromosomen, welche ausserdem noch „sehr spröde waren, so dass sie beim Eindringen des Mikrotommessers „öfters in kleinere Stücke zerbrachen. Hierdurch war die Ausführung „einer genauen Zählung, welche zu einer sicheren Angabe der Ge„sammtzahl hätte führen können, schwer zu bewerkstelligen. Erst „durch sorgfältige Untersuchung einer grossen Menge von Kernhöhlen „in den Pollenmutterzellen sehr vieler Präparate liess sich eine sichere „Zahl der Segmente feststellen. Und so kann ich denn mit grosser Ge„wissheit 8 Chromosomen für den Kern der Pollenmutterzelle von Tri„ticum angeben."

De figuren 56 en 57, welke aan KOERNICKE ontleend zijn, laten resp. een diakinesekern en het metaphase-stadium der dyade zien.

Dit onderzoek van KOERNICKE maakt én door de tekst én door de afbeeldingen een betrouwbaren indruk.

DUDLEY (1908) vond bij *T. vulgare* eveneens haploïd 8 chromosomen.

NAKAO (1911) (35) vond, na de reductiedeeling, 8 chromosomen bij *Triticum vulgare*. In de prae-synaptische phase kon hij duidelijk 16 prochromosomen waarnemen. In de afbeelding van een diakinese zijn, evenals in die van de metaphase van de homotype deeling 8 gemini of chromosomen te tellen. Overigens laten zijn figuren aan duidelijkheid

veel te wenschen over. Dit, gevoegd bij zijn weinig helder betoog en m.i. te dunne doorsneden, maakt voor mij het resultaat van zijn onderzoek zeer twijfelachtig.

SPILLMAN (1912) (61) geeft op als diploïd getal voor „wheat" (bedoeld wordt waarschijnlijk *Triticum vulgare*) 40 of meer chromosomen. Hoeveel waarde aan zijn opgave te hechten is moge uit het volgende citaat blijken: „This reference to chromosome numbers was made on „the basis of a statement made to me some years ago by a student, who „had made some studies on the subject."

BALLY (1912, 1919) (5 en 6) hield zich bezig met het aantal chromosomen van *Triticum dicoccoïdes* en van *T. vulgare*. Bij beiden werd haploïd 8 chromosomen gevonden.

Dat hij in de keuze van zijn figuren in alle opzichten gelukkig geweest is, kan niet gezegd worden. Zoo kan ik in de diakinesekern van *T. vulgare* (Taf. I fig. 7, 1919) even goed 9 als 8 gemini tellen. Bally zegt hiervan zelf:

„Die scheinbaren 9 Gemini von Fig. 7 werden wohl am besten so zu „erklären sein, dass das oberhalb des nucleolus gelegene Gebilde einem „einzigen umgebogenen Geminus entspricht."

Bevredigen doet deze verklaring niet.

Minder gelukkig gekozen is ook de afbeelding van een anaphase van *T. vulgare* (Taf. I Fig. 15, 1919). In de bovenste groep zijn daarbij 8 chromosomen, in de onderste 6 te tellen. In de tekst wordt daarover geen opheldering verstrekt.

SAKAMURA (1918) (41) telde het aantal chromosomen van verschillende *Triticum* soorten in worteltoppen en deed eveneens eenige tellingen in pollenmoedercellen. De reden, waarom hij het aantal voornamelijk vaststelde in de vegetatieve cellen, is gelegen in het feit, dat hij zeer slechte fixatie van de pollenmoedercellen verkreeg. De chromosomen waren n.l. zoowel in de metaphasen van de heterotype deeling, als in die van de homotype samengebald. Daarom geeft hij er de voorkeur aan voor het onderzoek vegetatieve cellen te gebruiken, hoewel hij toegeeft, dat daaraan ook zekere bezwaren verbonden zijn.

Hij onderzocht van *T. vulgare* de volgende rassen: *Martins Amber, Sapporo Weizen, Shirokawashiro, Red Geneological* en *Weisser Kolben Weizen*. Verder eenige rassen, welke hij niet nader noemt van *T. compactum, T. Spelta, T. turgidum, T. durum, T. polonicum, T. dicoccum* en *T. monococcum*. Zijn resultaten zijn de volgende:

	haploïd	diploïd
T. vulgare	21	42
T. compactum		42
T. Spelta		42
T. turgidum		28
T. durum		28
T. polonicum		28
T. dicoccum		28
T. monococcum		14

Dat dit aantal 21 (42) chromosomen geldt voor alle rassen van *T. vulgare*, wil hij nog niet beweren. Toch komt dit aantal zeer veel voor en lijkt het hem niet onmogelijk, dat het getal 8 (16) onjuist is. „Dies „ist umso wahrscheinlicher, als die bisherigen Zählungen meistens in „den unbequemen heterotypischen Kernplatten ausgeführt wurden, „und die Chromosomenzahlen von Eutriticum Vielfachen von 7 „sind."

Geen enkele afbeelding is aan de tekst toegevoegd.

Sax (1918) (42) vond 28 chromosomen bij de eerste deeling van de bevruchte eicel van *T. durum* (*var. hordeiforme* en *var. Kubanka*).

In 1921 en 1922 (43 en 44) volgt dan zijn onderzoek bij de volgende *Triticum* soorten:

SPECIES	VARIËTEIT
Triticum monococcum L.	*Hornemanni Körn.*
T. durum Desf.	*hordeiforme Körn.*
(*T. aestivum L. subsp. durum* (*Desf.*) *Thell.*)	(*Kubanka*)
T. polonicum L.	*villosum Körn.*
T. turgidum L.	*pseudo-cervinum Körn.*
(*T. aestivum L. subsp. vulgare* (*Vill.*) *Thell. var. turgidum* (*L.*) *Druce*)	(*Alaska*)
T. vulgare Vill.	*lutescens Körn.* (*Marquis*)
(*T. sativum Lam. T. aestivum L. subsp. vulgare* (*Vill*) *Thell*).	*erythrospermum Körn.* (*Preston*)
	albidum Körn. (*Amby*)
	(*Bluestem*)

T. compactum Host. (*T. aestivum L. subsp. vulgare* (*Vill.*) *Thell. var. compactum* (*Host.*) *Sacc.*)	*Humboldtii* (*Körn.* (*Wash. hybrid 143*)
T. Spelta L. (*T. aestivum L. subsp. vulgare* (*Vill.*) *Thell. var. Spelta* (*L.*) *Sacc.*)	

Hij vond de volgende chromosoomgetallen:

T. monococcum	7 haploïd.
T. dicoccum, *T. durum*, *T. turgidum*, *T. polonicum*	14 haploïd.
T. vulgare, *T. compactum*, *T. Spelta*	21 haploïd.

Van *T. dicoccum* en *T. turgidum* heeft hij het aantal niet bepaald in de pollenmoedercellen, doch bij benadering in de somatische cellen. Hij geeft zeer duidelijke afbeeldingen van heterotype kernplaten der door hem onderzochte soorten.

PERCIVAL (1921) (39)

„In the few cases in which I have been able to obtain reliable counts „the haploïdnumber is 8 in *Triticum monococcum* and 16 the diploïdnum- „ber in some forms of *T. vulgare*. Larger numbers, not possible to „count with certainty I have observed in somatic cells of other forms „of *T. vulgare*."

KIHARA (1919, 1921) (27 en 28), die soortsbastaarden van *Triticum* cytologisch onderzocht, steunde zich daarbij geheel op het onderzoek van SAKAMURA en nam de aantallen chromosomen, zooals S. die gevonden had, over. Hij bepaalde zich echter niet voornamelijk tot de vegetatieve cellen, maar betrok ook de pollenmoedercellen in het onderzoek. Voor ons onderwerp is deze publicatie in zooverre van belang, dat KIHARA bij zijn bastaardonderzoek geen verschijnselen vond in tegenspraak met de chromosomenaantallen door SAKAMURA gevonden.

NICOLAEWA (1922) (37) verrichtte tellingen in worteltoppen van de verschillende *Triticum* soorten en kwam daarbij tot de volgende resultaten:

T. monococcum	14
T. durum	28
T. turgidum	28
T. polonicum	28
T. dicoccum	28
T. vulgare	42—44
T. Spelta	44
T. compactum	50

Het onderzoek op dit gebied overziende komt men dan tot de vraag: bestaan er van de ontelbare rassen van *T. vulgare* wellicht zulke met 8 en andere met 21 chromosomen haploïd? De beantwoording van deze vraag was hoofddoel van mijn onderzoek. Bovendien werd nog eens nauwkeurig het aantal chromosomen bij eenige andere *Triticum* soorten vastgesteld.

EERSTE HOOFDSTUK

DE REDUCTIEDEELING

§ 1. *Het materiaal.* Het materiaal voor het onderzoek werd in hoofdzaak verkregen van het „Instituut voor veredeling van Landbouwgewassen te Wageningen", waar zeer vele „tarwerassen" zuiver worden voortgekweekt. Den toenmaligen directeur Prof. H. K. H. A. MAYER—GMELIN ben ik dank verschuldigd voor de wijze, waarop hij mij bij het verkrijgen van het materiaal behulpzaam was.

De Heer K. SAX te Orono stond mij welwillend eenige van de door hem onderzochte rassen af. Waar zijn resultaten met die van mijn onderzoek overeenkomen, heb ik deze Amerikaansche rassen niet nader onderzocht.

Prof. Dr. TINE TAMMES stelde mij in den nazomer 1923 in de gelegenheid materiaal van *T. dicoccoides Kcke,* te Groningen te fixeeren, waarvoor ik hier mijn dank uitspreek.

De volgende „variëteiten" werden onderzocht:

1. *T. monococcum L. var. flavescens Kcke.*
2. *T. dicoccum Schrk. var. rufum Kcke.*
3. *T. turgidum L. var. megalopolitanum Kcke.*
4. *T. durum Desf. var. leucurum Al.*
5. *T. polonicum L. var. levissimum Hall.*
6. *T. vulgare Vill. var. lutescens Al.*
7. „ „ „ „ *ferrugineum Al.*
8. „ „ „ „ *erythrospermum Kcke.* Slowaaksche landtarwe.
9. „ „ „ „ *milturum Al.*
10. „ „ „ „ *alborubrum Kcke. Geldersche risweittarwe.*
11. „ „ „ „ *albidum Al. Wilhelmina.*
12. „ „ „ „ „ „ *Imperiaal IIa.*
13. „ „ „ „ „ „ *Millioen II.*

14. *T. compactum Host var.splendens Al.*
15. „ „ „ „ *creticum Mazz.*
16. *T. Spelta L. var. Duhamelianum Mazz.*
17. *T. dicoccoides Kcke. var. Aaronsohnii Percival.*

T. compactum splendens (No. 14) was in 1920 uit Bonn betrokken door het Instituut voor veredeling van Landbouwgewassen. Dit is dezelfde „variëteit", welke M. KÖRNICKE onderzocht en waarbij hij 8 chromosomen haploïd gevonden heeft. Deze variëteit komt geheel overeen met de beschrijving en afbeelding, welke FR. KÖRNICKE (29) geeft.

BALLY vermeldt niet de variëteit, welke hij onderzocht, zoodat deze ook niet in het onderzoek opgenomen kon worden.

§ 2. *Bouw van de tarweaar.* De bloeiwijze van de tarwe is een samengestelde aar (spica composita). De algemeene aarspil bestaat uit een aantal korte internodiën waarop de aartjes (spicula) zijn ingeplant. Ieder aartje is opgebouwd uit de beide kelkkafjes (glumae) en één of meer bloemen. De bloemen zijn afwisselend geplaatst op de spil van het aartje. De bloem bestaat uit de beide kroonkafjes (paleae), de beide schubjes (lodiculae), 3 meeldraden en 1 stamper.

§ 3. *Het tijdstip der fixatie.* Teneinde het stadium van ontwikkeling te bepalen, waarin de fixatie moest plaatsvinden, werden aren van verschillenden ouderdom op het voorkomen van deelingen in de pollenmoedercellen onderzocht. Daarbij werden twee kleuringen toegepast:

1°. Methylgroen-azijnzuur.

2°. Carmijn-azijnzuur volgens BELLING (7).

Van deze twee gaf de methode BELLING de beste resultaten. Ook voor tellingen in de metaphase der heterotype deeling is deze methode, althans wat betreft de *Triticum*-soorten, uitnemend geschikt. Figuur 55 geeft een afbeelding van een heterotype kernplaat van *T. durum* volgens de methode BELLING gefixeerd en gekleurd. De tijd ontbrak mij om aan deze methode voldoende aandacht te besteden, maar de voorloopige resultaten ermede bereikt, zijn zeer bevredigend. Het bleek, dat de fixatie reeds moest plaatsvinden, wanneer de aren nog door de beschuttende bladscheeden geheel omsloten zijn. Het was mij niet mogelijk uitwendig aan een halm te zien of de aar zich al dan niet in het gewenschte ontwikkelingsstadium bevond. In de meeste gevallen zijn de juiste stadia in de pollenmoedercellen aanwezig wanneer het bovenste halmlid zich sterk begint te strekken.

§ 4. *De fixatie en verdere behandeling der objecten.* De omhullende blad-

scheeden van de aar werden verwijderd. Vervolgens werd ieder aartje afzonderlijk van de beide kelkkafjes (glumae) en de toppen van de kroonkafjes (paleae) ontdaan en daarna in de fixatievloeistof gebracht. Van de grootere aartjes werden de afzonderlijke bloemen gefixeerd. Een en ander kan na eenige oefening voldoende snel geschieden om de kans van uitdroging te voorkomen.

