



Over erfelijkheid van de kleur der zaadhuid van *Phaseolus vulgaris*

<https://hdl.handle.net/1874/272895>

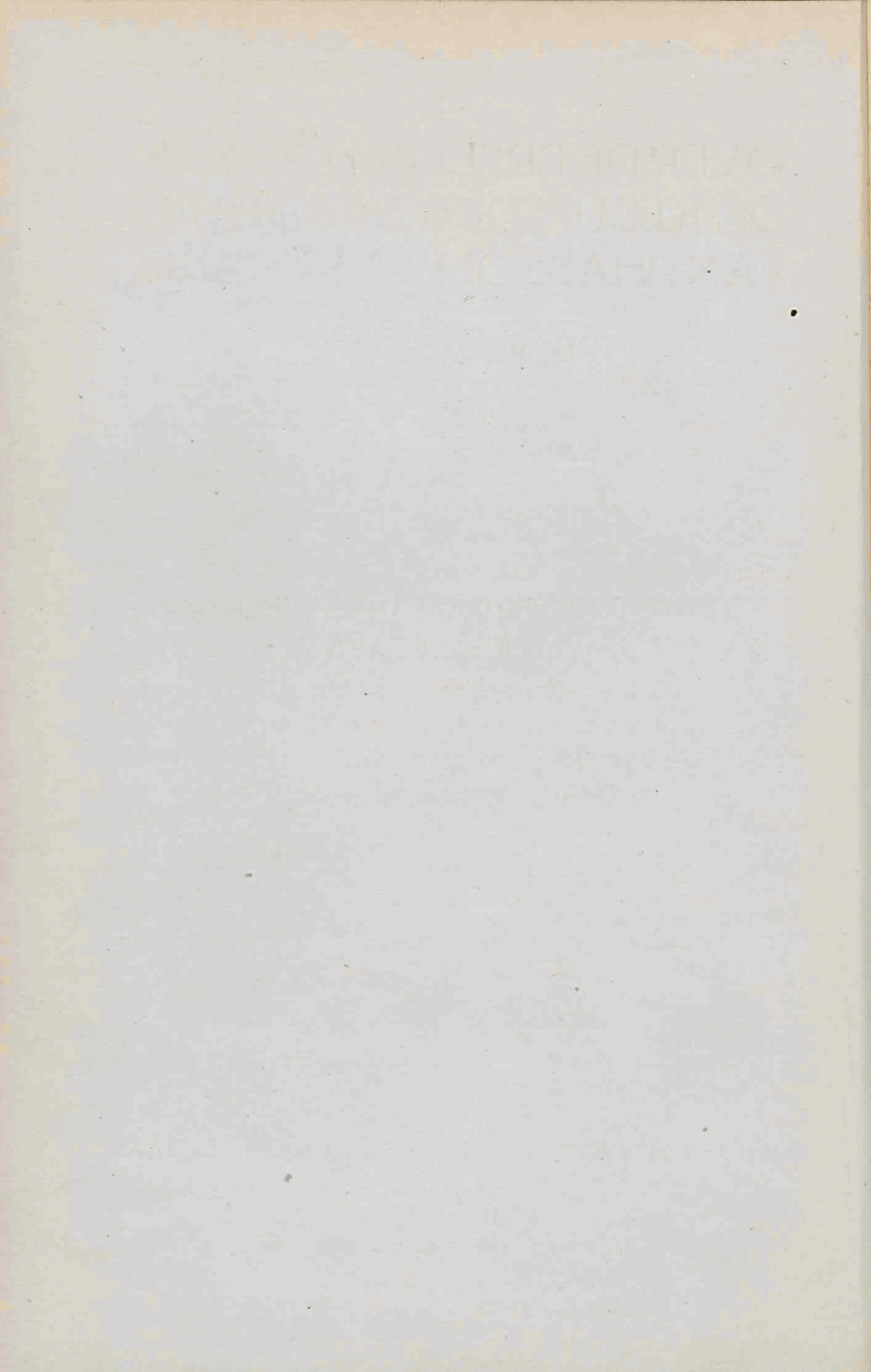
aⁿ 192
1920

OVER DE ERFELIJKHEID VAN
DE KLEUR DER ZAADHUID
VAN PHASEOLUS VULGARIS
DOOR HAVIK NICOLAAS KOOIMAN

A. qu.
192

Prof. Dr. J. F. Meubius
Indo-Oostersche
Overzigt.

OVER DE ERFELIJKHEID VAN DE KLEUR DER
ZAADHUID VAN PHASEOLUS VULGARIS



OVER DE ERFELIJKHEID VAN DE KLEUR DER ZAADHUID VAN PHASEOLUS VULGARIS

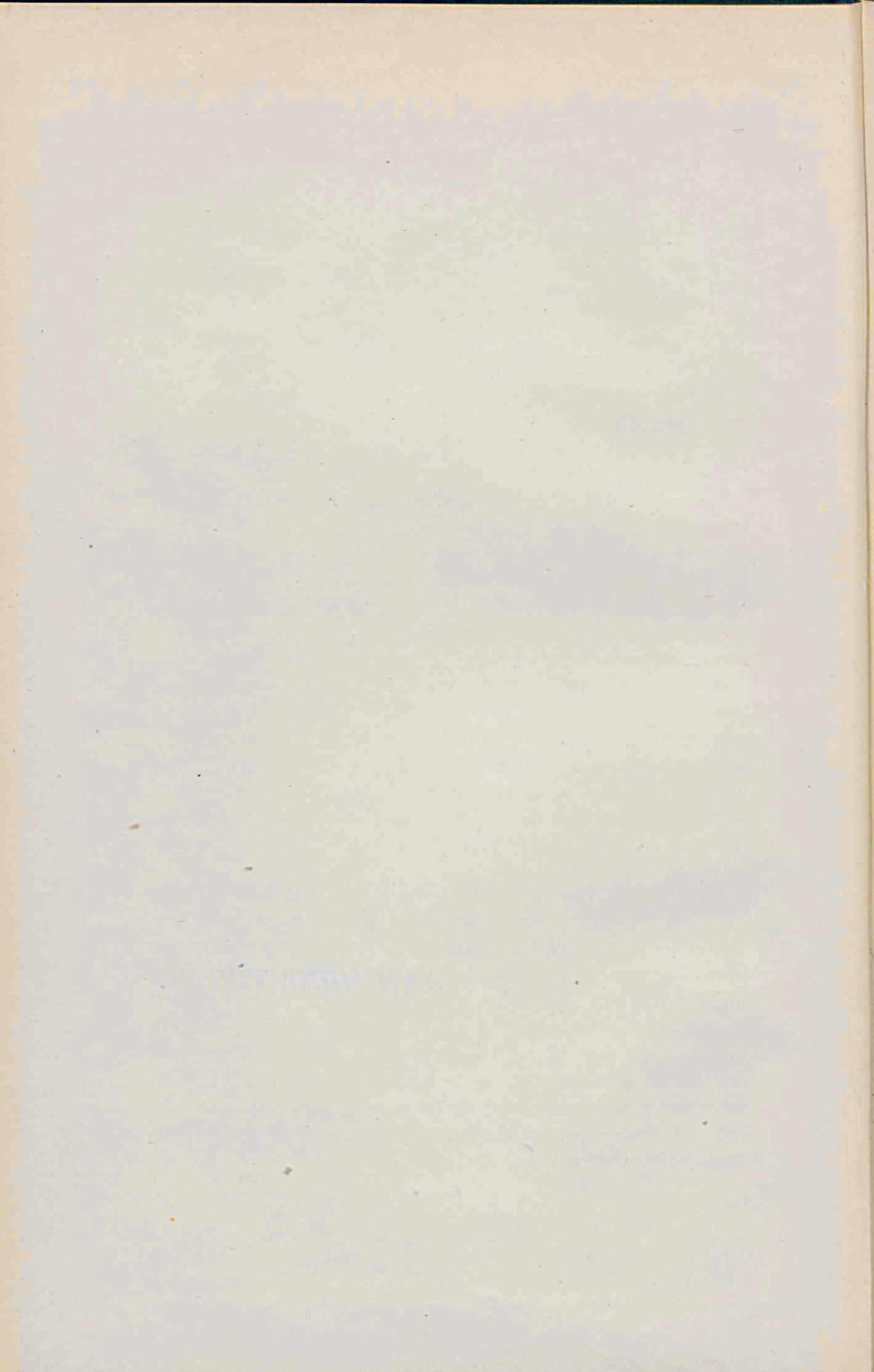
PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE PLANT- EN DIERKUNDE
AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT,
OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS
DR. W. VOGELSANG, HOOGLEERAAR IN
DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WIJS-
BEGEERTE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN
SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE
BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT VAN
WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN
OP VRIJDAG DEN 1^{STEN} OCTOBER 1920,
DES NAMIDDAGS TE VIER UUR, DOOR
HAVIK NICOLAAS KOOIMAN,
GEBOREN TE BOVENCARSPÉL

BUSSUM / C. A. J. VAN DISHOECK / MCMXX



AAN MIJNE VROUW



VOORWOORD.

Gaarne grijp ik de gelegenheid van de uitgave van dit proefschrift aan om openlijk mijn dank uit te spreken aan allen, die aan mijn studie leiding hebben gegeven.

Voor al geldt dit den Hoogleraren van de faculteit der Wis- en Natuurkunde te Utrecht, wien ik voor hun onder-richt zeer erkentelijk ben, met name de Professoren Went, Pulle, Nierstrass en Jordan.

In het bijzonder wensch ik echter mijn dank te betuigen aan Professor Went, die, hoewel het proefschrift buiten zijn laboratorium is bewerkt, de groote welwillendheid heeft gehad, mijn Promotor te zijn en die mij steeds een vriendelijke raadsman is geweest. Gedurende mijn studie aan de Universiteit te Utrecht heb ik hem steeds als mijn wetenschappelijk leider erkend en ik hoop dit besef steeds te mogen behouden.

Naast hen ben ik bijzonderen dank verschuldigd aan den heer Lotsy, onder wiens leiding ik een jaar aan den Wetenschappelijken Proeftuin voor Erfelijkheidsonderzoek der Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen heb mogen werken en wiens groote kennis en eigen inzicht in tal van problemen grooten invloed op mij hebben gehad. Ook den heer Tjebbes, breng ik dank voor den tijd, dat ik als zijn assistent op zijn proeftuin heb gewerkt en zeer in 't bijzonder voor de vriendelijkheid, waarmee hij mij het materiaal der boonenkruising voor verder onder-zoek heeft afgestaan.

MEMORANDUM

DATE: _____

1. The purpose of this memorandum is to inform you of the results of the investigation conducted by the Department of the Interior, Bureau of Land Management, regarding the proposed development of the _____ area.

2. The investigation was conducted by the _____, who has been assigned to the project. The results of the investigation are as follows:

- a. The proposed development is in accordance with the _____.
- b. The proposed development is in accordance with the _____.
- c. The proposed development is in accordance with the _____.

3. The investigation has also identified several areas of concern, which are being addressed by the Department of the Interior, Bureau of Land Management. These areas of concern are as follows:

- a. The proposed development is in accordance with the _____.
- b. The proposed development is in accordance with the _____.
- c. The proposed development is in accordance with the _____.

HOOFDSTUK I.

Oriëntering in de kruising: Bruine boon $\times$ Dubbele Hollandsche Spersieboon.



Wanneer men de verschijnselen nagaat, die zich, na kruising van bepaalde planten in de nakomelingschap voordoen, is het van groot belang, dat men beschikt over een werkhypothese, die ons in staat stelt systematisch het geheele materiaal te verwerken. Dit is te meer wenschelijk, wanneer de verschijnselen meer gecompliceerd worden.

Het is begrijpelijk, dat als werkhypothese bij het oplossen van erfelijkheidsproblemen, in de allereerste plaats de regels van Mendel (eventueel uitgebreid door hulphypothesen) worden gebruikt. Meermalen is de opmerking gemaakt, dat het succes van Mendel, zijn ontdekking van aan bepaalde regels gebonden erfelijkheidsverschijnselen, voor een groot deel aan de gelukkige keuze van het materiaal is te danken geweest; n.l. doordat hij bij zijn Pisum-kruisingen als ouders rassen koos, die in één of weinige kenmerken verschilden. In het hier bewerkte geval van kruising van Bruine boon met Dubbele Hollandsche Spersieboon zal blijken, dat de elementaire getalsverhoudingen der splitsing in de tweede generatie, door het samenwerken der verschillende factoren, dikwijls geheel onherkenbaar worden; dit voornamelijk in de derde en volgende generaties.