In den zomer 1922 werd een gedeelte van het materiaal gefixeerd in sterke Flemming; een ander gedeelte in alcohol-ijsazijn (3 : 1). De fixatie bleek onvoldoende te zijn. Een eerste vereischte was dus het vinden van een goed fixatiemiddel. Daar het gewenscht was dit te kennen, vóórdat met de fixatie in 1923 begonnen moest worden, werden eenige rassen van *T. vulgare* in een warme kas gebracht, zoodat ze ca. 1 maand eerder in bloei kwamen, dan het te velde staande gewas. Een 12-tal verschillende fixatiemiddelen werden beproefd. De recepten waren ontleend aan SIEBEN (59) en CHAMBERLAIN (15). Van deze gaf de beste resultaten een gewijzigde BOUIN-oplossing, die het eerst door SAX (1922) gebruikt werd voor de fixatie van de pollenmoedercellen van eenige *Triticum*-soorten. Het recept is te vinden in een publicatie van ALLEN (1916) (3). De samenstelling en het gebruik van deze fixatievloeistof is a.v.

Verzadigde picrinezuuroplossing	75	c.c.
Formaline	25	c.c.
IJsazijn	5	c.c.
Chroomzuurkristallen	1,5	gr.
Ureum kristallen	2	gr.

De kristallen werden pas toegevoegd op het tijdstip der fixatie n.l. eerst het chroomzuur en daarna het ureum. In een warmwaterbad werd het fixatiemiddel op een temperatuur van 35—40° C. gebracht. Telkens werd een klein gedeelte van het materiaal in de vloeistof gebracht en daarna oogenblikkelijk de waterstraalluchtpomp aangezet. Gedurende het afzuigen van de lucht werd het fixatiebuisje flink geschud. Dit veelvuldig gebruik van de waterstraalluchtpomp en het schudden was noodzakelijk, daar anders de objecten op het fixatiemiddel blijven drijven, wat nu grootendeels voorkomen werd. Het materiaal dat na deze behandeling event. nog op de vloeistof dreef, werd verwijderd. Ook na het brengen van de objecten in de fixatievloeistof, werd de temperatuur nog een half uur op 35—40° C. gehouden, waarna men tot kamertemperatuur liet afkoelen. Na 24 uur werd het materiaal verder

behandeld. Eenige minuten (vooral niet langer!) werd gespoeld met leidingwater, daarna gebracht in 15 % alcohol, vervolgens in 30 %, 50 %, en 70 %. Steeds werd er voor zorg gedragen, dat het percentage 70 % binnen een uur na het spoelen bereikt werd. Aan de 70 % alcohol werden eenige druppels verzadigde Lithiumcarbonaat-oplossing toegevoegd, die het uitwasschen van het picrinezuur bevorderden. Zoowel in 70 % als in 85 % alcohol bleven de objecten twee uur. Daarna 24 uur in 96 % alcohol en 24 uur in absoluten alcohol. Verder werden de objecten op de gebruikelijke wijze via alcohol-xylol en xylol in paraffine gesloten.

De objecten werden gesneden op een dikte van 16—18 μ. De kleuring geschiedde met Heidenhains-haematoxyline. De teekeningen werden vervaardigd met den teekenspiegel en vervolgens gecorrigeerd naar het microscopische beeld. De Heer C. J. VAN DE PEPPEL stond mij bij het persklaar maken der teekeningen ter zijde.

§ 5. *Het algemeen verloop van de reductiedeeling in de pollenmoedercellen.* In de jonge antheren sluiten de pollenmoedercellen aaneen (fig. 54); in de oudere antheren liggen zij ringvormig aaneengesloten tegen het tapetum aan. De overgang van het ruststadium der pollenmoedercel naar de eerste deelingsstadia wordt ingeleid door een samenballing van het chromatinemateriaal in de kernholte (fig. 1). Uit deze samenballing ontwikkelen zich de leptonema-draden. Het leptonemastadium vertoont een zeer ingewikkeld beeld. Het was niet doenlijk dit in een teekening voldoende duidelijk weer te geven. Hierop volgt de typische synapsis (fig. 50), bij de *Triticum*-soorten het tweede samenballingsstadium van de reductiedeeling. Aanvankelijk steken uit het synapsiskluwen nog enkelvoudige draden. Het kluwen begint zich dan los te wikkelen en nu werden in eenige gunstige gevallen dubbele draden waargenomen (fig. 4). Lang niet in alle gevallen was over het dubbele of enkele karakter der draden een beslissing te nemen. Of wellicht in sommige gevallen reeds vóór de grootste contractie van de synapsis de draden dubbel waren, was niet uit te maken. Hetzelfde geldt voor de nu volgende stadia, de zygonema-stadia. Vooral de vroege stadia hiervan kunnen allicht met het leptonema verward worden. Later wordt het dubbele karakter duidelijker. Het chromatine doet zich in verreweg de meeste gevallen voor als twee spiraalvormig om elkaar gewonden chromatinedraden. Slechts in die gevallen, waarin een paar lussen hadden los-

gelaten, was over het dubbele karakter een beslissing te nemen. Het zygonema wordt door een derde contractie gevolgd (de „second contraction") (fig. 2) gepaard gaande met een segmentatie en sterke inkorting en dikker worden der chromatinedraden [1]). Het dubbele karakter en spiraalvormig om elkaar heengeslingerd zijn der beide partners van de afzonderlijke segmenten was in vele gevallen zeer duidelijk waar te nemen. De segmenten, gemini, maken zich uit het kluwen los en de kern gaat over in de strepsinema-stadia (fig. 5). Weldra oriënteeren zich de gemini naar den kernomtrek, de inkorting gaat steeds verder (Fig. 6) en tenslotte zijn ze in de diakinese gelijkmatig over den kernwand verdeeld en kort en ineengedrongen geworden (fig. 3). De beide partners van de afzonderlijke gemini maken zich gedurende dezen overgang naar de diakinese uit de omslingering los en zoo zien wij ze in de typische diakinese niet zelden O-vormig ten opzichte van elkaar georiënteerd. Het nu volgende stadium is het vierde samenballingsstadium, waarin de gemini met den nucleolus tot een dikwijls vormlooze massa in de kernholte zijn samengebald. (fig. 22). Overgangsstadia van de diakinese naar deze vierde samenballing werden niet waargenomen, zoodat deze overgang snel schijnt plaats te vinden. Het tijdstip van het verdwijnen van den nucleolus is niet overal hetzelfde. In enkele gevallen ziet men reeds in het strepsinema-stadium, dat het adsorptievermogen van den nucleolus voor de kleurstof gering geworden is. De nucleolus heeft dan een lichtgrijze tint. Deze verminderde kleurbaarheid schijnt de inleiding te zijn tot een algeheel verdwijnen. Hoe deze verdwijning tot stand komt was niet uit te maken. Het laatste stadium, waarin nog in enkele gevallen een nucleolus te constateeren viel, was de samenballing na de diakinese. Gedurende deze vierde samenballing is het kernvolume kleiner geworden. De kernwand heeft een onregelmatigen omtrek, begint plaatselijk te verdwijnen en weldra ligt het chromosomenklompje in het protoplasma. Spoedig worden duidelijke spoeldraden waargenomen. De spoelfiguur is eerst multipolair (fig. 7), wordt later bipolair. In den bipolairen spoel maken de gemini zich uit de samenballing los en verdeelen zich aanvankelijk willekeurig door de geheele spoelfiguur (fig. 8). Pas daarna begint een oriënteering naar het aequatoriale vlak, waarmede de metaphase-stadia een aanvang nemen. Aanvankelijk liggen nog niet alle gemini in één vlak

---

[1]) Een typisch pachynema werd niet waargenomen.

(fig. 14 en 15). Enkele blijven nog achter, maar voegen zich ten slotte in het verband der andere. In deze vroege metaphase-stadia kunnen vaak uitstekend tellingen verricht worden. In het stadium van de kernplaat (fig. 31, 32 en 48), dat zeer kort schijnt te duren, liggen de gemini regelmatig ten opzichte van elkaar. Alleen in dit typische kernplaatstadium werd een oriënteering gevonden zooals GRAHAM CANNON (25) dit aangeeft (Zie fig. 31, waarbij 6 chromosomen aan den omtrek en 1 in het midden; eveneens fig. 48). Zonder uitzondering is deze rangschikking overigens niet, maar er bleek in vele gevallen een strekking in deze richting te gaan (Zie b.v. fig. 32, waarbij 9 chromosomen aan den omtrek en 5 in het midden gevonden worden; in plaats van 10 aan den omtrek en 4 in het midden zooals volgens GRAHAM CANNON te verwachten was). Het uiteengaan der afzonderlijke chromosomen, dus een vroeg anaphase-stadium, geeft fig. 24. Het normale is, dat de chromosomen eerst aan het eene einde loslaten. De vrije uiteinden der chromosomen zijn daarbij sterk ingekort, terwijl de nog verbonden einden zeer lang gerekt zijn. Dit pleit wel zeer voor een uit elkaar getrokken worden der chromosomen. Bovendien is in vele gevallen de aanhechtingsplaats der trekdraden zeer duidelijk waar te nemen. Zoodra de verbinding van de beide nog verbonden uiteinden loslaat, korten deze stukken zich snel in en op lengtedoorsnede krijgt men veelal de typische U-vorm (fig. 9). In doorsneden rechthoekig op de spoelfiguur zijn tellingen in de anaphase zeer gemakkelijk uit te voeren, dikwijls gemakkelijker nog, dan in de metaphase der heterotype deeling (fig. 33 en 37). Ook de late anaphase-stadia leenen zich uitstekend voor tellingen (fig. 11). In de telophase begint de alveolisatie (fig. 25 en 12). Aanvankelijk zijn de chromosomen nog als zoodanig te herkennen. Deze telophase gaat over in de interkinese (fig. 10), waarin het chromatine van de kern gelijkmatig aan den kernwand verdeeld is. Men krijgt in bepaalde gevallen sterk den indruk, dat het chromatinemateriaal nog in chromosoomverband ligt. Nucleoli treden bij de tarwe zeer vaak in het interkinese stadium op. Komt de interkinese dus, wat zijn oriënteering van het chromatine betreft met de diakinese overeen, ook het volgende stadium is gelijk aan dat van de diakinese n.l. een samenballing (fig. 26). Het verdwijnen van den kernwand gebeurt als bij de diakinese beschreven. Een multipolaire spoel werd bij de homotype deeling nooit waargenomen. In de bipolaire spoel gaat het chromatine uit elkaar en verdeelt zich over de spoelfiguur. (fig. 27). In de meeste gevallen kan

men dan nog niet van chromosomen spreken, daar het verdeelde chromatine materiaal nog samenhangt en grillige figuren biedt. Pas in het metaphasestadium der homotype deeling ziet men duidelijke chromosomen (fig. 28). die vele malen langer dan breed zijn, waardoor ze meer aan chromosomen der vegetatieve kernen herinneren. Het langgerekte karakter der homotype chromosomen was niet altijd even duidelijk. In sommige gevallen kon een lus in de homotype chromosomen geconstateerd worden. In het midden van de homotype kernplaat worden vaak plompe chromosomen aangetroffen. Deze verschillen echter hierin van de heterotype „chromosomen", doordat ze zeer onregelmatig van vorm zijn. Tellingen zijn in het kernplaatstadium van de homotype deeling bij benadering, niet met zekerheid, uit te voeren. De anaphase en telophase der homotype deeling alsmede de tetradenvorming vertoonen het normale beeld (fig. 29. en 30). In de tetraden (fig. 21) en jonge pollenkorrels (Fig. 17 en 19) was steeds een straalsgewijze rangschikking van het protoplasma rondom de kern vast te stellen.

§ 6. *Het algemeen verloop van de reductiedeeling in de embryozakmoedercel.* Het aantal embryozakmoedercellen, dat onderzocht werd, is gering in vergelijking met dat van de pollenmoedercellen. In hoofdtrekken komt echter het verloop van de reductiedeeling met dat van de pollenmoedercellen overeen (Zie fig. 49, 18, 20, 51 en 53).

7. *Het aantal chromosomen.* De volgende aantallen chromosomen werden geconstateerd [1]):

	haploïd aantal	aantal tellingen
1. *T. monococcum L. var. flavescens Kcke.*	7	77 (fig. 31)
2. *T. dicoccum Schrk. var. rufum Kcke.*	14	220 (fig. 32 en 33)
3. *T. turgidum L. var. megalopolitanum Kcke.*	14	86 (fig. 42)
4. *T. durum Desf. var. leucurum Al.*	14	102 (fig. 35)
5. *T. polonicum L. var. levissimum Hall.*	14	36 (fig. 36 en 37)
6. *T. vulgare Vill. var. lutescens Al.*	21	22 (fig. 34)
7. „ „ „ „ *ferrugineum Al.*	21	18
8. „ „ „ „ *erythrospermum Kcke.*	21	20
9. „ „ „ „ *milturum Al.*	21	25

[1]) Hieronder zijn alleen die tellingen begrepen, welke met volkomen zekerheid waren uit te voeren.

10. „ „ „ „ *alborubrum Kcke. Geldersche risweittarwe.*	21	44 (fig. 13)
11. *T. vulgare Vill. var. albidum Al. Wilhelmina.*	21	51 (fig. 38 en 43)
12. *T. vulgare Vill. var. albidum Al. Imperiaal IIa.*	21	74 (fig. 14 en 45)
13. *T. vulgare Vill. var. albidum Al. Millioen II.*	21	28 (fig. 44)
14. *T. compactum Host var. splendens Al.*	21	77 (fig. 41 en 46)
15. „ „ „ „ *creticum Mazz.*	21	54 (fig. 15 en 16)
16. *T. Spelta L. var. Duhamelianum Mazz*	21	54 (fig. 40 en 47)
17. *T. dicoccoïdes Kcke. var. Aaronsohnii Percival.*	7	197 (fig. 39 en 48)

8. *Eenige afwijkingen van de normale reductiedeeling.* Bij *T. dicoccum* werd geen duidelijke multipolaire spoel waargenomen. Bij *T. durum* was de homotype phragmoplast in vele gevallen sterk gereduceerd. Zelfs werden in eenige gevallen in het geheel geen spoeldraden geconstateerd. Hetzelfde geldt, hoewel in veel mindere mate, voor de heterotype spoelfiguur. De vorm der chromosomen bij de homotype deeling van *T. durum* was afwijkend, n.l. kort en ineengedrongen, veel gelijkende op dien van de gemini der heterotype deeling. Het uiteenwijken der chromosoomhelften, in de anaphase der heterotype deeling van *T. durum,* geschiedde zeer onregelmatig.