Bij het oplossen van erfelijkheidsproblemen bij boonen, indien F_1 voor vele factoren heterozygoot is, doet zich het groote bezwaar voor, dat het aantal zaden per plant voor een gecompliceerde splitsing relatief gering is, dat dus een tweede generatie zeer moeilijk het probleem kan oplossen en nimmer met voldoende zekerheid. Daarbij komt, dat, indien verschillende factoren eenzelfde kenmerk, zooals hier kleur der zaad huid, beïnvloeden, reeds het morphologisch onderscheiden der verschillende typen een vrijwel onoverkomelijke moeilijkheid oplevert. Indien n factoren de kleur der zaad huid beïnvloeden heeft men, voor het geval homo- en heterozygoten niet te onderscheiden zijn, toch reeds 2^n verschillende factorencombinaties, waarvan in een betrekkelijk kleine F_2 -generatie enkele zich waarschijnlijk niet zullen voordoen.

Het opkweken eener derde generatie uit alle F_2 planten is dan een uitstekend middel om een zekerder oordeel over de mogelijke phaenotypen en hunne onderlinge verhouding te verkrijgen. Het spreekt daarbij vanzelf, dat de F_3 -generaties elk afzonderlijk een bescheiden omvang zullen hebben, die geheel afhangt van het materiaal, dat bewerkt kan worden en de ruimte, die beschikbaar is. Zoo heb ik van de F_2 -generatie der kruising Bruine boon $\times$ Dubbele Spersieboon van elk der F_2 planten afzonderlijk een F_3 -generatie opgekweekt uit 20 à 21 zaden. Hoezeer dit een bescheiden proef moge schijnen, ze geeft toch een overzicht over 3000 à 4000 planten, waarbij men de verschillende phaenotypen herhaaldelijk zal aantreffen en waarbij de kans, dat een phaenotype niet gerealiseerd wordt, zeer gering is. Tevens voert dan de F_3 -generatie tot een nadere vaststelling van de verschillende genotypen der F_2 -generatie.

De tweede bastaardgeneratie geeft echter voor bepaalde constellaties wel eenige — soms scherpe — aanduidingen. Hoewel een algemeene mathematische behandeling van het materiaal eerst in volgende hoofdstukken gegeven wordt, wil ik hier het algemeene splitsingsgedrag uiteenzetten. Hierbij neem ik als bekend aan, hetgeen in de volgende hoofdstukken zal worden afgeleid, in de hoop

daardoor tot een zoo eenvoudig mogelijke voorstelling van zaken te komen.

De volgende factoren bepalen de splitsingsverschijnselen:

A: de grondfactor voor kleur. In verschillende gevallen is reeds een dergelijke factor aangetoond. Bateson beschrijft b.v. de kruising van twee wit bloeiende rassen van *Lathyrus odoratus*, waarbij de F_1 -plant gekleurd bloeide. Beide rassen hebben dus een factor, die het andere ras mist en die samen moeten werken om kleurstof te doen ontstaan. Een der beide factoren wordt fermentfactor genoemd, de andere chromogeen. Ook echter voor *Phaseolus* is proef-ondervindelijk het bestaan dezer factoren aangetoond. Shaw en Norton⁶⁾ kregen door kruising van twee wit-zadige rassen een gekleurdzadige bastaard.

Hierbij is niet uit te maken aan welken factor men de natuur van chromogeen en aan welken de natuur van fermentfactor moet worden toegeschreven. In 't algemeen zou men dit als van geen of slechts ondergeschikte betekenis kunnen beschouwen. Uit het volgende blijkt echter dat het wel degelijk principieel is. De kruising van Bruine boon met spersieboon heeft n.l. drie factoren doen kennen, die elk slechts in samenwerking met den bovenbesproken factor A kleur doen optreden. Deze drie factoren heb ik beschouwd als chromogenen, den factor A als fermentfactor. De chromogenen zijn:

B, een factor, die in samenwerking slechts met A kleur over de geheele zaadhuid doet optreden, met uitzondering slechts van een smallen zoom om den navel. Deze kleur welke zich bij afwezigheid van alle versterkingsfactoren als lichtcitroengeel (Plaat fig. 21) voordoet, bij rijpheid meer oranjegeel, heb ik zacht genoemd. (Geheele reeks Pl. fig. 9—24).

C, een factor, die eveneens slechts in samenwerking met A kleur over de geheele zaadhuid, met inbegrip van bovenbedoelde zoom om den navel, doet optreden. Deze kleurgroep heb ik verder steeds als halfhard aangeduid. (Fig. 29—32.)

D, een factor, die bij aanwezigheid van A en afwezigheid der factoren B en C slecht duidelijk een smallen zoom om den navel kleurt, terwijl overigens slechts een zeer fijne

grijsachtige stippeling in de zaadhuid optreedt. Dit type is steeds, korthedshalve, het H-type genoemd. Bij aanwezigheid van B en afwezigheid van C, blijkt de inwerking van factor D steeds doordien de smalle ring om den navel gekleurd is, terwijl bovendien de stippeling zich min of meer duidelijk voordoet. Bij gelijktijdige inwerking der factoren C en D is het zichtbare effect van factor D hoogstens (n.l. indien het pigment der zaadhuid niet te donker is) een zwakke stippeling. (Pl. fig. 25*), zie ook fig. 12.)

Samenwerking der factoren B en C doet een groep van pigmenten optreden, die ik *hard* heb genoemd. (Gekleurde plaat fig. 1—8.)

Op de factorencombinaties ABc, AbC en ABC werken bovendien nog verschillende versterkingsfactoren in, waarvan twee een inwerking hebben, die vrij scherp is na te gaan.

Factorencombinatie ABc, d. i. de groep der zachte kleuren. Bij afwezigheid van kleurversterkingsfactoren is de zaadhuid licht citroengeel — langzamerhand oranjegeel wordend — gekleurd (fig. 24). Bij inwerking van een factor, door mij E genoemd, verandert deze kleur in zachtbruin (fig. 23); bij inwerking van factor F, in licht grijs of grijsbruin (fig. 22) en bij gezamenlijke inwerking van E en F wordt de kleur donker muisgrijs (fig. 21).

Bij factorencombinatie AbC — groep der halfharde kleuren, — vinden wij bij inwerking van:

geen versterkingsfactoren, zachtgeel (buff), fig. 32;

inwerking van E, donkerbruin, fig. 31;

inwerking van F, iets zachter geel dan bruine boon met violette aanloopkleur, fig. 30;

inwerking van EF, groenachtig blauw tot zwart naderend met een meestal bruine streep langs de buik, fig. 29.

Bij factoren combinatie ABC — groep der harde kleuren — vinden we bij inwerking van:

*) Door vergissing is voor uitbeelding van het H-type een verkeerde figuur genomen. Het zuivere type heeft n.l. slechts een smalle navelzoom, zooals b.v. zeer duidelijk is in fig. 12. De breede vlek is een afzonderlijk kenmerk en nog niet voldoende bestudeerd. Het was niet mogelijk de cliché te doen veranderen.

geen versterkingsfactoren, geelbruin (bruine boon) fig. 8;
 inwerking van E, koffiebruin, fig. 7;
 inwerking van F, violet of violetbruin, fig. 6;
 inwerking van EF, zwart, d.i. geconcentreerd blauw, fig. 5.

De hierboven genoemde factoren bepalen de splitsingsverschijnselen, die hier nader uiteengezet zullen worden, in hoofdzaak. Ongetwijfeld zijn meerdere in het spel, maar deze hebben een gering effect en konden daarom niet nader worden nagegaan.

Men herinnert zich evenwel, dat de bastaardzaden gemarmerd waren. Nu zijn reeds sedert lang uit de litteratuur twee soorten van gemarmerdheid bekend, die zich genetisch verschillend gedragen, n.l. een gemarmerdheid, die dominant is en constant te verkrijgen en een gemarmerdheid van heterozygoten, die dus nooit constant te verkrijgen is. Met deze laatste hebben we in 't behandelde geval te maken. De verschillende meeningen, die hieromtrent worden verdedigd vindt men op pag. 34—36. Alle zijn er op gericht een verhouding effen gekleurd: gemarmerd (: wit) = 6:6 (: 4) te verklaren.

De oplossing, die mijn materiaal me gebracht heeft, is echter, in afwijking van die der andere onderzoekers, dat heterozygotie voor een bepaald chromogeen, n.l. factor B, de gemarmerdheid veroorzaakt. Daar de meeste rassen met effen gekleurde zaadhuid de factoren B en C bezitten, zullen we bij kruising van een zoodanig ras met een ras, dat B mist een gemarmerdzadige bastaard krijgen, die of zuiver in gemarmerd en effen volgens 1:1 splitst of dit bij benadering doet.

Men krijgt n.l. als bastaard

of B b C C (indien beide rassen C bezitten) en krijgt dan
 1 B B C C (effen) : 2 B b C C (gemarmerd) : 1 b b C C (effen)
 = effen : gemarmerd = 2 : 2;

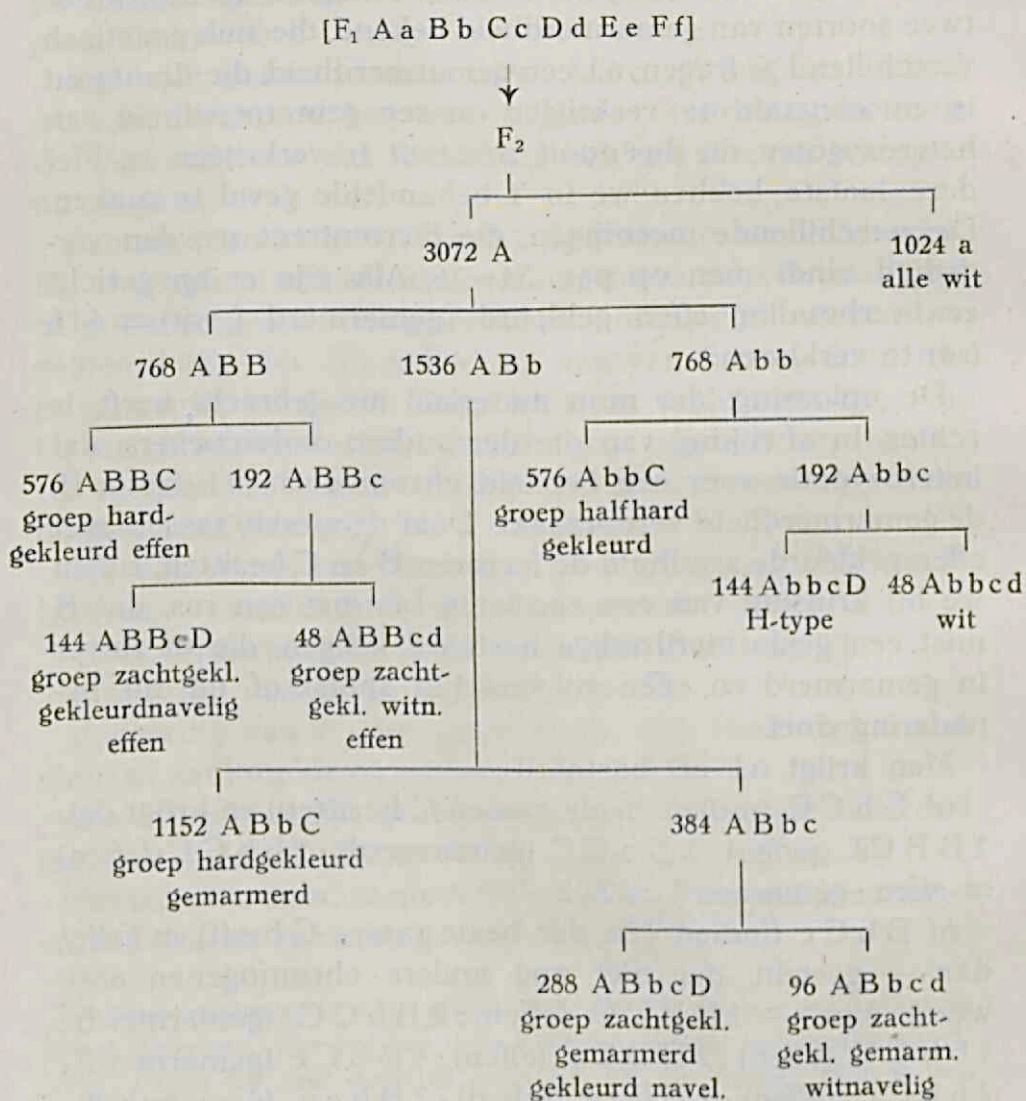
of B b C c (indien één der beide rassen C bezit) en krijgt dan — gesteld, dat niet nog andere chromogenen aanwezig zijn —
 1 B B C C (effen) : 2 B b C C (gemarmerd) :
 1 b b C C (effen) : 2 B B C c (effen) : 4 B b C c (gemarmerd) :
 2 b b C c (effen) : 1 B B c c (effen) : 2 B b c c (gemarmerd) :
 1 b b c c (wit) = effen : gemarmerd : wit = 7 : 8 : 1.