De heterotype „chromosomen" van *T. polonicum* hebben een veel onregelmatiger vorm dan dit bij de overige soorten het geval was. Tevens werd bij *T. polonicum* een embryozakmoedercel waargenomen, waarbij de beide homotype deelingen rechthoekig op elkaar stonden (fig. 52). In enkele gevallen werden reuzenpollenmoedercellen geconstateerd. Deze bevonden zich allen in hetzelfde deelingsstadium, n.l. de overgang van het strepsinema naar de diakinese. De diameter van deze reuzencellen was 3 à 4 maal die van de gewone pollenmoedercellen.

In hoeverre deze abnormale verschijnselen toevallig zijn, dan wel in zekere regelmaat optreden, zal door een nader onderzoek nog dienen te blijken.

TWEEDE HOOFDSTUK

BESPREKING VAN DE LITTERATUUR IN VERBAND MET DE VERKREGEN RESULTATEN

De onderzoekers, welke zich met de karyologie van de *Triticum*-soorten hebben bezig gehouden, geven over het algemeen weinig cytologische bijzonderheden.

GOLINSKI (24) vormde zich, zooals reeds vroeger werd opgemerkt, een verkeerd denkbeeld over het tijdstip, waarop de reductie van het aantal chromosomen plaats vindt.

Een uitgebreide beschrijving van het verloop van de reductiedeeling in de pollenmoedercellen, zoowel als in de embryozakmoedercellen, geeft M. KÖRNICKE (31). Zijn meening, dat de pollenmoedercellen tot en met de tetraden steeds aan een zijde met het tapetum verbonden zijn, kan ik niet geheel onderschrijven. Speciaal op de halve hoogte van de theca vindt men vaak pollenmoedercellen, die niet met het tapetum verbonden zijn. Nadat de chromosomen der heterotype deeling gevormd zijn, zag hij geen nucleoli meer in de cellen optreden. In de pollenkorrels komen deze pas weder te voorschijn. Zelf heb ik echter zoowel in de interkinese als in de pollentetraden nucleoli waargenomen.De waarneming van KÖRNICKE, dat gedurende het geheele deelingsproces de pollenmoedercellen op dwarsdoorsneden in een gesloten ring in de theca liggen, kan ik geheel bevestigen. Duidelijk telbare homotype kernplaten, waarvan KÖRNICKE een afbeelding (zie figuur 57) geeft, heb ik nooit waargenomen (afgezien nog van het verschil in chromosomenaantal).

NAKAO (35) beschrijft een stadium onmiddellijk voorafgaande aan het ruststadium van de kern der pollenmoedercel. In dit stadium zou de nucleus geen bepaalde structuur bezitten, doch zich alleen wat donkerder kleuren, dan het omgevende plasma. Daarbij zou één groote nucleolus optreden. Door bestudeering van deze vroege stadia in mijn

eigen preparaten, ben ik tot de overtuiging gekomen, dat NAKAO hier wel degelijk rustkernen of wel kernen met beginnende eerste contractie heeft waargenomen. In dit stadium n.l. pleegt de kern zeer energiek de kleurstof vast te houden. Speciaal te oude haematoxyline geeft kleuringen van deze kernen, die zeer moeilijk te differentieeren zijn. Een juiste aanwending van de kleurstof geeft echter wel degelijk een structuur te zien. Prochromosomen zooals NAKAO deze heeft waargenomen, heb ik nooit gevonden.

Verder zegt hij o. a.:

„In all my materials the homoötypic division occurs as usual, in „which also the number of chromosomes is easyly counted, especially „in wheat and rye, whose rich chromatin hindered the observation in „the first division".

Dat ik deze uitspraak in het geheel niet onderschrijf, blijkt uit het eerste hoofdstuk voldoende.

Onbegrijpelijk blijft, dat verschillende onderzoekers 8 chromosomen haploïd bij *T. vulgare* gevonden hebben. Dat dit een gevolg zou zijn van de onvoldoende fixatie, zooals SAX (44) dit veronderstelt, acht ik onwaarschijnlijk. In slecht gefixeerde preparaten mag dan al het juiste aantal chromosomen niet te tellen zijn, zeker is het dat men dan toch in ieder geval wel constateeren kan, dat er meer dan 8 gemini aanwezig zijn. Het getal 8 haploïd bij *T. vulgare* moet dan ook als onjuist verworpen worden.

Sax geeft op als haploïd getal voor *T. dicoccoïdes* 14. Zelf heb ik bij *T. dicoccoïdes Kcke var. Aaronsohnii Percival* 7 haploïd gevonden.

De groote verdienste, voor de eerste maal het juiste aantal chromosomen bij *T. vulgare* (evenals bij de overige *Triticum*-soorten) te hebben vastgesteld, komt SAKAMURA toe.

SAX is de eerste geweest, die in de pollenmoedercellen van de verschillende *Triticum*-soorten (uitgezonderd *T. dicoccum* en *T. turgidum*) de juiste aantallen telde.

DERDE HOOFDSTUK

VERWANTSCHAP EN VERMOEDELIJKE AFSTAMMING DER TRITICUM-SOORTEN

§ 1. *Verwantschap.* Oudere onderzoekers, zooals M. H. VILMORIN (70), BEYERINCK (8 en 9) en FR. KÖRNICKE (29),waren ervan overtuigd, dat *T. monococcum L.* een afzonderlijke plaats innam. Waar zij op grond van soortskruisingen, dus langs experimenteelen weg, tot deze meening waren gekomen, moet aan hun opvattingen grootere waarde worden toegekend, dan aan de meening van de talrijke systematici, welke volgens morphologische kenmerken, de *Triticum*-soorten hebben ingedeeld. VILMORIN beschouwde *T. durum* en *T. polonicum* als twee zeer na verwante soorten, evenals *T. amyleum Sér* (*T. dicoccum Schrank*) en *T. Spelta L.* Alle tarwesoorten, uitgezonderd *T. monococcum* behoorden, volgens hem, tot één en dezelfde „espèce".

„Je suis donc plus que jamais disposé à regarder comme juste l'opi-„nion qui consiste à ne voir que des formes diverses d'une même es-„pèce dans toutes les races de froments cultivés à l'exception des „en-„grains".

Toch onderscheidde hij binnen deze eene „espèce" nog twee groepen, waarvan de eerste *T. durum* en *T. turgidum* bevatte en de tweede *T. vulgare* en *T. Spelta.*

FR. KÖRNICKE onderscheidde 3 „Arten" n.l.

1. *Triticum vulgare Vill.*
2. *Triticum polonicum L.*
3. *Triticum monococcum L.*

waarvan hij de eerste twee samenvatte en de derde afzonderlijk stelde.

T. vulgare Vill. (in ruimeren zin) werd door hem a. v. onderverdeeld:

A. Aarspil taai. Korrels los door het kaf omsloten (Nacktweizen).

1. *T. vulgare Vill* (in engeren zin).

2. *T. compactum Host.*
3. *T. turgidum L.*
4. *T. durum Desf.*

B. Aarspil bros. Korrels vast door het kaf omsloten. (Spelzweizen).

5. *T. Spelta L.*
6. *T. dicoccum Schrk.*

Dat hij aan de onder *A.* en *B.* genoemde kenmerken geen groote waarde toekende, moge uit het volgende blijken:

„Die Zähigkeit und Unzerbrechlichkeit der Spindel und die beim „Drusch eingeschlossene Körner bilden keineswegs scharfe Grenzen."

Zoo was dus reeds ca. 1885 waarschijnlijk geworden:

1°-dat *T. monococcum* een afzonderlijke plaats innam.

2°-dat het kenmerk: aarspil al of niet taai; korrels al of niet los door het kaf omsloten, niet die belangrijke plaats innam, als verschillende systematici wel meenden.

Wat wij in deze opvattingen nog missen, is de scherpe onderscheiding in drie groepen, welke het nieuwere onderzoek eerst duidelijk aan het licht heeft gebracht. Langs verschillende wegen is men tot in hoofdzaak gelijk resultaat gekomen:

A. CHROMOSOMENAANTAL.

Op grond van het aantal chromosomen vallen de verbouwde Triticumsoorten in drie groepen uiteen.

I. MONOCOCCUMGROEP met haploïd 7 chromosomen (Einkornreihe).

a. T. monococcum L.

II. DICOCCUMGROEP met haploïd 14 chromosomen (Emmerreihe).

b. T. dicoccum Schrk.
c. T. turgidum L.
d. T. durum Desf.
e. T. polonicum L.

III. SPELTAGROEP met haploïd 21 chromosomen (Dinkelreihe).

f. T. Spelta L.
g. T. vulgare Vill.
h. T. compactum Host.

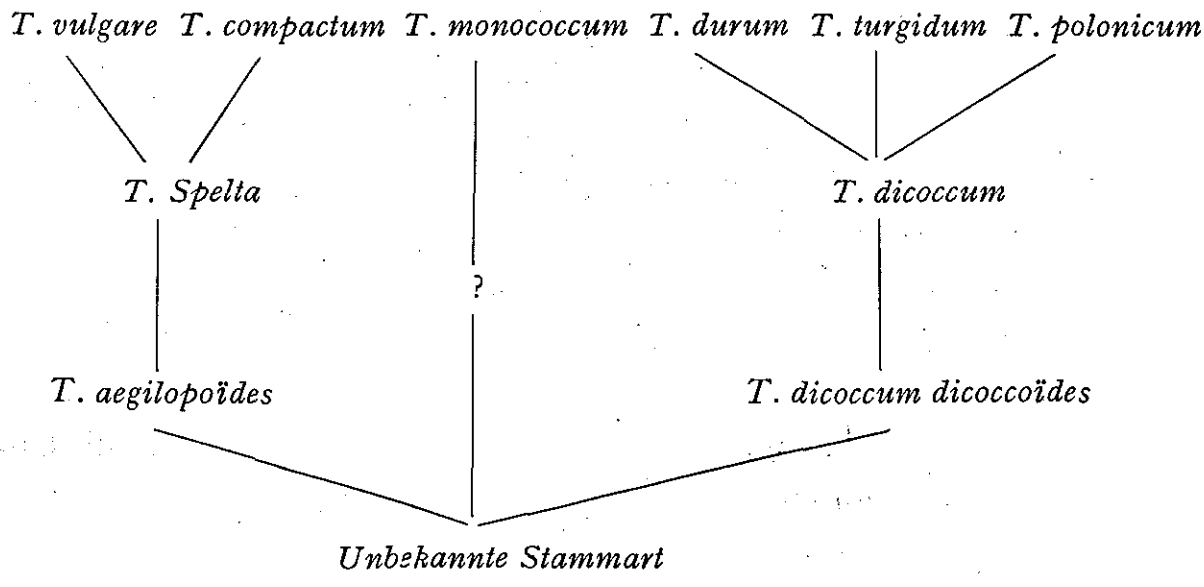
B. SEROLOGISCHE METHODE.

ZADE (80) ging serologisch de verwantschap der *Triticum*-soorten na. *T. monococcum L.* nam weer een afzonderlijke plaats in. De overige soorten vielen in twee groepen uiteen:

I. *a. T. dicoccum Schrk.*

b. T. turgidum L.
c. T. durum Desf.
d. T. polonicum L.
II. *a. T. Spelta L.*
b. T. vulgare Vill.
c. T. compactum Host.

Hij geeft den volgenden stamboom:



C. METHODE DER „SEXUEELE AFFINITEIT" (NAEGELI).

VON TSCHERMAK (67 en 68) verrichtte tal van soortskruisingen binnen het geslacht *Triticum*. De mate van fertiliteit, welke bij verschillende soortskruisingen optrad, was een maatstaf ter beoordeeling van de verwantschap. VILMORIN en BEYERINCK zijn voorloopers op dit gebied geweest.

VON TSCHERMAK dacht zich de verwantschap en afstamming a. v.:

Stammarten: Spelzweizen	Einkornreihe *T. aegilopoïdes*	Emmerreihe *T. dicoccoïdes*	Dinkelreihe *T. Spelta (Wildform) unbekannt*
Kulturformen: Spelzweizen	↓ *T. monococcum*	↓ *T. dicoccum*	↓ *T. Spelta*
Kulturformen: Nackttypen		↓ *T. turgidum* | ↓ *T. polonicum* → ↓ *T. durum*	↓ *T. vulgare* | ↓ *T. compactum*

D. METHODE „VAVILOV".

VAVILOV (69) ging de verschillen in vatbaarheid van de *Triticum*-soorten na voor bepaalde ziekten, n.l. voor *Puccinia triticana Eriks*, en voor *Erysiphe graminis D. C.* Zijn resultaten zijn de volgende:

I. In relation to *Puccinia triticana Eriks.*

SUSCEPTIBLE	RESISTANT
T. vulgare Vill.	*T. durum Desf.*
T. compactum Host.	*T. polonicum L.*
T. Spelta L.	*T. turgidum L.*

PERFECTLY IMMUNE

T. monococcum L.

T. dicoccum Schrk. has both susceptible and immune races.

II. In relation to *Erysiphe graminis D. C.*

SUSCEPTIBLE	RESISTANT
T. vulgare Vill.	*T. durum Desf.*
T. compactum Host.	*T. polonicum L.*
T. Spelta L. (a little less than the preceding ones)	*T. turgidum L.*
	T. monococcum L.

T. dicoccum Schrk. has both susceptible and immune races.

De waarde van deze verschillende methoden ter beoordeeling der verwantschap is niet dezelfde. Het aantal chromosomen heeft op zichzelf voor het vraagstuk de waarde van een morphologisch kenmerk. Op grond hiervan te besluiten tot een verwantschap van soorten met gelijk chromosomenaantal is niet toelaatbaar. Terecht zegt TÄCKHOLM (65):

„Noch weiss man zu wenig über die Konstanz der Chromosomen-
„zahlen innerhalb der systematischen Einheiten, über die Bedingun-
„gen für eine Veränderung der Chromosomenzahl, und in wie weit eine
„solche Veränderung auf die äusseren Merkmale einwirkt, als dass man
„umgekehrt die Chromosomenzahlen direct als systematische Indica-
„toren verwenden könnte."

Wat de methode der sexueele affiniteit betreft, ook deze heeft slechts betrekkelijke waarde, kan slechts aanwijzingen geven in een bepaalde richting. Zoo geven, zoowel *Triticum monococcum L.* als *Secale cereale L.* gekruist met *T. vulgare Vill.* steriele F_1 bastaarden; zij gedragen zich dus, wat betreft de sexueele affiniteit ten opzichte van *T. vulgare*, gelijk. De methode VAVILOV laat ons op sommige punten nog in twijfel en wel over de plaatsing van *T. monococcum L.* en *T. dicoccum Schrk.*

Ten opzichte van *Puccinia triticana Eriks*, bleek *T. monococcum* de eenigste soort te zijn, die volkomen immuun was. Dit wijst dus weer op de afzonderlijke plaats, welke deze in het systeem inneemt. Wat betreft *Erysiphe graminis D. C.* staat *T. monococcum* niet zoo op zichzelf. Zoowel wat betreft *Puccinia triticana Eriks*, als wat *Erysiphe graminis D. C.* aangaat, bleek *T. dicoccum* vatbare en onvatbare vormen te bezitten, zoodat onbeslist moet blijven, waar *T. dicoccum* ondergebracht dient te worden.

De meeste waarde is dan ook ongetwijfeld toe te kennen aan de serologische methode van ZADE met behulp waarvan een fijnere onderscheiding mogelijk is dan met de overige methoden.

In den nieuweren tijd heeft SCHULZ (46—57) zich meer speciaal bezig gehouden met het vraagstuk van de verwantschap en afstamming der granen. Hij komt op grond van verschillende overwegingen tot het opstellen van den volgenden stamboom voor de *Triticum* soorten:

	Stammart	Kulturformengruppen		
		Spelzweizen	Nacktweizen	
			normal	missbildet
Einkornreihe	*Triticum aegilopoïdes*	*Triticum monococcum*	wohl nicht gezüchtet	wohl nicht gezüchtet
Emmerreihe	*Triticum dicoccoïdes*	*Triticum dicoccum*	*Trit. durum* → *Trit. turgidum* →	*T. polonicum* nicht bekannt
Dinkelreihe	nicht bekannt	*Triticum Spelta*	*Trit. compactum* *Trit. vulgare* *Trit. comp.* × *Trit. vulg.* = *T. capitatum*	nicht bekannt

Hij onderscheidt als afzonderlijke soort *T. capitatum* (*Squarehead* of *dikkoptarwe*) en vat deze op als constant geworden bastaarden van *T. vulgare* × *T. compactum*. Deze meening van SCHULZ staat op zichzelf.

Alles bij elkaar genomen heeft de verwantschap, zooals deze door de groepenindeeling wordt weergegeven, een hooge mate van waarschijnlijkheid. Elke systematische indeeling van de verbouwde *Triticum*-soorten dient dan ook deze groepenindeeling als uitgangspunt te kiezen.

§ 2. *Vermoedelijke afstamming.* Het vraagstuk van de afstamming van onze cultuurgewassen, zoowel als dat van onze huisdieren, heeft al heel wat pennen in beweging gebracht. Te verwonderen is dit niet, omdat dit

vraagstuk ten nauwste verbonden is met dat van de cultuurgeschiedenis van den mensch. De tarwe is een der oudste cultuurgewassen en over de afstamming ervan is dan ook reeds veel geschreven.

LINK (1821) (32) komt na verschillende beschouwingen tot de volgende slotconclusie wat betreft de afstamming van *T. sativum*: „Waarschijnlijk is het, dat ze in Azië wild voorkwam en men mag „zijnen bijval aan zoodanig berigt schenken, in voor zooverre het zich „door meer andere bijkomende gronden onderschraagd ziet. Mij komt „het voor, als moest men den geboortegrond der tarwe in de nabijheid „van dien der Spelt zoeken."

DUREAU DE LA MALLE (1826) (17) zegt over de afstamming der tarwesoorten:

„Je sens que dans la question que je traite je ne pourrai apporter „qu'une certaine somme de probabilités, car la preuve évidente con„sisterait à mettre sous les yeux un individu de chaque espèce dont „l'état sauvage serait bien constaté."

En verder:

„C'est dans la Palestine que l'agriculture a commencé; on y a d'a„bord trouvé le blé, l'orge, puis la vigne."

Wat zij slechts vermoedden, werd spoedig bewaarheid. In 1854 werd voor het eerst in Azië een wilde *Triticum*-soort ontdekt, die met de cultuurtarwe belangrijke punten van overeenkomst had. Deze wilde *Triticum*-soort was *T. aegilopoïdes Link.* In 1889 deed KÖRNICKE een mededeeling over een andere wilde *Triticum* n.l. *T. vulgare Vill. var. dicoccoïdes Kcke,* in Palestina verzameld.

DE CANDOLLE (1883) (14) nam een diphyletische afstamming der *Triticum*-soorten aan, zich daarbij steunende op de volgende opvatting van de verwantschap:

I. FROMENT ET FORMES OU ESPÈCES VOISINES.
   1. *T. vulgare Vill.*
   2. *T. turgidum L.*
   3. *T. durum Desf.*
   4. *T. polonicum L.*

II. *Epéautre et formes ou espèces voisines.*
   1. *T. Spelta L.*
   2. *T. amyleum Sér.*
   3. *T. monococcum L.*

De scheiding in deze 2 groepen dacht hij zich reeds vóór het in cul-

tuur nemen tot stand gekomen. Toch twijfelt hij er aan of de onder II genoemde soorten inderdaad wel bij elkaar hooren, waarin dus opgesloten ligt, dat hij ook nog met de mogelijkheid rekening hield, dat deze soorten uit de tweede groep uit verschillende stamvormen hun oorsprong genomen zouden kunnen hebben.

BEYERINCK (1884) nam eveneens een diphyletische afstamming in het geslacht *Triticum* aan. Zijn standpunt week echter af van dat van DE CANDOLLE. Hij zegt:

„Die eine Stammart würde der *Triticum monococcum* sein (oder eine „andere mit dieser Art nahe verwandte wilde Form, wie einige solche „Formen in der Levant gefunden werden), die zweite Stammart wäre „unbekannt und hätte durch Zuchtwahl die sechs anderen Weizenar„ten erzeugt nämlich *T. dicoccum, T. Spelta, T. turgidum, T. durum, „T. polonicum* en *T. vulgare.*"

In 1886 weliswaar komt hij op deze meening terug en voelt weer meer voor een monophyletische afstamming. BEYERINCK was de eerste, die in zijn beschouwingen rekening hield met het vinden van een wilden vorm n.l. van *T. aegilopoïdes Link.*

Deze valt uiteen in *T. aegilopoïdes boeoticum Percival,* de Europeesche vorm sinds 1883 bekend en *T. aegilopoïdes Thaoudar Percival,* een Aziatische vorm sinds 1854 bekend. *T. aegilopoïdes* staat, wat morphologische kenmerken betreft, zeer dicht bij *T. monococcum* en werd en wordt dan ook algemeen als de stamvorm hiervan beschouwd.

ZADE neemt (op grond van welke overwegingen is niet duidelijk) een mogelijke verwantschap aan tusschen *T. aegilopoïdes* en *T. Spelta* (Zie stamboom). Dit is dezelfde meening als HAUSSKNECHT was toegedaan en waarop door ASCHERSON en GRAEBNER (4) reeds afdoende kritiek werd uitgeoefend.

SCHULZ noemt als stamvorm van de gewone *T. monococcum : T. aegilopoïdes boeoticum Perc.*; als stamvorm van *T. monococcum L. flavescens Kcke.* (*engrain double*): *T. aegilopoïdes Thaoudar.* In de cultuur schijnen de wilde vormen meer en meer op de gekweekte te gaan gelijken. SCHULZ zegt hierover:

„Durch planmäszige Kultur kann ohne Zweifel in einigen Jahrzehn„ten aus *T. aegilopoïdes boeoticum* das gewöhnliche Einkorn gezüchtet „werden".

Dit zal dan zoo opgevat dienen te worden, dat uit het wilde materiaal bepaalde lijnen geïsoleerd kunnen worden, die identiek zijn met

de gekweekte *T. monococcum*. Hiermede zou een positief bewijs geleverd zijn voor de afstamming van *T. monococcum* uit *T. aegilopoïdes*, zooals deze nog thans in het wild wordt aangetroffen. Gewenscht ware het, dat nog eens nauwkeurig werd nagegaan of uit *T. aegilopoïdes* de gekweekte *T. monococcum* te isoleeren is. De inzameling van *T. aegilopoïdes* dient dan te geschieden op een plaats, waar spontane kruising met *T. monococcum* is uitgesloten.

Dat *T. aegilopoïdes* verwant is met *T. monococcum* wordt bevestigd door de methode van de sexueele affiniteit. Kruisingen tusschen *T. aegilopoïdes* en *T. dicoccum* zijn het eerst met resultaat verricht door BEYERINCK. Aan PERCIVAL gelukte de kruising *T. dicoccum farrum* × *T. aegilopoïdes Larionowi Percival*. In beide gevallen waren de bastaarden steriel in overeenstemming met datgene wat bij *T. monococcum* wordt waargenomen.

VON TSCHERMAK beschikte niet over *T. aegilopoïdes*. Noodig zal het zijn, wat betreft de sexueele affiniteit, eveneens het gedrag na te gaan van *T. aegilopoïdes* ten opzichte van de overige tarwesoorten.

T. aegilopoïdes is nog niet aan de methode VAVILOV getoetst. Het aantal chromosomen is nog onbekend.

T. dicoccoïdes Kcke is het eerst bekend geworden uit een korte mededeeling van KÖRNICKE (30) in 1889. Hij had een herbariumexemplaar in Weenen gevonden in 1873, hetwelk in 1855 door KOTSCHY in Palestina was verzameld. KOTSCHY schijnt het voor een vorm van *Hordeum spontaneum* gehouden te hebben.

In 1906 werd *T. dicoccoïdes* opnieuw in wilden staat in Palestina aangetroffen door A. AARONSOHN (1, 2, 57 en 58). Sindsdien zijn ons verschillende vindplaatsen bekend geworden o. a. uit Perzië, waar STRAUSZ de eerste exemplaren verzamelde.

Al spoedig bleek, dat uit het zaad, dat AARONSOHN uit Palestina stuurde, zeer verschillende typen te voorschijn kwamen. Aanvankelijk werd deze vormenrijkdom toegeschreven aan de zeer verschillende uitwendige omstandigheden waaronder *T. dicoccoïdes* in het wild voorkwam, maar dit alleen was niet voldoende ter verklaring, zoodat het vermoeden rees, dat een gedeelte dezer typen hun ontstaan te danken hadden aan spontane kruising. De kans hierop is in Palestina veel grooter dan in de gematigde luchtstreken, wat ook blijkt uit het veelvuldig vinden van spontane bastaarden tusschen *cultuurtarwe* en *T. dicoccoïdes*, waar deze laatste dicht bij tarweakkers wordt aangetroffen

[AARONSOHN (1 en 2), COOK (16), J. DE VILMORIN (76)]. Vooral talrijk waren de typen, die in morphologische kenmerken instonden tusschen *T. aegilopoïdes* en *T. dicoccoïdes*. Deze beiden worden zeer veel naast elkaar in Palestina aangetroffen. Zoo vermeldt AARONSOHN:

„Besonders zahlreich waren die Formen einerseits des *T. dicoccoïdes*, „dessen Hüllspelzen einen gut ausgebildeten Seitenzahn aufweisen, „wodurch sie morphologisch dem *Triticum monococcum* nahekom- „men, anderseits des *Triticum aegilopoïdes*, bei denen der Seitenzahn „der Klappe so auffallend kurz ist wie KÖRNICKE ihn früher bei *T.* „*monococcum* nie gesehen hatte. Ich hatte sogar wegen dieser For- „men Kontroversen mit KÖRNICKE. Schon auf einigen meiner Etiket- „ten von 1906 hatte er meine Bestimmungen von *T. dicoccoïdes* in *T.* „*aegilopoïdes* verbessert und vice versa".

AARONSOHN wijst er dan op, dat kruisingen uit zullen moeten maken of deze intermediaire typen werkelijk hun ontstaan te danken hebben aan spontane kruising.

SCHULZ kwam na onderzoek van heel veel materiaal tot de conclusie, dat van de vormen, die AARONSOHN tot *T. dicoccoïdes* rekende, er talrijke waren, die hun ontstaan te danken hadden aan de kruising *T. aegilopoïdes Thaoudar* × *T. dicoccoïdes*. De Syrische *T. dicoccoïdes* va- riëert volgens hem in cultuur zeer weinig.