Nader uiteengezet vindt men echter het vraagstuk der gemarmerdheid in een speciaal hoofdstuk. (Hoofdstuk IV.) De bastaard van bruine boon en witzadige spersieboon had dus de volgende formule:

$$A a B b C c D d E e F f$$

wat de factoren betreft die de zaadhuidkleur bepalen. In de tweede generatie kunnen we een splitsing verwachten, gelijk deze in het schema is weergegeven:

SCHEMA.



*Onderverdeeling der groepen in Phaenotypen tengevolge van
inwerking der kleurversterkingsfactoren.*

Groep	Genotype	Relatief aantal	Phaenotype	fig. der gekleurde Plaat
hardgekleurd effen	ABBC ^d DEF	324	zwart effen	5
" "	ABBC ^d DEf	108	koffiebruin effen	6
" "	ABBC ^d DeF	108	violet effen	7
" "	ABBC ^d Def	36	geelbruin effen	8
zachtg. gekl. nav. effen	ABBCDEF	81	muisgrijs eff. gekl.n.	13
" "	ABBCDEf	27	zachtbruin „ „	14
" "	ABBCDeF	27	zachtgrijs „ „	15
" "	ABBCDef	9	citroengeel-oranjeg.	16
zachtgekl. witnav. effen	ABBCdEF	27	muisgr.-effen-witnav.	21
" "	ABBCdEf	9	zachtbr. „ „	22
" "	ABBCdE ^f	9	zachtgr. „ „	23
" "	ABBCde ^f	3	citroeng. „ „	24
hardgekl. gemarmerd	ABbC ^d DEF	648	zwart gemarmerd	1
" "	ABbC ^d DEf	216	koffiebruin „	2
" "	ABbC ^d DeF	216	violet „	3
" "	ABbC ^d Def	72	geelbruin „	4
zachtgekl. gem. gekl.n.	ABbCDEF	162	muisgr. gem. gekl.n.	9
" "	ABbCDEf	54	zachtbr. „ „	10
" "	ABbCDeF	54	zachtgrijs „ „	11
" "	ABbCDef	18	citroeng. „ „	12
zachtgekl. gem. witn.	ABbcdEF	54	muisgrijs gem. witn.	17
" "	ABbcdEf	18	zachtbruin „ „	18
" "	ABbcdE ^f	18	zachtgrijs „ „	19
" "	ABbcd ^e f	6	citroengeel „ „	20
halfhard gekleurd	AbbC ^d DEF	324	groen-zwart	26
" "	AbbC ^d DEf	108	donkerbruin	27
" "	AbbC ^d DeF	108	geel-bruin-violet	28
" "	AbbC ^d Def	36	zacht-beige-geel	29
H type	Abbc ^e DEF	144	H-type	25
wit-zadig	abC ^b dE ^c F ^e	1024	wit	n. afgeb.
"	Abcd ^e E ^f F	48	wit	" "

In dit schema zijn — gelijk ook verder in dit proefschrift is doorgevoerd — alle factoren, waarvoor het onverschillig is of zij homozygoot of heterozygoot aanwezig zijn, door één enkele groote letter aangegeven, terwijl bij afwezigheid van een factor (dubbele afwezigheid) slechts eenmaal een kleine letter wordt geplaatst. Is het t. o. v. phaenotype onverschillig of een factor aanwezig is, dan wordt dit aangegeven door de groote en kleine letter boven elkander te plaatsen, b.v. $\overset{d}{D}$.

Daar zes verschillende factoren worden beschouwd is het totaal der verhoudingscijfers $= 4^6 = 4096$, het aantal genotypen $= 3^6 = 729$ terwijl het aantal phaenotypen, gelijk uit voorgaand schema moge blijken, 30 bedraagt.

Het is duidelijk, dat tegenover deze cijfers een F_2 -generatie van 212 planten relatief zeer klein is.

Wat de uitvoeriger cijfergegevens aangaat, daarvoor moet ik verwijzen naar de volgende hoofdstukken. Hier wil ik alleen de splitsing in groote groepen, welke veroorzaakt wordt door de factoren A, B, C en D, nagaan.

	Verwacht wordt:	Gevonden werd:	Omge- rekend:
hardgekleurd effen	36 ± 6.1	29	32
hardgekleurd gemarmerd	72 ± 7.9	46	56.61
zachtgekl. gekleurdnavelig effen	9 ± 3.3	10	12.31
zachtgekl. gekleurdnavelig gemarm.	18 ± 4.5	20	24.61
zachtgekleurd witnavelig effen	3 ± 1.9	3	3.69
zachtgekl. witnavelig gemarmerd	6 ± 2.7	9	11.08
halfhard gekleurd.	36 ± 6.1	28	34.46
H-type	9 ± 3.3	8	9.85
witzadig	67 ± 7.8	58	71.38

De afwijking der werkelijke verhoudingscijfers van de ideale verhoudingscijfers ligt steeds verre binnen $3 \times$ de standaardafwijking.

Hiermede hoop ik waarschijnlijk gemaakt te hebben, dat meerdere chromogenen met eenzelfde grondfactor voor kleur samenwerken. Ik meen, dat de gegevens der derde generatie daarmede in overeenstemming zijn. Een consequentie daarvan is, dat splitsingen gekleurd: wit in de

derde generatie volgens verschillende schemata kan plaats grijpen, n.l. 3:1; 9:7; 15:1; 45:19; 63:1 en 189:67, gelijk men nader uiteengezet vindt op pag. 54—55.

Verder hoop ik te hebben aangetoond, dat de beide genetisch zich verschillend gedragende typen van gemarmerdheid op verschillende genen berusten. De constant te verkrijgen gemarmerdheid berust op de inwerking van een marmeringsfactor, de niet constant te verkrijgen gemarmerdheid der bastaarden berust op het heterozygoot aanwezig zijn van een chromogene factor.

HOOFDSTUK II.

Korte analyse van het materiaal van Bruine boon $\times$ Dubbele Hollandsche Spersieboon.

De zaden der F_1 plant waren zwartgemarmerd op een ecru-gekleurd fond.

In de tweede generatie vinden we de volgende splitsing:

Tabel I.

	GEKLEURDE ZAADHUID 154						wit 58
	gemarmerd 75			effen gekleurd 71			Htype 8
	zachtgekl. 29		hard- gekl. 46	zachtgekl. 13		hard- gekl.	half- hard
	wit- nav. 9	gekl. nav. 20		wit- nav. 3	gekl. nav. 10		
muisgrijs	4	11		1	6		
licht grijsbruin	—	4		—	2		
levendig bruin	3	4		2	2		
citroen-oranjegeel	2	1		—	—		
zwart en groen-zw.			26			11	7
violet en geel-violet			4			6	9
donkerbruin			12			8	9
geelbruin			4			5	—

We vinden hieruit de volgende aanduidingen:

1°. Witnavelige worden afgesplitst in $(9 + 3) = 12$ op 154 gekleurde boonen, wat wijst op een tweefactoren-splitsing volgens het schema 1:15.

2°. Witnavelige bevinden zich alleen onder boonen, welker

zaadhuid enkele bepaalde kleuren (door mij genoemd: zachte kleuren) heeft. Hier worden ze afgesplitst in een verhouding van 12 op totaal 42 van zoodanig gekleurde boonen, hetgeen sterk wijst op een splitsing volgens schema 1:3.

3°. De zachtgekleurde worden gevonden in een verhouding van 42 op totaal 154 gekleurde boonen. Dit wijst op een splitsing volgens het schema 1:3, waarbij zachte kleur recessief is.

4°. Het H*)-type wordt afgesplitst in 8 gevallen op totaal 154 gekleurdzadige planten, hetgeen wijst op een tweefactorensplitsing volgens het schema 1:15.

5°. Een benadering tot een splitsingsverhouding $9:(3+3):1$ wijzend op een tweefactorensplitsing volgens $9:3:3:1$ vinden we in de volgende groepen: gemarmerd zachtgekleurd witnavelig, gemarmerd zachtgekleurd gekleurdnavelig, gemarmerd hardgekleurd en zachtgekleurd effen gekleurdnavelig. Hierbij moet in het oog worden gehouden, dat de beide middelste categoriën onder de effengekleurde koffiebruin en violet resp. bruin en grijsbruin moeilijk kunnen worden onderscheiden.

De verhouding gemarmerd:effen, bij benadering 1:1, wordt later besproken, eveneens de verhouding gekleurd:wit, bij benadering 3:1. De verhouding der kleurgroepen onder de effengekleurde boonen, niet tot de groep der zachtgekleurde behorende, levert eveneens stof tot nadere bespreking.

In hoeverre deze aanduidingen juist zijn, moge uit het volgende blijken.

In F_3 blijken de verschillende typen meestal weer andere af te splitsen, waarbij op het oogenblik nog geen acht kan worden geslagen op de getalsverhoudingen. Spoedig viel mij op, dat sommige typengroepen (bepaalde kleurschakeeringen, die ik oorspronkelijk in F_2 wel voorloopig had kunnen onderscheiden, doch zonder te weten hoe ze te waardeeren) wel, andere niet zachtgekleurde afsplitsen; hoe tevens degene, die nooit zachtgekleurde afsplitsten, het H-type in grooter hoeveelheid (oogenschijnlijk 1 op 4 gekleurde) af

*) D. i. bijna witzadig, gekleurdnavelig, zie blz. 4.

konden splitsen. Ik verdeelde toen het materiaal phaenotypisch in de volgende groepen:

- I. gemarmerd hardgekleurd (steeds gekleurdnavelig).
- II. effen hardgekleurd (steeds gekleurdnavelig).
- III. halfhard gekleurd (steeds effen, steeds gekleurdnavelig).
- IV. gemarmerd zachtgekleurd (zoowel wit- als gekleurdnavelig).
- V. effen zachtgekleurd (zoowel- wit als gekleurdnavelig).
- VI. H-type (bijna ongekleurde zaadhuid steeds gekleurdnavelig).
- VII. Witzadig.

Inplaats van een beschrijving der verschillende typen te geven, geef ik er de voorkeur aan te verwijzen naar de gekleurde plaat. Volgens mijn ervaring is het in de meeste gevallen niet mogelijk een plantaardige kleurstof aan te geven met een nummer der beschikbare¹⁾ kleurenkaart. Hoewel de gekleurde teekening, wegens het voorkomen van zoowel erfelijke als fluctueerende variabiliteit binnen elk type, altijd min of meer een aangenomen ideaal is, meen ik daardoor toch het geval zuiverder uit te beelden, dan door een beschrijving, die door de veelheid van typen slechts verwarrend kan worden.

De ontwikkeling van het factorenschema is nu als volgt te argumenteeren:

I. F_2 -planten, die witnavelige zaden voortbrengen, geven in F_3 naast planten met witnavelige zaden, (welke weer alle tot de groep der zachtgekleurden behooren) slechts witzadige planten. Witnaveligheid is recessief tegenover gekleurdnaveligheid.