Wat uit een en ander wel blijkt is, dat de onderscheiding van *T. dicoccoïdes* en *T. aegilopoïdes* lang niet altijd gemakkelijk is.

KÖRNICKE (1885) was aanvankelijk geneigd alle tarwesoorten (uitgezonderd *T. monococcum*) terug te voeren op één stamvorm. In 1889, sprekende over zijn vondst van *T. dicoccoïdes*, beschouwde hij deze als den stamvorm van *T. dicoccum*. Hij geloofde, dat er nog meer wilde vormen bestonden o. a. één, die als stamvorm van *T. Spelta* beschouwd zou kunnen worden. Deze meening van KÖRNICKE, dat de gekweekte *Triticum*-soorten uit drie verschillende stamvormen zouden zijn voortgekomen, is door ASCHERSON en GRAEBNER overgenomen.

Toch werd deze meening lang niet algemeen, mede ook doordat de veronderstelling van KÖRNICKE gegrondvest was op het ééne herbariumexemplaar in Weenen gevonden. Treffend is b.v., dat een onderzoeker als SOLMS—LAUBACH (60), sprekende over dewildest amvormen van de verbouwde *Triticum*-soorten, nog in 1899 schrijft:

„Es ist schon oben erwähnt worden, dass von ihnen allein mit Sicher- „heit nur Trit. monococcum im wilden Zustand bekannt ist. Von allen

„übrigenArten ist es wohl unzweifelhaft,dass von ihrer Spontaneïtät in „irgend einem Gebied, dessen Flora bekannt ist, gar nicht die Rede sein „kann."

Pas na de wederontdekking in 1906 werd aan de vondst van KÖRNICKE grootere waarde toegekend. Men ging nu zelfs veelal verder dan hijzelf en beschouwde *T. dicoccoïdes* als den stamvorm van alle tarwesoorten (uitgezonderd *T. monococcum*). Het nieuwere onderzoek heeft KÖRNICKE wel in het gelijk gesteld! Zoo wordt thans *T. dicoccoïdes* algemeen in verband gebracht met de *dicoccum*groep en meer speciaal met *T. dicoccum*.

SCHULZ onderscheidt bij *T. dicoccoïdes* twee vormen, n.l.

1—*T. dicoccoïdes forma Kotschyana.*

2—*T. dicoccoïdes forma Strausziana.*

Hij twijfelt er niet aan of *T. dicoccoïdes* is de stamvorm van *T. dicoccum*. Waarschijnlijk acht hij, dat van de Syrische en Perzische vormen van *T. dicoccoïdes* (en waarschijnlijk nog van andere nog niet gevonden of uitgestorven typen) verschillende vormen van *T. dicoccum* afstammen.

VON TSCHERMAK vond, dat wat betreft de sexueele affiniteit *T. dicoccoïdes* op één lijn te stellen was met *T. dicoccum* (Zie stamboom). Hij heeft echter *T. aegilopoïdes* niet in het onderzoek betrokken. Uit hetgeen AARONSOHN, SCHULZ e.a. mededeelen moet men echter de conclusie trekken, dat *T. aegilopoïdes* gekruist met *T. dicoccoïdes* wèl fertiele bastaarden geeft in tegenstelling met *T. dicoccum*, welke met *T. aegilopoïdes* gekruist steeds steriele bastaarden oplevert. (BEYERINCK, PERCIVAL). Merkwaardigerwijs schijnen er tusschen de beide wilde *Triticum*-soorten nog geen kruisingen verricht te zijn.

ZADE toonde serologisch de verwantschap van *T. dicoccoïdes* met de *dicoccum*groep aan.

VAVILOV deelt mede, dat *T. dicoccoïdes* wat betreft vatbaarheid voor ziekten, zich gedraagt als *T. dicoccum*.

Wat het chromosomenaantal aangaat, vermeldt SAX (45) 14 als haploïd getal. Zelf heb ik echter 7 haploïd gevonden. Een nader onderzoek van verschillende vormen is dus gewenscht. Op grond van een en ander is wel komen vast te staan, dat *T. dicoccoïdes* ten nauwste verwant is met de *dicoccum*groep en wel het meest met *T. dicoccum*. Maar, dat *T. dicoccoïdes* de stamvorm is van *T. dicoccum* is niet even zeker. De mogelijkheid bestaat, dat *T. dicoccoïdes* zelf zich uit den

eigenlijken stamvorm gedifferentieerd heeft; een stamvorm waaruit eveneens de leden van de *dicoccum*groep zijn voortgekomen.

Hoe hebben wij ons nu echter de afstamming van de overige leden van de *dicoccum*groep te denken, n.l: van *T. turgidum, T. durum* en *T. polonicum,* de „Nacktweizen" uit de dicoccumgroep? *T. durum* en *T. polonicum* zijn twee zeer naverwante soorten. De meeste onderzoekers zijn dan ook de meening toegedaan, dat *T. polonicum* uit *T. durum* is voortgekomen (VILMORIN, KÖRNICKE, SCHULZ, PERCIVAL). De grenzen tusschen *T. durum* en *T. turgidum* zijn lastig te trekken, waar KÖRNICKE reeds op wees.

„Namentlich habe ich viele Sorten, die mir in dem einen Jahre mehr „zu *T. turgidum,* im anderen mehr zu *T. durum* zu gehören scheinen".

SCHULZ (48) laat deze beide soorten afstammen van uitgestorven *T. dicoccum* vormen, dus van een cultuurtarwe, voornamelijk omdat deze reeds in één kenmerk van de wilde *T. dicoccoïdes* verschilt, n.l. het loslaten van de leden der aarspil na wrijving van de rijpe aar. Bij *T. dicoccoïdes* vallen deze bij rijpheid vanzelf uiteen. Men kan zich echter ook indenken, dat *T. durum* en *T. turgidum* rechtstreeks uit de wilde vormen ontstaan zijn. Er is geen enkel bewijs voor, dat dit noodzakelijk via een cultuurvorm gebeurd moet zijn. Wellicht hebben ook beide mogelijkheden zich in den loop der phylogenetische ontwikkeling verwezenlijkt. Waar de experimenteele methoden ons bij beantwoording van deze vragen in den steek laten, valt hierover niets met voldoende zekerheid te zeggen.

De meeste moeilijkheden brengt ons de vermoedelijke afstamming van de *Spelta*-groep. Geen enkele wilde *Triticum*-soort is bekend, die met de afstamming van deze groep in verband gebracht kan worden.

Op grond van de vondst van FABRE in het midden der vorige eeuw, ontwikkelde zich de meening, dat *T. vulgare* uit *Aegilops ovata* zou kunnen ontstaan. Hoewel spoedig werd aangetoond, dat deze vermoedelijke *Aegilops*-afstamming op een verkeerde interpretatie van de waargenomen verschijnselen berustte (zie overzicht *Triticum-Aegilops* litteratuur bij SOLMS-LAUBACH 1899), bleef men toch in het laatst van de vorige eeuw de afstamming van de tarwe in verband brengen met het geslacht *Aegilops*. Ook FR. KÖRNICKE heeft hieraan een tijd lang geloofd. Zoo vermeldt hij in 1885, dat de vermoedelijke stamvorm van de *Triticum*-soorten (uitgezonderd *T. monococcum*) een vorm is, die tot het geslacht *Aegilops* behoort. *T. Spelta* zou dan het dichtst bij dezen

wilden stamvorm staan, daar *T. Spelta* bepaalde kenmerken heeft, die sterk aan eenige *Aegilops*-soorten herinneren. Echter toen reeds neigde KÖRNICKE er toe over in *T. dicoccum* een gecultiveerden vorm te zien, die het dichtst bij den wilden stamvorm zou staan. In 1885 was KÖRNICKE dus nog overtuigd van een diphyletische afstamming der tarwesoorten. Na de wederontdekking van *T. dicoccoïdes* in 1906 raakte de *Aegilops*-afstamming op den achtergrond. Van de baan is deze opvatting overigens nooit geweest. Dit blijkt o.a. uit de publicatie van STAPF (62) in 1909 en van PH. L. DE VILMORIN (75) in 1911.

In een nieuwen vorm wordt de *Aegilops*-afstamming van de *Spelta*-groep gepropageerd door PERCIVAL (39). Hij vat de leden dezer groep op als constant geworden bastaarden van:

T. dicoccoïdes
(*T. dicoccum*)
(*T. durum*) } × *Aegilops cylindrica* en *Aegilops ovata*.

„Investigation of the morphological features of practically all known „forms of *Triticum vulgare* has convinced me that there is not, nor has „there ever been a prototype of the *Breat Whead* series. The characters „of *T. vulgare* and its allies appear to me those of a vast hybrid race, „initiated long ago by the crossing of wheats of the Emmer series with „species of *Aegilops*, and that *Triticum Spelta* is a segregate of this „hybrid."

Wat betreft de verscheidenheid van vormen in de *dicoccum*groep, kan hij zich indenken, dat deze ontstaan is door kruising van mutanten voortgekomen uit hetzelfde specifieke prototype. De buitengewone gecompliceerdheid en het eindeloos aantal variëteiten en intermediaire vormen van het „vulgare race" kunnen alleen bevredigend verklaard worden door een hybriden oorsprong aan te nemen uit twee of meer verschillende species.

„Any interpretation of the origin of the *vulgare* race, and with it the „rest of the *Bread Wheat* series must account for the racial characters „mentioned below which differentiate *Triticum vulgare* from the Emmer series:

1. The presence of a single line of long hairs on the summit of the longitudinal ridges of the young leaf blades, with shorter ones or none at all on the sides of the ridges.
2. Thin walled hollow culms.
3. The exceptionnally tough, non disarticulating rachis.

4. The rounded back and absence of keel on the lower part of the empty glume of a large proportion of the race.

5. The comparatively short awns of the fully bearded ears, „and the occurrence of beardless and semi bearded races."

Volgens PERCIVAL bezitten de vermoedelijke prototypen van de *dicoccum*-groep geen van de bovengenoemde eigenschappen; alle worden echter aangetroffen in *Aegilops ovata* en *Aegilops cylindrica*. Hij twijfelt er niet aan of beide hebben aan den opbouw van de „vulgare races" medegewerkt. Zelf voelt hij als bezwaar van zijn theorie, dat de beide soorten *Aegilops*, gekruist met leden van de *dicoccum*-groep, steriele bastaarden geven. Hij oppert echter de veronderstelling, dat de spontane bastaarden tusschen de wilde *Aegilops*-soorten, en de „emer"-prototypen meer fertiel zijn onder hun natuurlijke klimaatsomstandigheden. Hij beschouwt *T. Spelta* als het meest verwant met den *Aegilops cylindrica*-ouder.

Overtuigend kan men de bewijsvoering van PERCIVAL niet noemen. Alle kenmerken, welke hij noemt (uitgezonderd misschien het eerste), waardoor de *Spelta*groep zou verschillen van de veronderstelde prototypen van de *dicoccum*groep, zijn van kwantitatieven aard. Bovendien worden deze eigenschappen in meerdere of mindere mate gevonden bij de cultuurvormen van de *dicoccum*groep. Op grond van één en ander te besluiten tot een hybriden-oorsprong uit twee verschillende, wel is waar na verwante geslachten, lijkt dan ook gewaagd. Trouwens de typische *vulgare* kenmerken kunnen optreden na onderlinge kruising van de leden der *dicoccum*groep, waar M. H. DE VILMORIN (70) reeds op wees.

Het serologisch onderzoek van ZADE, waarin hij ook *Aegilops ovata* betrok, gaf dan ook geen nauwere verwantschap tusschen *Aegilops ovata* en de *Spelta*groep, dan tusschen *Aegilops ovata* en de *dicoccum*-groep.

VAVILOV heeft *Aegilops* niet in het onderzoek opgenomen. Volgens een voorloopige mededeeling van PERCIVAL (40) is het aantal chromosomen 14 haploïd bij eenige *Aegilops*-soorten. (Zie ook SAX 45). Zonder aanname van bepaalde hypothesen is het getal 21 haploïd bij de *vulgare*groep, met behulp van de veronderstelling van PERCIVAL, dus niet te verklaren.

Alles bij elkaar genomen is de *Aegilops*-afstamming van de *Spelta*-groep in geenen deele waarschijnlijker geworden.

Van andere theorieën over de afstamming van de *Spelta*groep, wil ik

die van SCHULZ noemen. Het valt niet te ontkennen, dat deze het meest logisch aansluit bij de opvattingen over de afstamming van de beide andere groepen. SCHULZ is ervan overtuigd, dat de wilde stamvorm van *T. Spelta* nog leeft en meent deze te moeten zoeken in het Euphraat-Tigris gebied. Deze zou dan op dezelfde wijze van *T. Spelta* verschillen als *T. aegilopoïdes* van *T. monococcum* en *T. dicoccoïdes* van *T. dicoccum*. De beide „Nackttypen" van de *Spelta*groep hebben zeer veel punten van overeenkomst. SCHULZ laat deze, in overeenstemming met de „Nackttypen" van de *dicoccum*groep, afstammen van gecultiveerde „Spelztypen" uit de *Spelta*groep, om dezelfde redenen als bij de dicoccumgroep vermeld werd. Voor deze aanname gelden eveneens dezelfde bezwaren. Alle „Nackttypen" samengevat (zoowel van de *dicoccum*groep als van de *Spelta*groep) zegt hij:

„Allerdings kommen als Stammformen der Nacktweizen nicht heute „existierende sondern ausgestorbene Spelzweizenformen im Frage."

Ten slotte dient de vraag onder de oogen te worden gezien welke beteekenis voor de afstamming te hechten is aan het feit, dat de chromosomenaantallen van de *Triticum*-soorten veelvouden van een bepaald grondgetal (in dit geval 7) bedragen. Dit verschijnsel wordt gewoonlijk polyploïdie genoemd en talrijke gevallen zijn ons reeds bekend (Zie 66). Bij de *Triticum*-soorten hebben wij dan diploide, tetraploïde en hexaploïde vormen, gerekend naar het aantal chromosomen, welke in de somatische cellen worden aangetroffen.

Algemeen neemt men tegenwoordig aan, dat de vormen met hooger chromosoomgetal zich uit die met lager ontwikkeld hebben. Deze meening is gegrond op de waarneming, dat somtijds in het experiment eveneens een chromosoomvermeerdering tot stand komt. Het bekende voorbeeld is dat van *Oenothera Lamarckiana gigas*, een mutant, die in de cultures van DE VRIES voor het eerst optrad. Deze heeft ten opzichte van den uitgangsvorm *Oenothera Lamarckiana* het dubbele aantal chromosomen n.l. 28 diploïd; is dus tetraploïd. Hoe deze verdubbeling tot stand is gekomen weet men nog niet. DE VRIES, STOMPS (63) ERNST (19) en anderen zijn de meening toegedaan, dat de verdubbeling in de geslachtscellen der *Oenothera Lamarckiana* heeft plaatsgevonden. GATES (21, 22 en 23) daarentegen blijft zijn meening handhaven, dat het het meest waarschijnlijk te achten is, dat de verdubbeling heeft plaatsgevonden in het bevruchte ei, of wel in een vroeg embryonaal

stadium. Door een abnormaal verloop van een somatische celdeeling zou dan een *gigas*cel gevormd zijn, waaruit de *gigas*-vorm is voortgekomen. Ook apogame ontwikkeling van een tetraploïd ei heeft hij (1913) als mogelijkheid geopperd. Voor geen der beide meeningen is een bewijs geleverd. Experimenteel dient dan ook getracht te worden het vraagstuk tot een oplossing te brengen. GATES zegt:

„It should be possible to test this hypothesis by subjecting plants in „which tetraploïd mutations occur to a sudden drop in temperature at „about the time when the first division of the fertilised egg is taking „place."

Maar nog op andere manieren kan men zich een verdubbeling van het aantal chromosomen tot stand gekomen denken, n.l. door transversale doorsnoering der individueele chromosomen, een mogelijkheid waar STRASZBURGER (64) reeds op wees en welke FARMER en DIGBY (20) in *Primula Kewensis* hebben getracht waarschijnlijk te maken.

HEILBORN (26) acht het daartegenover onwaarschijnlijk, dat gelijktijdig alle chromosomen een transversale doorsnoering ondergaan, zoodat hij het met de opvatting van FARMER en DIGBY in het geheel niet eens is. Eerder is volgens hem te verwachten, dat afzonderlijke chromosomen transversaal uiteenvallen.

Een verdere mogelijkheid is dispermatische bevruchting. Een geval hiervan is door NEMEC (36) in *Gagea lutea* waargenomen. Dispermatische bevruchting van een haploïd ei geeft triploïde vormen, van een diploïd ei zou tetraploïde kunnen geven. Dat de kans zeer gering is, dat op deze wijze tetraploïde vormen tot stand gekomen zijn, spreekt wel vanzelf.

Ook door kruising kunnen bastaarden resulteeren met hooger aantal chromosomen. Sommige onderzoekers zooals ERNST (19) en WINGE (79) gaan zelfs zoover alle gevallen van polyploïdie terug te voeren op kruising van vormen met verschillend chromosomenaantal. WINGE denkt zich daarbij, dat de beide chromosoomstellen een geringe affiniteit tot elkaar hebben, waardoor paring achterwege blijft. Zoo ontstaan vormen met hoogere chromosoomgetallen. Dat zich hierbij nog andere mogelijkheden openen heeft BREMER (13) in hooge mate waarschijnlijk gemaakt bij bastaarden van *Saccharum officinarum* × *Saccharum spontaneum*. Deze bezitten resp. 40 en 56 chromosomen. Bij de bastaardindividuen waren dus in de somatische cellen 96 (40 + 56) chromosomen te verwachten. In werkelijkheid vond hij bij de reductiedeeling 68

gemini, wat dus zou wijzen op een diploïd aantal van 136 (40 + 56 + 40). Hij denkt zich nu, dat in de zygote, door overlangsche splitsing van de *S. officinarum*-chromosomen, het hoogere aantal tot stand is gekomen.

En daarmede is volstrekt niet het aantal mogelijkheden uitgeput. Leerzaam is in dit opzicht de publicatie van BLAKESLEE, BELLING en FARNHAM (12), die er op wijzen hoe op verschillende manieren tetraploïdie in *Datura* tot stand kan komen.

Wat uit één en ander wel blijkt, is, dat men het over de wijze van ontstaan van de polyploïdie nog geheel oneens is. Wel lijkt het waarschijnlijk, dat op verschillende manieren deze tot stand kan komen en dus mogelijk ook in den loop der phylogenie tot stand gekomen is. Hoe de verdubbeling zich uit in de eigenschappen der planten, is ook nog een punt, waar veel over geschreven is, maar waar nog zeer weinig eensgezindheid over heerscht. Schijnen vele eigenschappen bij *Oenothera Lamarckiana gigas* van kwantitatieven aard te zijn, BLAKESLEE (11 en 12) heeft ons in *Datura* met een gigasvorm bekend gemaakt, die kwalitatief zeer verschilt van den uitgangsvorm.

De gevallen van polyploïdie bij *Oenothera, Primula* en *Datura* zijn toevallig in het experiment ontstaan. Anders is het met die gevallen, waarbij men kunstmatig de polyploïdie tot stand heeft gebracht. Aan deze experimenten moet groote waarde worden toegekend. Ik wijs hier op de onderzoekingen van EL. en EM. MARCHAL, WINKLER (77) en W. E. DE MOL (34). Hoe veel belovend hun resultaten ook zijn, toch laten zich daaruit nog geen algemeene conclusies trekken.

Zoo lijkt de tijd nog niet gekomen om nu reeds gissingen te uiten omtrent de wijze van ontstaan der polyploïdie, zooals deze in de natuur wordt aangetroffen, in casu bij de *Triticum*-soorten. Toch is het begrijpelijk, dat men reeds nu een parallel trekt tusschen dezen vorm van polyploïdie en die welke in het experiment, hetzij doelbewust teweeggebracht, hetzij toevallig ontstaan is. Want dat verdubbeling en vermeerdering van het aantal chromosomen in den loop der phylogenie een bepaalden rol vervuld heeft en nog thans vervult, lijkt toch op grond van het feitenmateriaal, dat ons thans ter beschikking staat, in hooge mate waarschijnlijk. De experimenteele cytologie dient echter te bepalen, welke de omvang en beteekenis van dezen factor in het evolutieproces kan geweest zijn.

Zoo is het dan ook in zekere mate waarschijnlijk, dat alle *Triticum-*

soorten zich uit één oer-stamvorm ontwikkeld hebben, die 7 chromosomen haploïd bevatte. Door verdubbeling, op welke wijze dan ook, kunnen hieruit tetraploïdevormen ontstaan zijn. Dat deze verdubbeling slechts eens in den loop der phylogenie tot stand gekomen zou zijn, is niet aannemelijk. Zoo behoeven alle tetraploïde *Triticum*-soorten volstrekt niet hun oorsprong te nemen uit één en denzelfden stamvorm. Over het ontstaan der hexaploïde *Triticum*-soorten valt ook heel weinig te zeggen. GATES (23) geeft als hypothese, dat de hexaploïdie in *Triticum* tot stand gekomen zou zijn door spontane kruising van een diploïde en tetraploïde *Triticum*-soort. Daaruit resulteerde een triploïde vorm. Door een lengtesplitsing van de individueele chromosomen zou dan uit de triploïde vorm een hexaploïde ontstaan zijn. De bastaarden tusschen diploïde en tetraploïde *Triticum*-soorten zijn evenwel steriel. Men zou zich echter kunnen voorstellen, dat zulke kruisingen tusschenbeiden wel fertiel waren en dan zou hieruit door verdubbeling een hexaploïde vorm ontstaan zijn.

GATES wil ook voor dit geval den experimenteelen kant op. Ongetwijfeld is dan ook van de experimenteele cytologie een oplossing van deze in vele punten nog zoo duistere vraagstukken te verwachten.

SAMENVATTING

Het verloop van de reductiedeeling werd nagegaan en het aantal chromosomen vastgesteld bij de volgende Triticum soorten:

	haploïd aantal
1. T. monococcum L. var. flavescens Kcke.	7
2. T. dicoccum Schrk. var. rufum Kcke	14
3. T. turgidum L. var. megalopolitanum Kcke.	14
4. T. durum Desf. var. leucurum Al.	14
5. T. polonicum L. var. levissimum Hall.	14
6. T. vulgare Vill. var. lutescens Al.	21
7. „ „ „ „ ferrugineum Al.	21
8. „ „ „ „ erythrospermum Kcke	21
9. „ „ „ „ milturum Al.	21
10. „ „ „ „ alborubrum Kcke. Geldersche risweit	21
11. „ „ „ „ albidum Al. Wilhelmina	21
12. „ „ „ „ „ „ Imperiaal II*a*	21
13. „ „ „ „ „ „ Millioen II	21
14. T. compactum Host var. splendens Al.	21
15. T. compactum Host var. creticum Mazz.	21
16. T. Spelta L. var. Duhamelianum Mazz.	21
17. T. dicoccoïdes Kcke. var. Aaronsohnii	7

Bij alle genoemde soorten waren in den loop van de tetradendeelingen 5 samenballingsstadia vast te stellen.

1°. De eerste samenballing van het chromatine in de kern vindt plaats bij den overgang van het ruststadium naar de eerste deelingsstadia.

2°. De tweede is de typische synapsis.

3°. De derde samenballing gaat gepaard met een segmentatie van den chromatinedraad. („second contraction").

4'. De vierde samenballing is de samenballing na de diakinese.

5°. De vijfde samenballing is die na de interkinese.

Gewezen werd op de wandstandige verdeeling van het chromatinemateriaal in de interkinese, waarmede deze met de diakinese overeenkomt. Evenals de diakinese gevolgd wordt door een samenballing geschiedt dit ook bij de interkinese.

In de pollentetrade en jonge pollenkorrels was steeds een straalsgewijze rangschikking van het protoplasma rondom de kern te constateeren.

De indeeling van het geslacht *Triticum*, op grond van de aantallen chromosomen, komt in hoofdzaak overeen met de indeelingen volgens morphologische kenmerken, de sexueele affiniteit, de serologische methode en de methode „VAVILOV''. Het door mij onderzochte ras van *T. dicoccoïdes Kcke. var. Aaronsohnii Percival* vormt echter een uitzondering.

LITTERATUUR

1. Aaronsohn, A., 1909. Über die in Palästina und Syriën wildwachsend aufgefundenen Getreidearten. Verhandlungen der k. k. Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien Bd. 59.
2. Aaronsohn, A., 1909. Contribution à l'histoire des céréales. Le blé, l'orge et le seigle à l'état sauvage. Bulletin de la Société Botanique de France 56.
3. Allen, E., 1916. Studies on cell division in the albino rat. The Anatomical Record vol. 10.
4. Ascherson, P. und Graebner, P., 1898—1902. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora II^{ter} Band I^{ster} Abt. Leipzig. Engelmann.
5. Bally, W., 1912. Chromosomenzahlen bei Triticum und Aegilopsarten. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft Bd. XXX.
6. Bally, W., 1919. Die Godronsche Bastarde zwischen Aegilops- und Triticumarten. Zeitschrift für Ind. Abst. u. Vererbungslehre Bd. XX.
7. Belling, J., 1921. On counting Chromosomes in the Pollen-Mother-Cells. The American Naturalist.
8. Beyerinck, M. W., 1884. Ueber den Weizenbastard Triticum monococcum ♀ × Triticum dicoccum ♂. Nederlandsch Kruidkundig Archief. Serie 2. deel 4, 2de stuk.
9. Beyerinck, M. W., 1886. Ueber die Bastarde zwischen Triticum monococcum und Triticum dicoccum. Nederlandsch Kruidkundig Archief. Serie 2. Deel 4 . 4de stuk.
10. Blakeslee, A. F., 1922. Variations in Datura due to changes in chromosome number. The American Naturalist 56.
11. Blakeslee, A. F., 1921. Types of mutations and their possible significance in evolution. The American Naturalist 55.
12. Blakeslee, A. F., Belling, J. en Farnham, M. E., 1923. Inheritance in tetraploïd Daturas. The Bot. Gaz. LXXVI.
13. Bremer, G., 1921. Een cytologisch onderzoek aan eenige soorten en soortsbastaarden van het geslacht Saccharum. Diss. Wageningen.
14. Candolle, A. de, 1883. Origine des plantes cultivées. Paris.
15. Chamberlain, C. J., 1920. Methods in Plant Histology. Third Edition. Chicago.
16. Cook, O. F., 1913. Wild Wheat in Palestina. U. S. D. of Agriculture Bureau of Plant Industry. Bulletin No. 274.
17. Dureau de la Malle, 1826. Recherches sur l'Histoire ancienne, l'origine et la Patrie des céréales, et nommément du blé et de l'orge. Annales des sciences naturelles.