II. Zachtgekleurde F_2 individuen geven in F_3 steeds zachtgekleurd-zadige, daarnaast vaak witzadige. Daar witzadige steeds witzadige planten geven, is te besluiten, dat de groep der zachtgekleurden een factor gemeen hebben, tegenover de witzadigen (dit wordt verderop nader besproken). Deze factor, die we aan alle zachtgekleurden toekennen, is de factor B.

¹⁾ Klincksieck et Valette. Code des couleurs.

III. Ongeveer tweederde der planten met zachtgekleurde, gekleurdnavelige zaden splitsen witnavelige af. Het percentage witnaveligen in deze F_3 generaties, is bij benadering 25% der gekleurdzadigen (werkelijk $\pm 20\%$). Tevens splitst $\pm$ tweederde der zachtgekleurd-gekleurdnaveligen in F_3 planten af, die witte zaden met gekleurden navel hebben, eveneens in $\pm 20\%$. Wanneer we voor gekleurd naveligheid hier een factor D aannemen dan krijgen

de zachtgekleurd-gekleurdnavelige de formule ... B ... D

de zachtgekleurd-witnavelige de formule. B ... d

de witzadig-gekleurdnavelige de formule. b ... D

in overeenstemming met de feiten.

IV. De F_2 -planten, die zaden voortbrengen, die ik halfhard-gekleurd heb genoemd, geven in F_3 steeds halfhard-gekleurde zaden, daarnaast vaak zaden met H-type, eveneens vaak witte zaden. Ze geven nooit zachtgekleurde en dus ook nooit witnavelige, evenmin hardgekleurde. Deze groep heeft dus steeds in zijn factorenformule b b en als gemeenzamen factor C; terwijl de aanwezigheid van den factor D dikwijls uit de splitsingsverschijnselen blijkt, is zijn afwezigheid moeilijker uit te maken. De werking van C d is echter ongeveer dezelfde als van C D.

V. De F_2 -planten, die hardgekleurdzadig en bovendien gemarmerd zijn, kunnen in F_3 alle verschillende kleurentypen voortbrengen, d.w.z. zoowel

zachtgekleurd-witnavelig als -gekleurdnavelig,

halfhard gekleurd,

witzadig-gekleurdnavelig en natuurlijk ook

hardgekleurd en

witzadig.

We kennen aan deze groep dus de bovenbesproken factoren B en C toe en in de meeste gevallen ook D. Daarbij zijn hardgekleurde van de formule B C d phaenotypisch vrij moeilijk te onderscheiden van die met de formule B C D, wel echter dikwijls in hun nakomelingschap.

Zoo blijkt, dat een deel der hardgekleurde in F_3 witnavelige monohybride afsplitsen, waarbij dus de factor D in de F_2 -plant ontbreekt, terwijl andere witnavelige slechts in klein percentage, oogenschoonlijk dihybride, afsplitsen.

Indien het H-type wordt afgesplitst is dit bij de hardgekleurde steeds in klein percentage. Ook deze laatste afsplitsing schijnt dihybride te zijn.

VI. Ter verklaring van de afsplitsing van witzadige planten is het monohybride schema 3:1 in het behandelde geval niet toereikend. In F_2 is het aantal witzadige bij benadering $\frac{1}{4}$ van alle planten; in F_3 blijkt echter, dat een te groot aantal der F_2 planten witzadige afsplitst om in overeenstemming te kunnen worden gebracht met het schema 3:1 (122 splitsen witzadige af, 32 niet en onder deze laatste kunnen er zijn, die witzadige hadden moeten afsplitsen, maar dit niet deden wegens te kleine F_3 -serie).

Daarentegen is er overeenstemming, ook met het percentage witzadige in F_3 , indien aangenomen wordt, dat een fermentfactor A werkzaam is, die aanwezig moet zijn; wil kleur kunnen optreden en dat overigens 3 verschillende chromogene factoren elk afzonderlijk in samenwerking met A kleur kunnen doen optreden. De aanwezigheid van dezen factor zou echter slechts direct te bewijzen zijn door kruising van witzadige in F_2 of F_3 verkregen. De splitsing gekleurdzadig: witzadig is dus tetrafactorieel en wordt beheerscht door de factoren A, B, C en D.

VII. Gemarmerdheid komt alleen voor bij aanwezigheid van den factor B. Ontbreekt B, maar is C aanwezig, dan treedt nooit gemarmerdheid op. De verhouding tusschen gemarmerde met B en effengekleurde met B = 2:1. Daar deze gemarmerde nooit constant zijn, is de meest plausible oplossing, dat de gemarmerde heterozygoot zijn voor B. Volkomen in overeenstemming hiermede is, dat de effenhardgekleurde nooit zaden met H-type en evenmin halfhardgekleurde afsplitsen. Zij zijn dus klaarblijkelijk homozygoot voor den factor B. De volgende formules moeten dus aan de verschillende typen gegeven worden:

zachtgekleurd-witnavelig gemarmerd	A B b c d
zachtgekleurd-witnavelig effen	A B B c d
zachtgekleurd-gekleurdnavig gemarmerd	A B b c D
zachtgekleurd-gekleurdnavig effen	A B B c D ^d
halfhardgekleurd-gekl.navig steeds effen	A b b C D

hardgekleurd-gekleurdnavelig gemarmerd .	A B b C ^d D ^d
hardgekleurd-gekleurdnavelig effen.	A B B C ^d D ^d
H-type	A b b c c D
wit	A b b c c d d
	of a B ^b C ^c D ^d

Teneinde de juistheid der hypothese te bewijzen, zou terugkruising van verschillende typen noodzakelijk zijn. Bij het ingewikkelde materiaal zou dit echter slechts na eenige jaren kunnen worden uitgevoerd, daar niet eerder homozygote geëxtraheerde typen ter beschikking staan.

HOOFDSTUK III.

Drie chromogene Factoren.

In de vorige hoofdstukken zijn de drie factoren B, C en D voorloopig besproken. Ik heb ze hier bij de betiteling van dit hoofdstuk chromogenen genoemd, omdat zij geen van drieën kleuring der zaadhuid kunnen veroorzaken, indien niet in samenwerking met een nader te bespreken factor A, „grondfactor voor kleur.” Deze wordt in een volgend hoofdstuk besproken. Elk der factoren B, C en D doet echter in samenwerking met den grondfactor, zoowel bij af- als aanwezigheid der beide anderen, pigment in de zaadhuid optreden. Ik moet het slechts aan het gunstig toeval toeschrijven, dat in de uitgangs-bastaardplant genoemde drie factoren heterozygoot voorkwamen, dat het mij mogelijk is geweest ze te onderscheiden en naar mijn meening het materiaal, voor zoover deze factoren betreft, juist te analyseeren.

Ter vergemakkelijking van het begrip, moge hier de werking der verschillende factoren nog even aangeduid worden:

B geeft met A c d de zachtgekleurde zaadhuid, welke in deze combinatie een ongekleurden zoom om den navel heeft.

C geeft met A b d de halfharde kleur. Hierbij is tevens de navelzoom gekleurd.

A B C geeft harde kleuren.

D geeft met A b c een gekleurden navelzoom en veroor-

zaakt tevens het optreden van een zeer regelmatig verspreide aschgrauwe stippeling. Het zaad krijgt daardoor een grijsachtig uiterlijk, wat te zien is bij alle lichtgekleurde boonen, die factor D in hun genotype hebben. In de donkergekleurde zaadhuiden wordt dit kenmerk onzichtbaar. Of dus de combinaties

A B C D en A B C d en idem

A b C D en A b C d phaenotypisch aan de zaadhuidkleur te onderscheiden zijn, hangt af van het al of niet aanwezig zijn van bepaalde kleurversterkingsfactoren.

In het hier volgende wordt het splitsingsgedrag van het materiaal t.o.v. deze drie factoren besproken en worden hunne onderlinge verhoudingen nagegaan. Daarbij hebben we dus rekening te houden met het boven besproken feit n.l., dat niet alle factorencombinaties uit het phaenotype kunnen worden afgelezen.

Gemakkelijk te onderscheiden zijn de volgende constellaties:

A B c d : witnavelig-zachtgekleurd.

A B c D : gekleurdnavelig-zachtgekleurd.

A b c D : gekleurdnavelig-vrijwel wit (H-type).

A B C D + A B C d : hardgekleurd.

A b C D + A b C d : halfhardgekleurd.

Hierbij zijn van beide laatste groepen de combinaties met en zonder D niet steeds te onderscheiden. Bovendien zijn de witte nooit volgens hun genotype te kennen. Ze kunnen n.l. wit zijn door ontbreken van den grondfactor voor kleur of door het ontbreken van alle chromogene factoren.

Ik wil beginnen met de afsplitsingen der drie eerstgenoemde typen na te gaan.

I. Gekleurde boonen met witten (dus ongepigmenteerden) zoom om den navel komen alleen voor in enkele meer teere kleuren, zooals men die afgebeeld vindt op de gekleurde Plaat, fig. 9 tot 24. Op pag. 10 is uiteengezet, dat de afsplitsing van witnavelige boonen in F_2 bifactorieel is, in overeenstemming met de onderstelling, dat de factoren C en D, die elk afzonderlijk gekleurdnaveligheid veroor-

zaken, in de F_1 -plant heterozygoot voorkomen. Hierbij worden witte boonen natuurlijk niet meegerekend, daar deze, indien de grondfactor A afwezig is, alle mogelijke kleurfactoren cryptomeer kunnen bevatten.

In F_2 werden gevonden:

witnavelig : gekleurdnavelig = 12 : 142.

verwacht wordt : witnavelig ($A B c d$) = $\frac{9}{256}$.

gekleurdnavelig ($A B C d = \frac{108}{256} + A B c D = \frac{27}{256} +$

$A b C d = \frac{36}{256} + A b c D = \frac{9}{256}$) = $\frac{180}{256}$.

dus witnavelig : gekl.navelig = 1 : 20.

Tabel II.

Phaenotype F_2	Genotype F_2	Relatieve frequentie	Splitsing F_2 gekl.nav. : witn.
gemarm. zachtgekl. witn.	$A B b c c d d$	$\frac{2}{64}$	o : n
effen " "	$A B B c c d d$	$\frac{1}{64}$	o : n
gemarm. " gekl.n.	$A B b c c D D$	$\frac{2}{64}$	n : o
" " "	$A B b c c D d$	$\frac{4}{64}$	4 : 1
effen " "	$A B B c c D D$	$\frac{1}{64}$	n : o
" " "	$A B B c c D d$	$\frac{2}{64}$	3 : 1
halfhard gekleurd	$A b b C C D D$	$\frac{1}{64}$	n : o
" " "	$A b b C C D d$	$\frac{2}{64}$	n : o
" " "	$A b b C C d d$	$\frac{1}{64}$	n : o
" " "	$A b b C c D D$	$\frac{2}{64}$	n : o
" " "	$A b b C c D d$	$\frac{4}{64}$	n : o
" " "	$A b b C c d d$	$\frac{2}{64}$	n : o
gemarm. hardgekleurd	$A B b C C D D$	$\frac{2}{64}$	n : o
" " "	$A B b C C D d$	$\frac{4}{64}$	n : o
" " "	$A B b C C d d$	$\frac{2}{64}$	n : o
" " "	$A B b C c D D$	$\frac{4}{64}$	n : o
" " "	$A B b C c D d$	$\frac{8}{64}$	20 : 1
" " "	$A B b C c d d$	$\frac{4}{64}$	4 : 1
effen hardgekleurd	$A B B C C D D$	$\frac{1}{64}$	n : o
" " "	$A B B C C D d$	$\frac{2}{64}$	n : o
" " "	$A B B C C d d$	$\frac{1}{64}$	n : o
" " "	$A B B C c D D$	$\frac{2}{64}$	n : o
" " "	$A B B C c D d$	$\frac{4}{64}$	15 : 1
" " "	$A B B C c d d$	$\frac{2}{64}$	3 : 1
H-type	$A b b c c D D$	$\frac{1}{64}$	n : o
"	$A b b c c D d$	$\frac{2}{64}$	n : o
wit	$A b b c c d d$	$\frac{1}{64}$	alle wit

gevonden getallen, omgerekend op $\Sigma = 21$ geeft $1.63 : 19.37$

$$\sigma = \pm 0.36,$$

$$\text{afwijking van het ideaal} = \frac{0.63}{0.36} \sigma = 1.75 \sigma.$$

Al is deze overeenstemming niet mooi, toch is aan de onderstelling, die trouwens *niet berust* op deze cijfergegevens, dat de splitsing bifactorieel is, geen twijfel mogelijk.