18. ERNST, A., 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena. Gustav Fischer.
19. ERNST, A., 1922. Chromosomenzahl und Rassenbildung. Vierteljahrschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich. Jahrg. 67.
20. FARMER, J. B. and DIGBY, L., 1914. On dimensions of chromosomes considered in relations to phylogeny. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B. vol. 205.
21. GATES, R. R., 1909. The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas de Vries. Archiv für Zellforschung Bd. III.
22. GATES, R. R., 1913. Tetraploïd mutants and chromosome mechanisms. Biologisches Centralblatt Bd. 33.
23. GATES, R. R., 1924. *Polyploidy. The Britisch Journal of experimental Biology* vol. I.
24. GOLINSKI, ST. J., 1893. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androeceums und des Gynaeceums der Gräser. Botanisches Centralblatt Bd. 55.
25. GRAHAM CANNON, H., 1923. On the nature of the centrosomal force. Journal of Genetics vol. XIII.
26. HEILBORN, O., 1924. Chromosomenumbers and dimensions, species formation and phylogeny in the genus Carex. Hereditas V.
27. KIHARA, H., 1919. Ueber cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. I. und II The Botanical Magazine published by the Tokyo Botanical Society Vol. XXXIII.
28. KIHARA, H., 1921. Ueber cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. III The Bot. Mag. of Tokyo Vol. XXXV.
29. KÖRNICKE, FR., 1885. Die Arten und Varietäten des Getreides.
30. KÖRNICKE, Fr. 1889. Ueber die wilden Stammformen unserer Kulturweizen. Sitzungsberichte der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur und Heilkunde in Bonn.
31. KÖRNICKE, M., 1896. Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von Triticum, mit besonderer Berücksichtigung der Kerntheilungen. Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Preussischen Rheinlande, Westfalens und des Reg. Bezirks Osnabrück. Jahrgang 53.
32. LINK, H. F., 1821. De vóór-wereld en de oudheid door de natuurkunde opgehelderd. Afdeeling V: De geboortegrond van getemde dieren en verbouwde planten. Vrij vertaald door Dr. A. Moll, Amsterdam.
33. MOL, W. E. DE, 1921. Over het voorkomen van heteroploïde variëteiten van Hyacinthus orientalis L. in de Hollandsche culturen. Genetica 1921.
34. MOL, W. E. DE, 1923. Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance. Genetica V.
35. NAKAO, M., 1911. Cytological Studies on the nuclear division of the pollen mother-cells of some cereals and their hybrids. The journal of the college of agriculture Tohoku Imperial University Sapporo Japan, vol. IV.
36. NEMEC, B., 1912. Ueber die Befruchtung bei Gagea III. Bulletin Int. de l'Acad. de Science de Bohème Bd. 17.
37. NICOLAEWA, 1922. *Zur Cytologie der Triticumarten.* Verhandlungen des

Kongresses für Pflanzenzüchtung in Saratow. 1920. Autoreferat in Zeitschrift Ind. Abst. und Vererbungslehre Bd. 29.

38. Overton, E., 1893. Ueber die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich Jahrgang 38.
39. Percival, J., 1921. The wheat plant. London, Duckworth & Co.
40. Percival, J., 1923. Chromosome Numbers in Aegilops. Nature 16 Juni, 1923.
41. Sakamura, T., 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwantschaftsverhältnisse der Triticum-Arten.
The Botanical Magazine published by the Tokyo Botanical Society, vol. 32
42. Sax, K., 1918. The behavior of the chromosomes in fertilisation. Genetics vol. 3.
43. Sax, K., 1921. Chromosome relationships in wheat. Science N. S. vol. 54.
44. Sax, K., 1922. Sterility in wheat hybrids II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. Genetics vol. 7.
45. Sax, K., 1923. The relation between chromosome number, morphological characters and rust resistance in segregates of partially sterile wheat hybrids Genetics vol 8.
46. Schulz, A., 1921. Die Abstammung des Einkorns Triticum monococcum L. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle a. d. S.
47. Schulz, A., 1912. Triticum aegilopoïdes Thaoudar × Triticum dicoccoïdes. Mitt. Naturf. Ges. Halle a. d. S. Bd. 2. No. 3.
48. Schulz, A., 1913. Die Geschichte der kultivierten Getreide I. Halle a. d. S. Neberts Verlag.
49. Schulz, A., 1914. Ueber mittelalterliche Getreidereste aus Deutschland. Ber. d.d. bot. Ges. XXXII.
50. Schulz, A., 1915. Ueber einen neuen Fund von hallstattzeitlichen Kulturpflanzen und Unkräuterresten in Mitteldeutschland. Ber. d.d. bot. Ges. XXXIII.
51. Schulz, A., 1915. Ueber eine Emmerform aus Persiën und einige andere Emmerformen. Ber. d.d. bot. Ges. XXXIII.
52. Schulz, A., 1916. Ueber den Nacktweizen der alten Aegypter. Ber. d.d. bot. Ges. XXXIV.
53. Schulz, A., 1916. Der Emmer des alten Aegyptens. Ber. d.d. bot. Ges. XXXIV.
54. Schulz, A., 1916. Die Getreide der alten Aegypter. Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle a. d. S. N. F. No. 5.
55. Schulz, A., 1917. Ueber praehistorische Reste des Einkorns (Triticum monococcum) und des Spelzes aus S. Deutschland. Ber. d.d. bot. Ges. XXXV.
56. Schulz, A., 1918. Beiträge zur Kenntniss der Geschichte der Spelzweizen im Altertum. Abh. Naturf. Ges. Halle a. d. S. N. F. no. 6.
57. Schweinfurth, G., 1908. Ueber die von A. Aaronsohn ausgeführten Nachforschungen nach dem wilden Emmer (Triticum dicoccoïdes Kcke.) Ber. d.d. bot. Ges. XXVI.
58. Schweinfurth, G., 1906. Die Entdeckung des wilden Uhrweizens in Palästina. Anales du service des Antiquités de l'Egypte. Tome VII.
59. Sieben, H., 1920 Einführung in die botanische Mikrotechnik. Zweite Auflage. Gustaf Fischer Jena.

60. SOLMS—LAUBACH, H. ZU. 1899. Weizen und Tulpe und deren Geschichte.
61. SPILLMAN, W. J., 1912. Chromosomes in wheat and rye. Science N. S. vol. 35.
62. STAPF, O., 1909. The history of the Wheats. Report of the seventy-ninth meeting of the British Association for the Advancement of Science, Winnipeg.
63. STOMPS, Th., J., 1912. Die Entstehung von Oenothera gigas. Ber. d.d. bot. Ges XXX.
64. STRASSBURGER, E., 1910. Chromosomenzahl. Flora 100.
65. TÄCKHOLM, G., 1923. Zytologische Studiën über die Gattung Rosa. Meddelanden från Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Trådgard Bergielund.
66. TISCHLER, G.. 1922 Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handbuch der Pflanzenanatomie K. Linsbauer. Borntraeger Berlin.
67. TSCHERMAK, E. VON, 1913. Ueber seltene Getreidebastarde. Beiträge zur Pflanzenzucht Heft 3.
68. TSCHERMAK, E. VON, 1914. Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Fragen in der Getreide-Gruppe. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung Bd. II.
69. VAVILOV, N. I., 1914. Immunity to fungous diseases as a physiological test in genetics and systematics, exemplified in cereals. Journal of Genetics vol. IV.
70. VILMORIN, M. H., 1880. Note sur un croisement entre deux espèces de blé. Bulletin de la Société Botanique de France.
71. VILMORIN, M. H., 1880. Essais de croisement entre blés différents. Bull. Soc. Bot. de France.
72. VILMORIN, M. H., 1883. Expériences de croisement entre des blés différents. Bull. Soc. Bot. de France.
73. VILMORIN, M. H. DE. 1888. Expériences de croisement entre des blés différents. Bull. Soc. Bot. de France.
74. VILMORIN ANDRIEUX & Co. 1880. Les meilleurs blés.
75. VILMORIN, PH. DE. 1913. Sur des hybrides anciens de Triticum et d'Aegilops. Comptes rendus et Rapports IV Conférence Internationale de Génétique. Paris.
76. VILMORIN, JACQUES DE. 1921. Formes diverses, sorties du blé sauvage de Palestine (*Triticum dicoccoïdes Körnicke*). Rapports présenté au Congrès de Rouen de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences.
77. WINKLER, H., 1916. Ueber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit Abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschrift für Botanik VIII.
78. WINKLER, H., 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen-und Tierreiche. Jena. Gustav Fischer.
79. WINGE, Ö., 1916. The Chromosomes, their numbers and general importance. Comptes rendus des travaux du laboratoire de Carlsberg vol. 13.
80. ZADE, A., 1914. Serologische Studien an Leguminosen und Gramineen. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung. Bd. II.
81. ZADE, A., 1922. Die Sortenunterscheidung mit Hilfe des biologischen Eiweiszdifferenzierungsverfahren. Beiträge zur Pflanzenzucht Heft 5.

FIG. 1—21
Onderste instelling zwart. Middeninstelling donkergrijs.
Bovenste instelling lichtgrijs

1. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz. 1020 ×
Eerste contractie van het chromatine in de kern.
2. *T. dicoccum Schrk.* var. rufum Kcke. 1020 ×
Overgang van de derde samenballing („second contraction") naar het strepsinema.
3. *T. dicoccum Schrk.* var. rufum Kcke. 1020 ×
Diakinese.
4. *T. dicoccum Schrk.* var. rufum Kcke. 1020 ×
Overgang van de synapsis naar het zygonema. Dubbele draden reeds duidelijk waar te nemen.
5. *T. dicoccum Schrk.* var. rufum Kcke. 1020 ×
Strepsinema.
6. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz. 1020 ×
Overgang van het strepsinema naar de diakinees.
7. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz. 1020 ×
Multipolaire spoel.
8. *T. dicoccum Schrk.* var. rufum Kcke. 1020 ×
Verspreiding der gemini door de bipolaire spoel na de samenballing na de diakinese.
9. *T. dicoccum Schrk.* var. rufum Kcke. 1020 ×
Anaphase der heterotype deeling op den kant gezien. In het midden zijn nog 2 verbonden chromosomen waar te nemen.
10. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz. 1020 ×
Typische interkinese. Verdeeling van het chromatine langs den kernwand. Nucleoli aanwezig. Bepaalde chromosoomverbanden nog waarneembaar.
11. *T. durum Desf.* var. leucurum Al. 1020 ×
Late anaphase-groep uit één der polen gezien.
12. *T. compactum Host* var. creticum Mazz. 1020 ×
Telophase der heterotype deeling. Beginnende alveolisatie.
13. *T. vulgare Vill.* var. alborubrum Kcke. — Geldersche risweit. 1020 ×
Anaphase der heterotype deeling van uit één der polen gezien. (iets scheef ten opzichte van de optische as).
14. *T. vulgare Vill.* var. albidum Imperiaal II*a*. 1020 ×
Metaphase der heterotype deeling kort voor het eigenlijke kernplaatstadium.
15. *T. compactum Host* var. creticum. 1020 ×
Stadium van de metaphase der heterotype deeling kort voor het typische kernplaatstadium. — Eenige chromosomen blijven nog achter.
16. *T. compactum Host* var. creticum. 1020 ×
Anaphase-groep der heterotype deeling van uit een der polen gezien.
17. *T. vulgare Vill.* var. albidum Al. Imperiaal II*a*. 1020 ×
Jonge pollenkorrel. Straalsgewijze rangschikking van het protoplasma rondom de kern.
18. *T. vulgare Vill.* var. alborubrum Kcke. Geldersche risweit. 740 ×
Embryozakmoedercel. Diakinese.
19. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz. 1020 ×
Twee zoojuist uiteen gevallen pollenkorrels. Straalsgewijze rangschikking van het protoplasma rondom de kern.
20. *T. vulgare Vill.* var. alborubrum Kcke Geldersche risweit. 740 ×
Embryozakmoedercel in interkinese. Chromatine aan den kernwand verdeeld.
21. *T. vulgare Vill.* erythrospermum Kcke. Slowaaksche landtarwe. 1020 ×
Pollentetrade. Straalsgewijze rangschikking van het protoplasma rondom de kern. Nucleoli aanwezig.