Beschouwen we nu de uit de F_2 planten opgekweekte F_3 generaties. Op grond van het boven besprokene verwachten we hier, dat de witnavige F_3 -individuen constant zullen zijn in F_3 , daar zij dubbel recessief zijn; overigens, dat zich constant donkernavige series zullen voordoen naast zulke, die mono- en bifactorieel witnavigen afsplitsen.

Tabel II, pag. 18, geeft een overzicht van de verwachting in de derde generatie.

Samengevat:

$\frac{36}{64}$ splitst geen witnavigen af.

$\frac{4}{64}$ " 25 $\frac{0}{100}$ " "

$\frac{8}{64}$ " 20 $\frac{0}{100}$ " "

$\frac{8}{64}$ " 4.76 $\frac{0}{100}$ " "

$\frac{4}{64}$ " 6.8 $\frac{0}{100}$ " "

$\frac{3}{64}$ " 100 $\frac{0}{100}$ " "

$\frac{1}{64}$ is wit.

Afgezien van de witte en witnavige in F_2 blijven 137 series te beoordeelen. Hier wordt verwacht een verhouding niet splitsend : splitsend = $36 : 24$, gevonden wordt de verhouding $97 : 40$.

Hierbij is in het oog te houden, dat het aantal series, dat witnavigen heeft afgesplitst, niet gelijk is te stellen aan het aantal F_2 planten, dat genotypisch in staat is in de derde generatie witnavigen af te splitsen. Zeker is dit laatste aantal groot. Het $\frac{1}{64} = \frac{1}{64}$ deel der F_3 series zou witnavigen moeten afsplitsen in $\pm 5\%$. Door de kleine afmetingen der series zullen — gelijk door berekening, die mij hier bespaard blijve, blijkt — ongeveer 12 series, die witnavigen in gering percentage moesten afsplitsen, dit niet doen.

Wanneer we dat in rekening brengen, krijgen we voor de verwachting

$$\text{Ideaal} = 36 : 24 = 82 : 55$$

$$\text{gecorrigeerd} = 94 : 43$$

$$\text{gevonden} = 97 : 40$$

met goede overeenstemming.

Daarentegen moet het totaal aantal witnavige op het totaal aantal gekleurde in alle F_3 series samengesteld direct met de verwachting overeenstemmen. Verwachting $\frac{36 \times 0 + 4 \times 25 + 8 \times 20 + 8 \times 4.76 + 4 \times 6.6}{60} \% = 5.40\%$, gevonden 107 witnavige op 1835 totaal gekleurden $= 5.83\%$. Dit stemt dus goed overeen.

Meer gedetailleerd kunnen we de hypothese aan de ervaring toetsen door de splitsing in phaenotypisch van elkaar te onderscheiden groepen na te gaan. De gegevens daarvoor vindt men uitgebreid in de tabellen, aan het einde van dit proefschrift gegeven, en speciaal samengesteld in de volgende tabel.

Tabel III.

Phaenotypische groep F_2	Verwacht percentage witnavige in F_3		Opmerkingen
	Verwachting	Gevonden	
zachtgekleurd gemarmerd-gekleurde navelig	$\frac{2 \times 0 + 4 \times 20}{6} = 13.3\%$	24 op 203 $= 11.8\%$ van totaal aantal gekleurden	afsplitsend 11 series op totaal 20. Het iets te lage percentage is te wijten aan een iets te gering aantal splitsende series. Goede overeenstemming
zachtgekleurd effengekleurde navelig	$\frac{1 \times 0 + 2 \times 25}{3} = 16.7\%$	20 op 143 $= 14\%$ van totaal aantal gekleurden	ook hier goede overeenstemming, in aanmerkingnemende, dat het aantal niet splitsende te groot is
hardgekleurd gemarmerd	$\frac{12 \times 0 + 8 \times 4.76 + 4 \times 20}{24} = 4.92\%$	37 op 637 $= 5.81\%$ van totaal aantal gekleurden	vrij goede overeenstemming.
hardgekl. effen	$\frac{6 \times 0 + 4 \times 6.6 + 2 \times 25}{12} = 6.39\%$	12 op 327 $= 3.69\%$ van totaal aantal gekleurden	percentage te laag, maar σ is hier ook zeker zeer groot en van samengestelden aard

Ook in Tabel IV krijgen we een overzicht over de afsplitsing van witnavelige, echter speciaal ten opzichte van zachtgekleurd-gekleurdnavelige.

Tabel IV.

Phaenotypisch groep F_2	Verhouding gekl. navelig: wit nav. onder de zachtgekleurden in F_3		Opmerking
	Verwachting	Gevonden	
gemarm.-hard-gekleurd	5:3, zoowel onder gemarmerd als effen gekleurd	onder gem.-effen: $71:37 = 5.26:2.74$	De overeenstemming met de verwachting is in 't algemeen goed te noemen. Door het ontbreken van een goede berekeningsmethode voor de standaard-deviatie, kon de graad van overeenstemming niet bepaald worden.
		onder gemarmerd: $44:28 = 4.89:3.81$	
		onder effen: $27:9 = 6:2$	
effen-hardgekl.	5:3	$15:12 = 4.44:3.56$	
gemarm.-zacht-gekleurd-gekl. navelig	5:1 (eigenlijk 65:13.3) zoowel onder gemarmerd als effen gekl.	onder gemarmerd $119:14 = 5.37:0.63$	
		onder effen $60:10 = 5.14:0.86$	
zachtgekl. effen-gekl. navelig	5:1 (precies)	$123:20 = 5.16:0.84$	

Uit deze samenvatting blijkt voldoende, dat de factorencombinaties hier in normale mendelsche verhoudingen te voorschijn komen.

In volkomen overeenstemming met de onderstelling blijkt, dat alle witnavelige F_2 planten in F_3 constant zijn voor dit kenmerk in alle gekleurdzadige afstammelingen. Eveneens blijkt, dat geen enkele F_2 plant, in de halfharde groep

(formule A b C ^D d) ondergebracht, in F₃ een witnavelige heeft gegeven. Ook volgens de hypothese is dit niet mogelijk, daar aan de witnavelige de formule A B c d is toegekend. Evenmin gaven de F₂ planten met zaden van het H-type in F₃ zachtgekleurde.

In de F₄ generatie uit enkele der F₃ series vinden we nog enkele gegevens. Ook hier blijken de witnavelige F₃-planten constant voor dit kenmerk.

Van de zachtgekleurd-gekleurdnavelige splitsen 5 series geen witnavelige af. De F₃ planten hiervan schijnen dus homozygoot te zijn geweest voor factor D. Slechts één serie uit F₃ splitst in gekleurdnavelig: witnavelig = 3 : 10. Aan dit gegeven kan, met het oog op het geringe aantal, weinig waarde worden gehecht.

Uit anders gekleurde F₃-individueen vinden we het volgende

Uit F ₃ No.	F 1.10	18	gekleurdnavelig	: 2	witnavelig
	K 4.5	10	"	: 3	"
	K 5.4	10	"	: 2	"
	K 5.5	8	"	: 1	"
	K 4.1	7	"	: 1	"

Hiervan kon ik de stippeling, veroorzaakt door factor D, waarnemen in de series F 1.10, K 4.1 en K 5.5, waar de splitsing dus bifactorieel verwacht wordt volgens het schema 15 : 1, terwijl in de beide andere series de splitsing monofactorieel zou zijn volgens 3 : 1, waarmede de gevonden cijfers in voldoende overeenstemming mogen beschouwd worden.

Uit de voorafgaande gegevens blijkt voorloopig wel, dat de splitsing gekleurdnavelig: witnavelig volgens $\pm 3:1$ en volgens $\pm 15:1$ kan verlopen; dus zowel mono- als bifactorieel.

II. Zonder uitzondering zijn ook steeds de zachtgekleurd-gekleurdnavelige boonen van alle andere plaenotypen te onderscheiden. Ze verschillen van de hiervoor besprokene genotypisch slechts door de inwerking van factor D. Ge-
kleurde plaat fig. 9—16.

In F_2 is de verhouding, waarin het genotype $A B c D$ optreedt t.o.v. alle anders gekleurde = 30 : 124
 verwacht wordt = 9 : 54 = 1 : 6

experimenteele verhouding, omgerekend op
 $\Sigma = 7$ wordt 1.36 : 5.64

$\sigma = \pm 0.2$, afwijking v. ideaal = 1.8 σ

Onder de 46 F_3 -series, afstammend van *hardgekleurd-gemarmerde* F_2 individuen, vinden we 30 series, die zachtgekleurde afsplitsen, terwijl 16 series dit niet doen. Van deze 16 splitsen echter drie het H-type af. Hieruit volgt de verhouding:

$A B b C c : A B b C C = 33 : 13$

omgerekend op $\Sigma = 3$ wordt 2.15 : 0.85. $\sigma = \pm 0.2$

verwachting = $2 \pm 0.2 : 1 \pm 0.2$

7 series splitsen, voorzoover de zachtgekleurde groep betreft, slechts witnavelige af. H-type komt in deze series niet voor. De F_2 planten waren dus vermoedelijk alle $A B b C c d d$.

Gevonden verhouding in F_2 van genotype $A B b C c d d$:
 alle andere hardgekleurd-gemarmerde = 7 : 39, omgerekend op $\Sigma = 6$ wordt 4.92 : 1.08

verwachting = $5 \pm 0.33 : 1 \pm 0.33$

Zeer goede overeenstemming.

We vinden dus totaal 20 series onder de 46, die in F_3 geen zachtgekleurd-gekleurdnavelige kunnen afsplitsen. Onderstellen we, dat onder de overblijvende de normale verhouding 2 $D d : 1 D D$ wordt aangetroffen, dan zou het te verwachten totaal percentage zachtgekleurd-gekleurdnavelige t.o.v. alle gekleurde over deze 46 F_3 series te zamen als volgt te berekenen zijn:

13 $A B b C C D$ splitsen af 0% zachtgekl.-gekl.navelige

7 $A B b C c d d$ " " 0% " "

17 $A B b C c D d$ " " 18.75% " "

9 $A B b C c D D$ " " 25% " "

dus totaal $\frac{13 \times 0 + 7 \times 0 + 17 \times 18.75 + 9 \times 25}{46} = 11.60\%$

Gevonden werden totaal 71 op 637 = 11.15% zachtgekleurd-gekleurdnavelige, dus in zeer mooie overeenstemming met de verwachting.

Beschouwen we daarentegen de 26 F_3 -series, afstammend van *hardgekleurd-effen* F_2 individuen dan vinden we: 14 series splitsen geen zachtgekleurde af, vermoedelijk

$$F_2\text{-genotype} = A B B C C D^d$$

7 series splitsen zachtgekleurde af, zoowel witnavelig als gekl.navelig = $A B B C c D d$

2 series splitsen zachtgekleurde af, alle witnavelig
 $A B B C c d d$.

Van de 3 overblijvende series is vermoedelijk, doch tamelijk onzeker, de formule $A B B C c D D$, zij splitsen n.l. in gering aantal gekleurdnavelig-zachtgekleurde af.

De verwachte verhouding $A B B C C D^d : A B B C c D d : A B B C c d d : A B B C c D D = 4 : 4 : 2 : 2$. De gevonden verhouding omgerekend op $\Sigma = 12$ is 6.46 : 3.23 : 0.92 : 1.39, stemt hier slecht mede overeen.

De verdeeling van deze 26 series over de 4 genotypische groepen is echter verre van betrouwbaar door de opvallend geringe afsplitsing van zachtgekleurde in deze F_3 series. In deze groep zou men toch op grond dezer verdeeling mogen verwachten:

$$\frac{14 \times 0 + 12 \times 25}{26} = 11.54 \% \text{ zachtgekleurde}$$

gevonden : 27 zachtgekl. op totaal 341 gekl. = 8.51 %.

Het te kort is te wijten aan te weinig voorkomen van zachtgekl.-gekl.navelige. Deze zouden te verwachten zijn in

$$\frac{14 \times 0 + 7 \times 18.75 + 2 \times 0 + 3 \times 25}{26} = 7.93 \%$$

gevonden 14 zachtgekl.-gekl.navelig op totaal 341 gekl. = 4.11 %. Het is zeer goed mogelijk, dat van de 14 niet zachtgekleurde afsplitsende series eenige wel dit plaenotype zouden hebben bevat bij grooter aantal per F_3 serie. Hierdoor wordt de verwachting van zachtgekl.-gekl.navelige in percentage nog hooger dan 7.93, de afwijking dus nog grooter. Beschouwen we speciaal die F_3 series, die zoowel witnavelige als gekleurdnavelige hebben afgesplitst, dan mogen we (daar het genotype = $A B B C c D d$) verwachten 18.75 % zachtgekl.-gekl.navelige t.o.v. totaal aantal gekleurde.

We vinden hier over 7 F_3 series te zamen:

$$10 \text{ zachtgekl.-gekl.navelige op totaal } 98 \text{ gekl.} = 10.20 \%$$

verwachting 18.75% $\sigma = \pm 3.93\%$ afwijking van het ideaal $= \frac{8.45}{3.93} \sigma = 2.15 \sigma$.

III. Voor het H-type moge hier naar vroegere beschouwingen verwezen worden. Gekleurde plaat fig. 25. Genotypische formule $A b c D$.

In F_2 was de verhouding H-type: anders gekleurd $= 8:146$. Verwacht wordt, uit $[A] B b C c D d$ (genotypische formule der F_1 plant).

$$\text{H-type } A b c D = \frac{3}{64}$$

$$\text{anders gekleurd } A B \overset{c}{C} \overset{d}{D} (\frac{48}{64}) + A b C \overset{d}{D} (\frac{12}{64}) = \frac{60}{64}$$

$$\text{dus H-type: anders gekleurd} = 1:20$$

gevonden verhouding, omgerekend op $\Sigma = 21 = 1.09:19.91$

in zeer goede overeenstemming met $\sigma = \pm 0.36$.

In de derde generatie zullen we, volgens onderstelling, splitsingsverhoudingen kunnen verwachten als aangegeven in tabel V.

Tabel V.

Genotype F_2	Phaenotype F_2	Frequentie F_2	Afsplitsing $\%$ H-type
$B B \overset{c}{C} \overset{d}{D}$	effen hard en zachtgekl.	$\frac{16}{64}$	0
$B b C C \overset{d}{D}$	hardgekleurd gemarmerd	$\frac{8}{64}$	0
$B b C c D D$	" "	$\frac{4}{64}$	6.6
$B b C c D d$	" "	$\frac{8}{64}$	4.76
$B b C c d d$	" "	$\frac{4}{64}$	0
$B b c c D D$	zachtgekl. gem. donkern.	$\frac{2}{64}$	25
$B b c c D d$	" " "	$\frac{4}{64}$	20
$B b c c \overset{D}{d}$	zachtgekl. gem. witnav.	$\frac{2}{64}$	0
$b b C C \overset{d}{D}$	halfhard-gekleurd effen	$\frac{4}{64}$	0
$b b C c D D$	" " "	$\frac{2}{64}$	25
$b b C c D d$	" " "	$\frac{4}{64}$	20
$b b C c d d$	" " "	$\frac{2}{64}$	0
$b b c c D$	H-type	$\frac{3}{64}$	100
$b b c c d d$	wit	$\frac{1}{64}$	0 allen wit

Samengevat:

$\frac{4}{64}$ splitst H-type af in 6.6% der gekleurden.

$\frac{8}{64}$ " " " " 4.76% " "

$\frac{4}{64}$ " " " " 25% " "

$\frac{8}{64}$	splitst H-type af in	20	%	der gekleurde.
$\frac{3}{64}$	"	"	"	"
$\frac{36}{64}$	"	"	"	"
$\frac{1}{64}$	"	"	"	"

Over de geheele F_3 populatie worden verwacht (waarbij niet meegerekend de series uit witzadige F_2 -planten en uit die met H-type):

$$\frac{36 \times 0 + 8 \times 20 + 4 \times 25 + 8 \times 4.76 + 4 \times 6.6}{60} = 5.41 \%.$$

gevonden werd 118 op 1858 totaal gekleurd = 6.35 %, wat, gezien een zeker groote waarschijnlijk afwijking, goede overeenkomst mag genoemd worden.

In de tabel VI vinden we nader aangegeven de afsplitsing van H-type in verschillende phaenotypische groepen.

Tabel VI.

Phaenotype	Percentage H-type t.o.v. totaal aantal gekleurden		Opmerkingen
	Verwachting	Gevonden	
gem. zachtgekl. donker- navelig	$\frac{2 \times 25 + 4 \times 20}{6}$ = 21.67 %	48 op 251 = 19.12 %	vrij goede overeenstemming
gemarmerd hardgekl.	$\frac{12 \times 0 + 8 \times 4.76 + 4 \times 6.6}{24}$ = 2.7 %	17 op 637 = 2.67 %	zeer goede overeenstemming
halfhard gekleurd effen	$\frac{6 \times 0 + 4 \times 20 + 2 \times 25}{12}$ = 10.83 %	50 op 381 = 13.12 %	vrij goede overeenstemming

De overeenstemming met de verwachting is vrij goed.

In de F_4 generatie vond ik slechts weinig afsplitsing van H-type. Uit F_3 zachtgekl. gemarmerd-gekl. navelig in de series A 3.3; A 3.4; K 5.3; K 5.6; M 1.1 en M 1.6, te zamen 13 H-typen tegen 61 anders gekleurd. Nemen we aan, dat verwacht mocht worden 3 anders gekl.: 1 H-type (in werkelijkheid zijn vermoedelijk 5 dezer series uit een DD plant, één uit een Dd, zoodat verwacht wordt H-type in $\frac{5 \times 25 + 20}{6} = 24.2 \%$), dan is dus waargenomen de verhouding 3.3 : 0.7 met $\sigma = \pm 0.2$.

Indien we deze ééne D d serie weglaten, vinden we

$$48:13 = 3.15:0.85 \text{ met } \sigma = \pm 0.22.$$

In andere series wordt het H-type niet afgesplitst. In ieder geval mag ook hier met voldoende grond tot bifactorieele splitsing in F_2 , tot uni- en bifactorieele splitsingen in F_3 series besloten worden.

Na de speciale behandeling van enkele splitsingsgevallen, hierboven uitgewerkt, is het van belang na te gaan, of de drie besproken factoren benevens factor A, geheel als vrije mendelsche factoren te beschouwen zijn, dan wel of hier grond is voor het onderstellen van koppelingen. We hebben enkele vrij hooge afwijkingen van de verwachting hierboven genoemd. Deze afwijkingen overschrijden echter niet de grenzen, die voor waarschijnlijkheid op ideaal $\pm 3 \sigma$ zijn gesteld.

Toch zijn ze van dien aard, dat een nadere beschouwing zeer noodig is. Allereerst wil ik nagaan de verhoudingen $AB:Ab$ en $AC:Ac$.

$AB:Ab$; verwachting in $F_2 = 3:1$.

De factoren AB vinden we in de zachtgekleurde en de hardgekleurde. Ab in de halfhardgekleurde en het H-type, tevens in de witte met genotype. Ab c d.

Deze laatste worden verwacht in $\frac{3}{256}$, indien de vier factoren A, B, C en D onafhankelijk zijn. De verwachting $AB:Ab$ onder gekleurde is dan

$$\text{voor } F_2 = 48:15 = 16:5$$

$$\text{gevonden} \quad 114:36$$

$$\text{omgerekend op } \Sigma = 21 \quad 15.95:5.05 \text{ met } \sigma = \pm 0.73.$$

In zeer goede overeenstemming met verwachting.

Onder verschillende groepen F_3 -series uit bepaalde phaenotypisch gelijkwaardige F_2 -individuen vinden we het volgende:

F_2 : zachtgekl.gemarmerd-gekl.navelig A B b c D

verwachting $AB:Ab$ onder gekleurde:

$$(A B c D + A B c d): A b c D = 36:10$$

$$\text{gevonden } AB:Ab = 203:48 = 37.2:8.8$$

met goede overeenstemming.

F_2 : hardgekl.gemarmerd $A B b C D + A B b C d$
 verwachting $A B : A b$ onder gekleurde in F_3
 in alle series te zamen = 16 : 5
 gevonden : 524 : 113 = 17.28 : 3.72, in matig
 goede overeenstemming.

M.i. zijn de gegevens niet zoodanig, dat aan eenige afwijking van eenvoudige mendelsche splitsing behoefte te worden gedacht; hiervoor pleit vooral de F_2 generatie.

$AC : Ac$ verwachting in $F_2 = 3 : 1$.

De factorencombinatie AC vinden we in de hardgekleurde en halfharde boonen; de combinatie Ac in de zachtgekleurde en het H-type, tevens in de witte met genotype $A b c d$.

Deze laatste worden verwacht in $3/256$.

De verwachting $AC : Ac$ onder gekleurde is voor $F_2 = 16 : 5$. gevonden 100 : 50, omgerekend op $\Sigma = 21$ wordt 14 : 7 met $\sigma = \pm 0.73$. Afwijking van het ideaal = $\frac{2}{0.73} \sigma = 2.74 \sigma$.

Deze afwijking is van dien aard, dat groote twijfel aan de onafhankelijkheid der factoren A en C gerechtvaardigd is. Slechts in 6 op 1000 gevallen kan een dergelijke afwijking bij factorenafhankelijkheid verwacht worden.

Onder de halfhardgekleurde verwachten we op grond van onafhankelijkheid der factoren A en C het volgende:

F_2 -individen = $A b C D + A b C d$

$F_2 : AC : Ac = 8 : 1$

gevonden 331 : 50 = 7.82 : 1.18, wat in redelijk goede overeenstemming is met de verwachting.

Hierbij vinden we onder 28 F_3 -series 17 series die H-type afsplitsen en waarvan dus de F_2 -plant de formule $A b b C c D$ moet hebben gehad, tegen 11, die of de formule $A b b C C D$ of $A b b C d d$ hadden.

De verwachte verhouding hiervan is 12 : 7.

gevonden 17 : 11 omgerekend op $\Sigma = 19$ wordt 11.54 : 7.46 met $\sigma = \pm 1.7$ in zeer goede overeenstemming.

Er zijn in deze groep onder 28 F_3 -series minstens 8, die homozygoot zijn voor A , daar hier geen witte worden afgesplitst. Indien er afstooting bestond tusschen A en C , waarop de gegevens der F_2 zouden wijzen, dan zou het aantal $A A b C$ aanzienlijk minder dan $1/3$ der totale $A b C$

moeten bedragen. Het juiste aantal A A kan hier niet bepaald worden, daar onder de series, die wel witte afsplitsen, er nog kunnen voorkomen uit F_2 -planten met de formules A A b b C c D d en A A b b C c d d. We mogen dus gerust aannemen, dat het aantal A A ongeveer $\frac{1}{3}$ van het aantal dezer groep bedraagt. Steun voor een onderstelde afstooting der factoren A en C kunnen we hier dus allerm minst vinden. Ten slotte kunnen we in nog een groep F_3 -series de splitsing A C : A c nagaan, n.l. in de groep afstammend van *hardgekleurd-gemarmerde* F_2 individuen.

Hier mogen we verwachten (men bespare mij hier de uitvoerige berekening) A C : A c = 160 : 29

gevonden 512 : 125 = 152 : 37, met vrij goede benadering.

In deze groep vinden we onder de series uit 46 F_2 -individuen 30 series, die zachtgekleurde bevatten, benevens 3 series, die H-type afsplitsen en geen zachtgekleurde. Er zijn dus totaal 33 series afstammend van F_2 planten met genotype A B b C c tegen vermoedelijk 13 van het genotype A B b c c.

Te verwachten was een verhouding 2 : 1.

gevonden werd, omgerekend op $\Sigma=3$ 2.15 : 0.85 met $\sigma = \pm 0.2$ in goede overeenstemming.