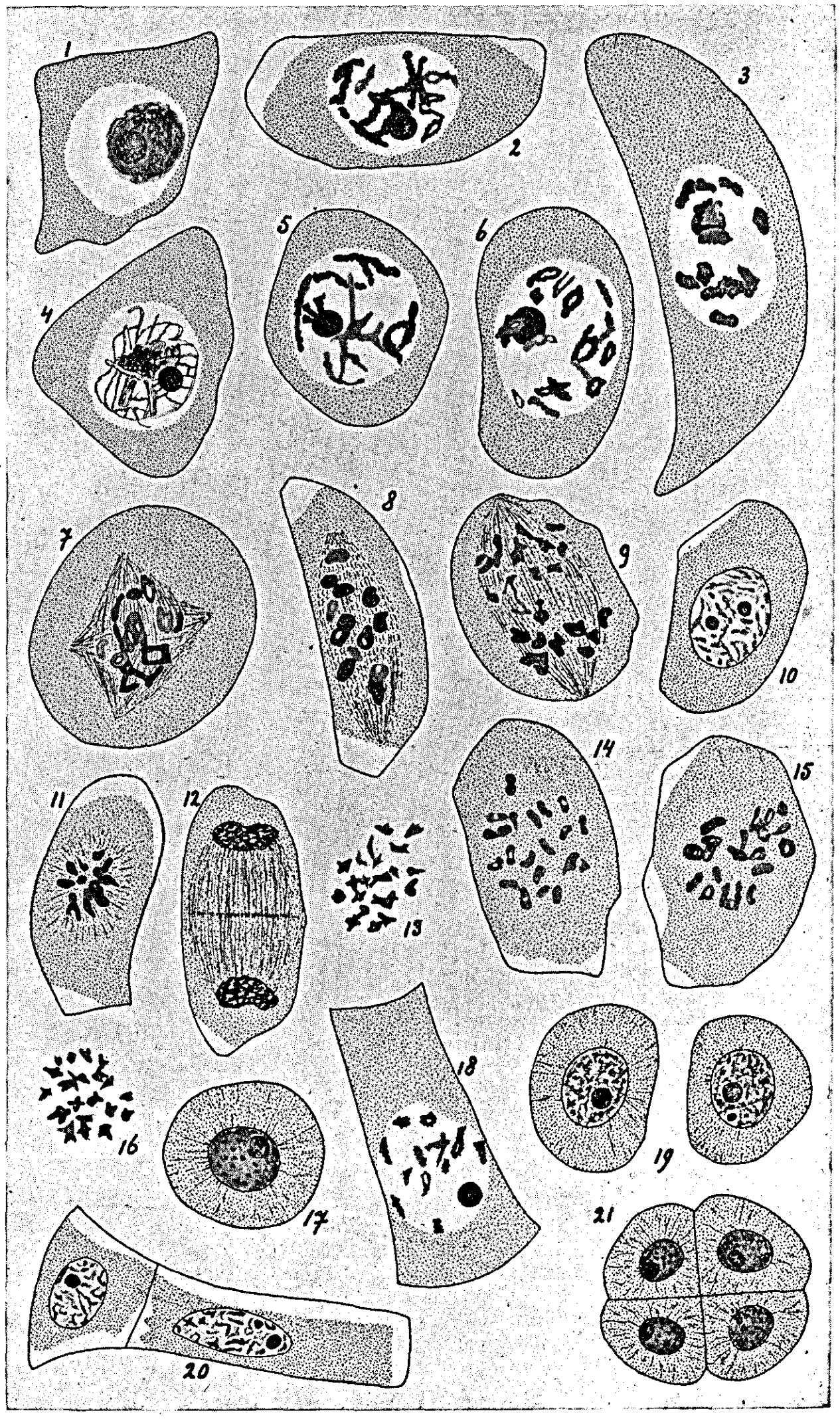

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21

FIG. 22—46
vergrooting 1020 ×

22. *T. dicoccum Schrk.* var. rufum Kcke.
Samenballing der gemini na diakinese.
23. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz.
Kernplaat der heterotype deeling op den kant gezien.
24. *T. polonicum L.* var. levissimum Hall.
Uiteenwijkende chromosomen in de beginnende anaphase der heterotype deeling (slechts enkele chromosomen geteekend).
25. *T. dicoccum Schrk.* var. rufum Kcke.
Begin telophase der heterotype deeling.
26. *T. dicoccoïdes Kcke* var. Aaronsohnii Percival.
Samenballing na de interkinese.
27. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz.
Uiteengaan van het chromatine na samenballing na interkinese.
28. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz.
Kernplaatstadium der homotype deeling.
29. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz.
Anaphase der homotype deeling.
30. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz.
Telophase der homotype deeling.
31. *T. monococcum* var. flavescens Kcke.
Kernplaat der heterotype deeling.
32. *T. dicoccum Schrk.* var. rufum Kcke.
Kernplaat der heterotype deeling.
33. *T. dicoccum Schrk.* var. rufum Kcke.
Anaphase-groep der heterotype deeling van uit een der polen gezien.
34. *T. vulgare Vill.* var. lutescens Al.
Kernplaat der heterotype deeling.
35. *T. durum Desf.* var. leucurum Al.
Kernplaat der heterotype deeling.
36. *T. polonicum* var. levissimum Hall.
Kernplaat der heterotype deeling.
37. *T. polonicum* var. levissimum Hall.
Anaphase-groep der heterotype deeling van uit één der polen gezien.
38. *T. vulgare Vill.* var. albidum Al. Wilhelmina.
Kernplaat der heterotype deeling.
39. *T. dicoccoides Kcke.* var. Aaronsohnii Percival.
Anaphase-groep der heterotype deeling van uit één der polen gezien.
40. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz.
Kernplaat der heterotype deeling.
41. *T. compactum Host* var. splendens Al.
Kernplaat der heterotype deeling.
42. *T. turgidum L.* var. megalopolitanum Kcke.
Twee correspondeerende anaphase-groepen der heterotype deeling vanuit de polen gezien. (In één coupe gelegen):
a. onderste instelling. *b.* bovenste instelling.
43. *T. vulgare Vill.* var. albidum Al. Wilhelmina.
Twee correspondeerende anaphasegroepen der heterotype deeling vanuit de polen gezien (in één coupe gelegen):
a. onderste instelling. *b.* bovenste instelling.
44. *T. vulgare Vill.* var. albidum Al. Millioen II.
Anaphasegroep der heterotype deeling van uit een der polen gezien.
45. *T. vulgare Vill.* var. albidum Al. Imperiaal II*a*.
Anaphase-groep der heterotype deeling van uit een der polen gezien.
46. *T. compactum Host* var. splendens Al.
Twee correspondeerende anaphase-groepen der heterotype deeling vanuit de polen gezien (in een coupe gelegen).
a. onderste instelling. *b.* bovenste instelling.

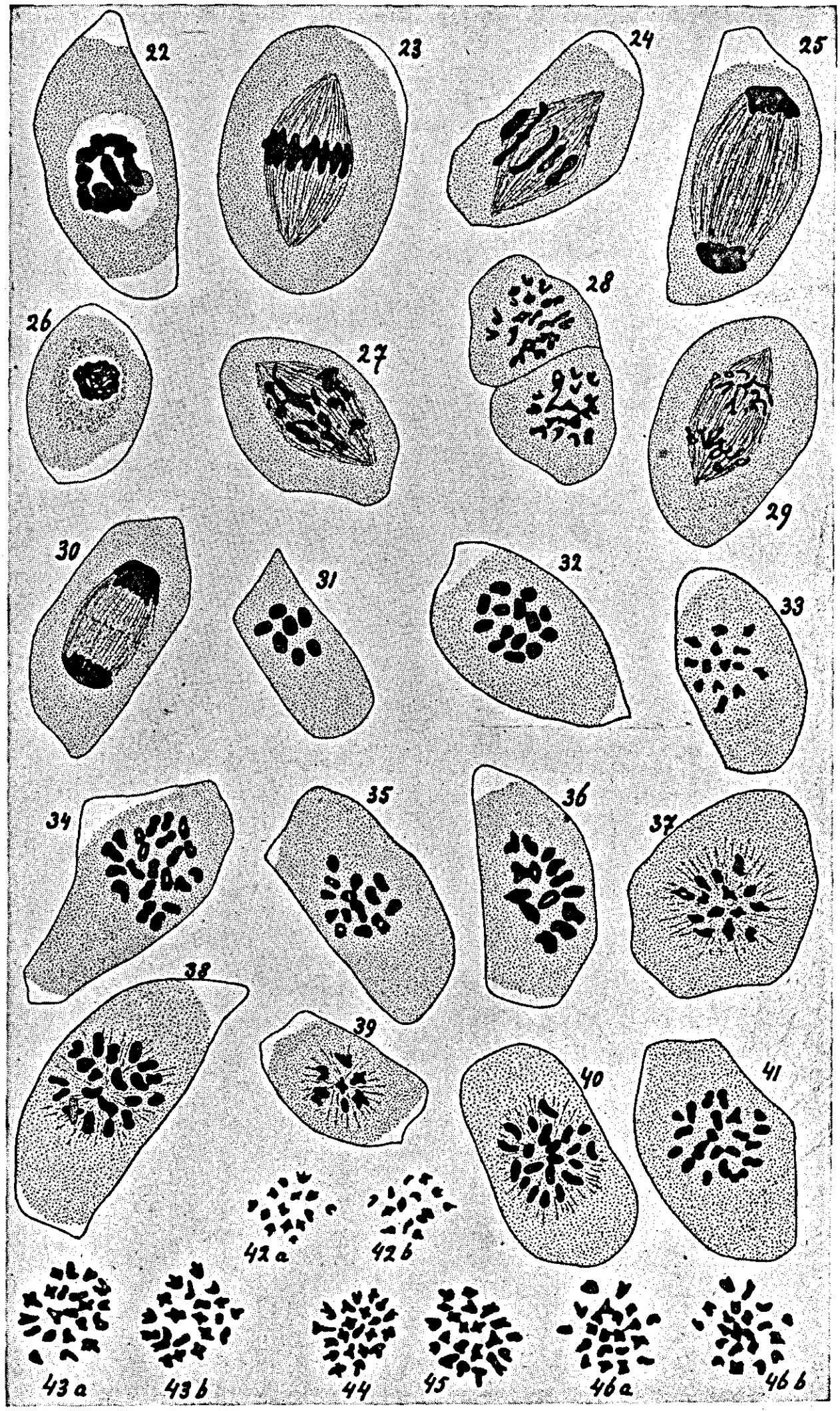
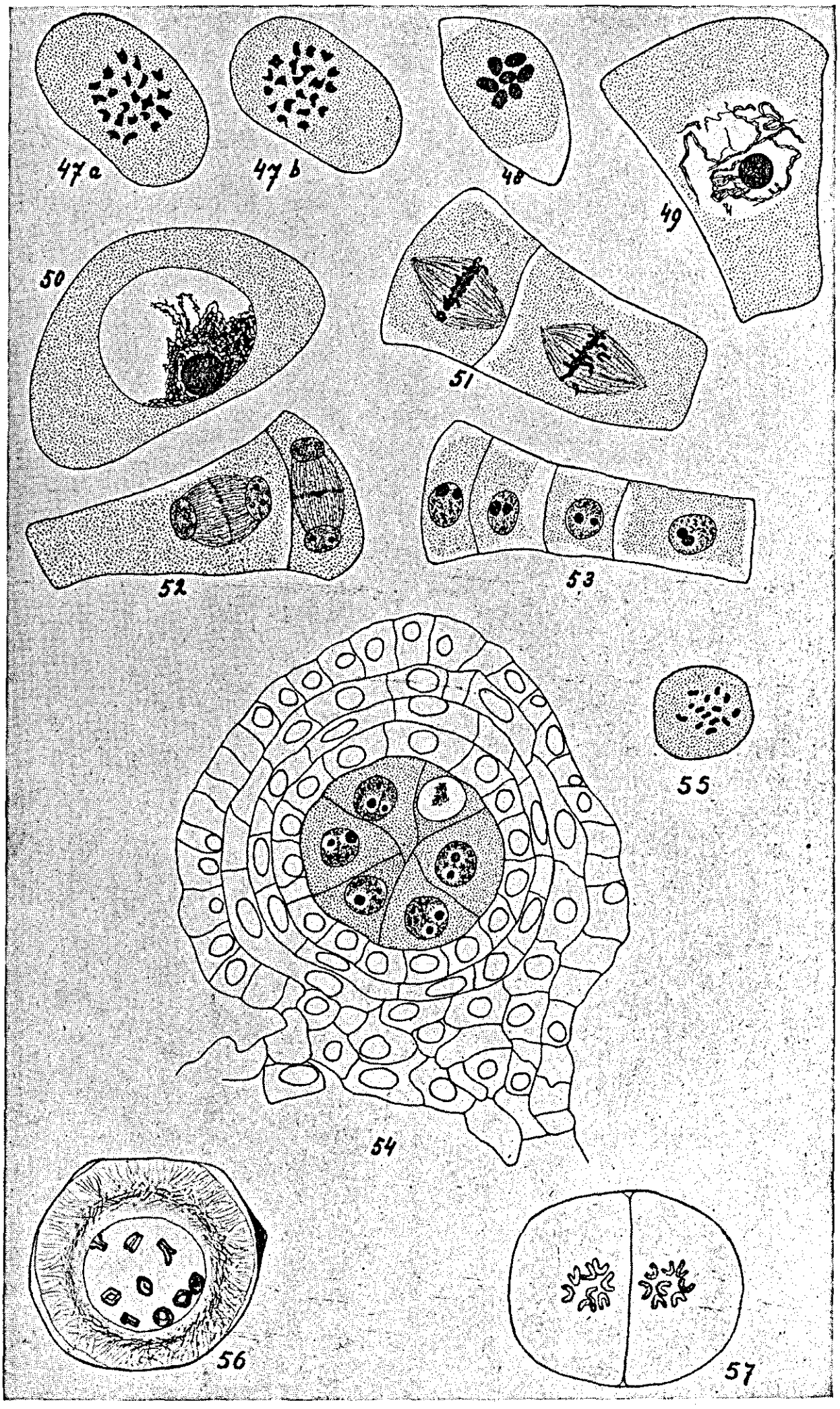

22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42a
42b
43a
43b
44
45
46a
46b

FIG. 47—57

47. *T. Spelta L.* var. Duhamelianum Mazz. 1020 ×
Twee correspondeerende anaphase-groepen in één doorsnede gelegen.
a. onderste instelling. *b.* bovenste instelling.
48. *T. dicoccoïdes. Kcke.* var. Aaronsohnii Percival. 1020 ×
Kernplaat der heterotype deeling.
49. *T. polonicum L.* var. levissimum Hall. 1020 ×
Embryozakmoedercel in het zygonema-stadium.
50. *T. Spelta L.* Duhamelianum Mazz. 1020 ×
Typische synapsis.
51. *T. vulgare Vill.* var. albidum Al. Imperiaal II*a*. 740 ×
Embryozakmoedercel in het metaphasestadium van de homotype deeling op den kant gezien.
52. *T. polonicum L.* var. levissimum Hall. 740 ×
Afwijkende deeling in de embryozakmoedercel; de beide homotype deelingen rechthoekig op elkaar.
53. *T. polonicum L.* var. levissimum Hall. 740 ×
Embryozaktetrade.
54. *T. monococcum L.* var. flavescens Kcke. 740 ×
Microsporangium met pollenmoedercellen in rust. De pollenmoedercellen sluiten aaneen.
55. *T. durum Desf.* var. leucurum Al. 410 ×
Kernplaat der heterotype deeling met de methode BELLING gefixeerd en gekleurd.
56 en 57. Diakinese en homotype kernplaat van *T. compactum Host.* var. splendens Al. aan KÖRNICKE ontleend.


47a
47b
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57