Het aantal F_2 individuen, dat geen witzadige afsplitst is hier 10 tegen 36 wel afsplitsende. De verwachting is splitsend : niet splitsend = 30 : 6. Van de 30 splitsende zijn echter slechts 24 monofactorieel (A a.)

2 bifactorieel (A A B b C c d d)

4 trifactorieel (A A B b C c D d)

We zullen dus een verhouding moeten vinden tusschen 2 : 1 en 5 : 1 gelegen, waaraan de gevonden verhouding 36 : 10 zeer wel voldoet.

Ook deze uiteenzetting doet zien, dat een afstooting der factoren A en C niet waarschijnlijk is, al blijft de verhouding der factorencombinaties A C en A c in F_2 van dien aard, dat een nieuw na-onderzoek ook van uit dit gezichtspunt noodig is.

A B C : A B c. Hierbij zijn A B C alle hardgekleurd, A B c alle zachtgekleurd.

De verhouding dezer typen in F_2 zou volgens verwach-

ting moeten zijn $= 3 : 1$, waargenomen $75 : 42$, omgerekend op $\Sigma = 4$ wordt $2.56 : 1.44$, met $\sigma = \pm 0.16$. Afwijking van het ideaal $= \frac{4.4}{1.8} \sigma = 2.75 \sigma$.

Onder gemarmerde in F_2 was de verwachting eveneens $3 : 1$. Waargenomen $46 : 29$; omgerekend op $\Sigma = 4$ wordt $2.45 : 1.55$ met $\sigma = \pm 0.2$ en afwijking van het ideaal $= \frac{5.5}{2.0} \sigma = 2.75 \sigma$.

Onder effengekleurde in F_2 was de verwachting eveneens $3 : 1$, waargenomen $29 : 13$, omgerekend op $\Sigma = 4$ $2.76 : 1.24$ met $\sigma = \pm 0.27$, afwijking van het ideaal $= \frac{2.4}{2.7} \sigma = 0.89 \sigma$.

$ABC : AbC$ d.w.z. hardgekleurd : halfhardgekleurd. Verwachting in $F_2 = 3 : 1$. Waargenomen $75 : 28$. Omgerekend op $\Sigma = 4$ wordt $2.91 : 1.09$ met $\sigma = \pm 0.17$ in goede overeenstemming.

$ABcD : AbcD$ d.w.z. zachtgekl.-gekl. navelig : H-type wordt in F_2 verwacht volgens $3 : 1$, waargenomen $30 : 8$ omgerekend op $\Sigma = 4$ wordt $3.16 : 0.84$ met $\sigma = \pm 0.28$ in goede overeenstemming.

$ABCD : AbcD$ d.w.z. halfhardgekl. : H-type wordt in F_2 verwacht volgens $4 : 1$ waargenomen is $28 : 8$; omgerekend op $\Sigma = 5$ wordt $3.89 : 1.11$ met $\sigma = \pm 0.33$ in zeer goede overeenstemming.

Alleen de verhouding $ABC : ABc$ in F_2 geeft dus een belangrijke afwijking van de verwachting, de andere pleiten vóór normale mendelsche splitsing.

In F_3 vinden we hetgeen in Tabel VII is aangegeven (pag. 31).

In de F_4 series uit gemarmerd-hardgekl. vinden we de halfharde in navolgende verhouding tot de hardgekleurde. In 17 series tezamen vinden we hardgekl.-gemarmerd 76, hardgekl.-effen 35, halfhardgekl. 46.

omgerekend op $\Sigma = 4$ wordt dit $1.94 : 0.89 : 1.17$.

Hierbij behooren de standaarddeviaties:

voor $1.94 \sigma = \pm 0.11$

voor $0.89 \sigma = \pm 0.14$

voor $1.17 \sigma = \pm 0.14$

We vinden hier dus een afwijking van de verwachting, betreffende het aantal halfhardgekleurde, tegengesteld aan die in de F_3 -generaties.

Tabel VII.

Phaenotypische groep van F_2 individuen	Factorencombinatie waarvan de verhouding wordt nagegaan	Verwachte verhouding in F_3	Gevonden verhouding		Opmerkingen
			Absoluut	Relatief	
hardgekl. gemarm.	BC : Bc	240 : 43	416 : 108	225 : 58	
hardgekl. effen	BC : Bc	5 : 1	314 : 27	5.52 : 0.48	
hardgekl. gemarm.	BC : bC	3 : 1	416 : 96	3.25 : 0.75	Hier moeten alle series splitsen volgens 3:1 $\sigma = \pm 0.077$ afwijking v.h. ideaal = 3.25 σ
hardgekl. gemarm.	Bc : bc	24 : 5	108 : 17	25.06 : 3.94	
zachtgekl. gekl.nav.	Bc : bc	18 : 5	203 : 48	18.6 : 4.4	
hardgekl. gemarm.	bC : bc	31 : 4	96 : 17	29.73 : 5.27	
halfhardgekleurd	bC : bc	6 : 1	331 : 50	6.08 : 0.92	

Wat als reden mag gelden voor de werkelijk zeer groote afwijkingen, hier en daar aangetroffen, kan ik niet aangeven. Eenmaal vinden we — n.l. in F_2 — dat de *factoren combinatie* $A B C$ te weinig, de *combinatie* $A B c$ te vaak vertegenwoordigd is; een andermaal vinden we daarentegen — n.l. in de F_3 series hardgekl.gemarmeerde F_2 -individuen — dat de *combinatie* $A B C$ te vaak vertegenwoordigd is tegenover de *combinatie* $A b C$. Aan afstooting van de factoren B en C kan dus niet gedacht worden, daar in dat geval ook in de F_3 series deze zelfde afstooting zich moet openbaren. Het is in zulke gevallen altijd mogelijk zich met behulp van hulphypothesen een schijnverklaring te verschaffen. Ik meen echter, dat eenige nieuwe proefseries, speciaal te nemen tot onderzoek van het betreffende punt, daarover licht zullen moeten geven.

Ik meen, dat niet voldoende termen aanwezig zijn om te besluiten tot afstooting of koppeling der factoren B en C.

Omtrent de verhouding van factor D met de factoren A, B en C is niet veel gegeven. De tabel VI op pag. 26 geeft hieromtrent eenig inzicht, evenals de navolgende tabel.

Tabel VIII.

Phaenotypische F ₂ groep	Verwachte ver- houding B c D : b c D in F ₃	Gevonden ver- houding	Opmerkingen
Hardgekl. gemarm.	3 : 1	71 : 17 = 3.23 : 0.77	met $\sigma = \pm 0.18$ in goede over- eenstemming
zachtgekl. gemar- merd-gekl. navelig	3 : 1	179 : 48 = 3.15 : 0.85	met $\sigma = \pm 0.11$ in goede over- eenstemming
verhouding in F ₂	3 : 1	30 : 8 = 3.16 : 0.84	met $\sigma = \pm 0.28$ in goede over- eenstemming

Men krijgt hier voldoende cijfers en voldoende overeenstemming met de te verwachten verhouding, om te besluiten, dat de factorencombinaties B c D : B c d en B c D : b c D in normale, mendelsche verhoudingen optreden. Dat de combinatie A b c D in normaal aantal optreedt, daarvoor pleiten de gegevens verzameld in tabel VI pag. 26, vooral echter de overeenstemming tusschen het verwachte aantal H-typen met het gevonden aantal in F₂.

Ten slotte wil ik nog een vergelijking geven tusschen de verwachte verhouding der verschillende phaenotypische groepen en de gevonden verhouding in F₂.

Tabel IX.

	Hardgekl. gemarm.	Hardgekl. effen	Halfhard gekleurd	Zachtgekleurd				H-type	Wit
				Gemarmerd		Effen			
				Gekl.nav.	Witnav.	Gekl.nav.	Witnav.		
gevonden	46	29	28	20	9	10	3	8	58
omgerekend $\Sigma = 256$	55.81	35.18	33.97	24.27	10.92	12.13	3.64	9.73	70.37
verwachting	72	36	36	18	6	9	3	9	67
σ	± 7.9	± 6.1	± 6.1	± 4.5	± 2.66	± 3.25	± 1.85	± 3.25	± 7.8
afwijking	$- 2.05 \sigma$	$- 0.13 \sigma$	$- 0.5 \sigma$	$+ 1.4 \sigma$	$+ 1.85 \sigma$	$+ 0.96 \sigma$	$+ 0.34 \sigma$	$+ 0.23 \sigma$	$+ 0.43 \sigma$

HOOFDSTUK IV.

Over gemarmerdheid der Zaden.

Een der meest belangwekkende problemen van het behandelde gebied is, dat de gemarmerdheid der zaadhuid van talrijke boonenbastarden niet constant te verkrijgen is en tevens de eigenaardige getalsverhouding waarin, indien dit het geval is, gemarmerdzadige en effenzadige in de tweede en verdere generaties optreden. Shull⁷⁾ nam het eerst de verhouding gemarmerd : effen gekleurd : wit als 6 : 6 : 4 aan (of gemarmerd : effen gekleurd = 1 : 1) en verklaarde het verschil tusschen constant gemarmerde rassen en de gemarmerde bastarden, door voor ieder der beide gevallen een afzonderlijke factor voor gemarmerdheid aan te nemen. In het geval der niet constant te verkrijgen gemarmerdheid zou de factor voor gemarmerdheid slechts bij heterozygotie gemarmerdheid veroorzaken. Von Tschermak¹¹⁾ identificeert de beide door Shull aangenomen factoren, terwijl zijn associatie-dissociatie hypothese het verschil tusschen constante en niet-constant te verkrijgen gemarmerdheid moet verklaren. Zie hiervoor pg. 44. Voor de verklaring van dit laatste verschijnsel (niet constante gemarmerdheid) neemt hij de verklaring van Shull over, dat zoowel MM- als mm planten effen gekleurd zijn.

Emerson²⁾ echter onderstelt, dat gemarmerdheid aan de samenwerking van twee factoren te danken zou zijn. In Shaw en Norton⁶⁾ vinden we hieromtrent de volgende opmerking:

"Emerson develops another theory, suggested by Spillman, which supposes mottling to be due to two factors which may exist separately in the heterozygous mottled forms or coupled in those forms which breed true to the mottled characters."

"This theory supposes, that mottling is brought about by two factors Y and Z, which are coupled in the case of true-breeding mottled varieties, but may be separately borne by distinct varieties and in such cases are inherited independently."

Hier schuilt minstens genomen een fout in de wijze van uitdrukken; bij onafhankelijke overerving zou toch constante gemarmerdheid kunnen optreden. Schrijven we de beide typen van gemarmerdheid aan de werking van dezelfde factoren toe, dan moeten we in het eene geval *absolute koppeling* in het andere geval *absolute afstooting* aannemen.

Inderdaad verklaart deze opvatting de verhouding gemarmerd : effen = 1 : 1, echter is de verklaring weer hypothetisch, en niet in overeenstemming te brengen met de verhouding 2 : 1, die in de derde generatie van mijn materiaal voorkomt.

Ik wil echter nogmaals op de verklaring van Von Tschermak terugkomen. Toegegeven moet worden, dat de getalsverhoudingen meestal zeer sterk tot 1 : 1 naderen. De associatie-dissociatie verklaring (die niet meer dan een moeilijk te begrijpen hypothese is) is echter niet zonder bestrijding gebleven.

Kajanus⁴⁾ verzet er zich tegen, meent dat de getallengegevens niet in voldoende overeenstemming zijn met de verwachting en wijst daarbij op zijn eigen gegevens, die echter zeer onvoldoende zijn.

Hij stelt er tegenover, dat men „ebensogut annehmen kann, dass die Marmorierung gerade durch die Heterozygotie hervorgerufen wird, ev. in Uebereinstimmung mit der Ansicht Plates, dass derjenige Factor, welcher heterozygotisch die Marmorierung bewirkt, ein Verteilungsfactor ist, der in homozygotischem Zustande gleichmässige Färbung mitführt."

Nader wordt niet vastgelegd, welke factor hier bedoeld

kan worden, om de eenvoudige reden, dat hij geen factoren-analyse kon maken uit zijn gebrekkig materiaal; evenmin wordt aangeduid een andere theoretische splitsingsverhouding, waarmede de gegevens wel in overeenstemming zouden zijn.

Tegenover de gevoelsargumenten van Kajanus wil ik hier trachten te bewijzen of ten minste waarschijnlijk te maken, dat de genoemde hypothese van Shull en Von Tschermak berust op een onjuiste genetische appreciatie der phaenotypen en dat tenminste voor het door mij behandelde splitsingsgeval een meer gecompliceerde, maar tevens meer rationeele verklaring mogelijk is.

In de F_2 -generatie der kruising Bruine boon $\times$ Spersieboon treden op 75 gemarmerdzadige, 71 effengekleur-zadige, 8 van het H-type en 58 witzadige planten; dit geeft een vrij zuivere benadering tot de verhouding 6 : 6 : 4. Om-gerekend op het combinatiegetal 16 krijgen we namelijk 5.66 : 5.96 : 4.38, waarbij het H-type als effen gekleurd gerekend is; de verwachting was $6 \pm 0.53 : 6 \pm 0.53 : 4 \pm 0.47$.

In het hiervolgende zal ik evenwel steeds slechts op de verhouding gemarmerd : effen onder de gekleurdzadigen ingaan.

Om te beginnen moet ik terugwijzen naar het in hoofdstuk I behandelde, waar de verschillende typen der F_2 -en F_3 -generaties worden besproken en waar daaraan bepaalde factoren-formules worden toegekend. Daaruit blijkt, dat

Tabel X.

Genotypen	Phaenotypen	Frequentie in F_2	Gemarmerd, effen of ongekleurd
[A] B C D	hardgekleurd	$81/256$	zoowel gemarmerd als effen
[A] B C d	"	$27/256$	" " " "
[A] B c D	zachtgekleurd	$27/256$	" " " "
[A] B c d	"	$9/256$	" " " "
[A] b C D	halfhardgekl.	$27/256$	alleen effengekleurd
[A] b C d	"	$9/256$	" "
[A] b c D	H-type	$9/256$	alleen wit-donkernav. (H-type)
[A] b c d	ongekleurd	$3/256$	alleen ongekleurd
$\begin{smallmatrix} B C D \\ a b c d \end{smallmatrix}$	"	$64/456$	" "

van alle kleurtypen slechts die gemarmerd voorkomen, aan welke de formule AB werd gegeven; de andere gekleurden n.l. Ab cD, Ab C d en Ab CD zijn nooit gemarmerd. Wanneer we speciaal met de factoren A, B, C en D rekening houden kunnen zich de in tabel X aangegeven combinaties voordoen, waarbij aangegeven wordt de frequentie in F_2 , in de voor- onderstelling, dat alle factoren onafhankelijk van elkaar zijn.

Dus de frequentie van de kleurgroepen, die zoowel gemarmerd als effen voorkomen is $\frac{144}{256}$
 van die, welke alleen effen voorkomen $\frac{36}{256}$
 van het H-type $\frac{9}{256}$
 wit $\frac{67}{256}$

Indien we nu de vooronderstelling opwerpen, dat gemarmerdheid veroorzaakt wordt door heterozygotie van factor B, steunend op het voorafgaande, dan verwachten we eenvoudig mendelistisch onder de AB boonen met frequentie $\frac{144}{256}$:

gemarmerde met frequentie $\frac{2}{3} \times \frac{144}{256} = \frac{6}{16}$
 effene " " $\frac{1}{3} \times \frac{144}{256} = \frac{3}{16}$

Bovendien zijn effen alle halfharde met frequentie $\frac{36}{256} = \frac{9}{64}$. Met die van de vorige groep er bij geteld komen effengekleurde voor met een frequentie $\frac{9}{64} + \frac{3}{16} = \frac{21}{64}$.

Hier wordt het H-type niet bijgerekend.

De theoretische verhouding gemarmerd : effengekleurd stel ik dus op 24 : 21.
 experimenteel 75 : 71,

omgerekend op $\Sigma = 45$ 23.12 : 21.88
 verwachting 24 ± 1.36 : 21 ± 1.86

De afwijking van het ideaal is dus kleiner dan de standaardafwijking.

Echter ook met een theoretische verhouding 1 : 1 is er voldoende overeenstemming n.l. omgerekend op $\Sigma = 2$ is de experimenteele splitsing (met inbegrip van het H-type) = 0.97 : 1.03; waarschijnlijke afwijking van de verwachting $\sigma = \pm \sqrt{\frac{1}{16}} = 0.08$.

Op grond der voorstelling van Von Tschermak zullen waarschijnlijk echter de H-typen ook nog de marmeringsfactor cryptomeer kunnen bevatten.

Dan moeten we berekenen de overeenstemming gemarmerd : effen (met uitzondering van het H-type) = 75 : 71 met theoretisch 1 : 1

omgerekend op $\Sigma 2 = 1.03 : 0.97$

met $\sigma = \pm \sqrt{\frac{1}{146}} = 0.08$

eveneens goede overeenstemming.

De gegevens van de F_2 generatie pleiten dus zoowel voor de verhouding 1 : 1 als voor 32 : 28.

De beide alternatieve hypothesen hebben echter verschillende consequenties t.o.v. de F_3 en verdere generaties. Terwijl volgens Shull en Von Tschermak uit gemarmerdzadige in alle volgende generaties gemarmerd- en effenzadige in eenzelfde verhouding 1 : 1 moeten optreden, is dit bij mijn veronderstelling niet het geval, maar moeten verschillende splitsingsverhoudingen in F_3 tot uiting komen. Onder de F_2 planten bevinden zich theoretisch de volgende genenconstellaties; aangegeven is daarbij de frequentie in F_2 en het percentage gemarmerde in F_3 .

Tabel XI.

Genotypen	Phaenotypen	Frequentie in F_2	Percentage gemarmerd van de gekleurde boonen met uitzondering van H-typen
A B B ^c ^d C D	effengekl. hard- en zacht gekleurd	$\frac{48}{256}$	0 %
A B b C C D D	hardgekleurd-gemarmerd	$\frac{6}{256}$	50 %
A B b C C D d	"	$\frac{12}{256}$	50 %
A B b C C d d	"	$\frac{6}{256}$	50 %
A B b C c D D	"	$\frac{12}{256}$	53.3 %
A B b C c D d	"	$\frac{24}{256}$	53.3 %
A B b C c d d	"	$\frac{12}{256}$	53.3 %
A B b c c D D	zachtgekl.-gekl.nav.-gem.	$\frac{6}{256}$	66.6 %
A B b c c D d	"	$\frac{12}{256}$	66.6 %
A B b c c d d	zachtgekl.-witnav.-gem.	$\frac{6}{256}$	66.6 %
A b b ^c C D	halfhardgekleurd	$\frac{26}{256}$	0 %
A b b C d d	"	$\frac{9}{256}$	0 %
A ^b ^c ^d b c d	wit	$\frac{3}{256}$	alle wit
a B C D	wit	$\frac{64}{256}$	alle wit

Volgens Von Tschermak alle in 50 %

Samengevat $\frac{4.8}{256} + \frac{4.5}{256} = \frac{9.3}{256}$ der F_2 -planten hebben effen-gekleurde zaden en splitsen geen gemarmerdzadige af in F_3 .

$\frac{9.6}{256}$ der F_2 planten zijn gemarmerdzadig. Hiervan splitst $\frac{24}{256}$ gemarmerdzadige af in 50 % der gekleurdzadige

$\frac{48}{256}$ " " " 53.3 % " "

$\frac{24}{256}$ " " " 66.6 % " "

waarbij dus het H-type niet onder de gekleurde wordt meegerekend.

De verwachting over de geheele F_3 -generatie van gemarmerdzadige F_2 planten is, dat

$$\frac{50 + 55.3 + 66.6}{3} = \frac{172}{3} = 57.3\% \text{ gemarmerd is.}$$

Gevonden is 531 gemarmerd : 364 effen = 59.3 % gemarmerd.

Deze overeenstemming is, gezien de groote standaardafwijking, zeer bevredigend.

Onder de verschillende groepen krijgen we het volgende:

Tabel XII.

Genotypen in F_2	Phaenotypen in F_2	Percentage gemarmerden in F_3	
		Verwachting	Gevonden
$A B b c c D D$ $A B b c c D d$ $A B b c c d d$	} zachtgekleurd	66.6 %	179 gemarmerd op 275 totaal gekleurd = 65.1 %. $\sigma = \pm 2.8\%$, zeer goede overeenstemming
$A B b C C D D$ $A B b C C D d$ $A B b C C d d$			in 12 series 87 gem. op 168 totaal gekl. = 51.8 %. $\sigma = \pm 3.8\%$ zeer goede overeenstemming
$A B b C c D D$ $A B b C c D d$ $A B b C c d d$			in 33 series 257 gem. op 436 totaal gekl. = 58.9 %. $\sigma = \pm 2.37$, afwijking van het ideaal $\frac{5.6}{2.37} = 2.3 \sigma$

Het percentage gemarmerde onder de nakomelingen van gemarmerd-hardgekleurde blijkt dus iets te groot te zijn, hoewel vallend binnen het theoretisch vereischte $\pm 3 \sigma$.

Onder de zachtgekleurdzadige F_3 -nakomelingen der hardgekleurden vinden we gemarmerd : effengekleurd = 72 : 36. Hier dus zuivere overeenstemming met theoretisch te verwachten 66.6% gemarmerd.

In F_2 was de verhouding zachtgekleurd-gemarmerd : zachtgekleurd-ffen = 27 : 13. Ook hier dus volledige overeenstemming met de verwachting.

Onder de hardgekleurdzadige F_3 -nakomelingen van hardgekleurd-gemarmerde vinden wij gemarmerd : effen = 280 : 136, dus 67.3% gemarmerd, in zeer goede overeenstemming met het verwachte percentage 66.6% en $\sigma = \pm 2.3\%$.

In F_2 was deze verhouding = 46 : 25, dus 64.8% gemarmerd met $\sigma = \pm 5.6\%$, eveneens met de verwachting in zeer goede overeenstemming.

De oorzaak van het te hoog percentage gemarmerde in F_3 onder de nakomelingen van hardgekleurd-gemarmerde is, dat het aantal halfhardgekleurde (formule A b b C^c C) te klein is. We vinden nl. in alle hiertoe behoorende series tezamen de verhouding:

hardgekl. (A B B C) : halfhardgekl. (A b b C) = 136 : 96 = 1.17 : 0.83, met σ van verhouding = 0.066, afwijking van het ideaal = $\frac{17.0}{66} \sigma = 2.5\sigma$.

De verwachte verhouding van A B B C : A b b C uit de gemarmerde A B b C = 1 : 1.

Daar echter in F_2 de verhouding hardgekl. effen : halfhardgekl. effen was = 28 (29?) : 25 is het niet onaannemelijk de gevonden getalsverhouding in F_3 op grond van de hier voorgestelde theoretische te verklaren. De kans, dat de experimenteele cijfers buiten het ideaal van $\pm 2.5 \sigma$ vallen = 1.621%. In 16 gevallen op 1000 kunnen we dus een dergelijke afwijking verwachten. Deze waarschijnlijkheid is te groot om verworpen te worden.

Uit eenige F_4 -generaties, opgekweekt uit enkele F_3 -planten, kunnen we nog de navolgende gegevens putten:

Indien we onder de nakomelingen van zachtgekleurd-gemarmerde boonen het H-type buiten rekening laten, verwachten we als verhouding tusschen gemarmerd en effen-gekleurd, 2 : 1.

In 15 zulke series werd gevonden 91 gemarmerd en 41 effen gekleurd

omgerekend op $\Sigma = 3$ geeft dit 2.07 : 0.93

met $\sigma = \pm 0.12$ in zeer goede overeenstemming.

In 17 F_4 series uit hardgekleurd gemarmerde F_3 -individuen werd verwacht hardgekl. gemarmerd : hardgekl. effen = 2 : 1 gevonden

" " 76 : " " 35
omgerekend op $\Sigma = 3$ 2.05 : 0.95

met $\sigma = \pm 0.13$ in zeer goede overeenstemming.

In de litteratuur vinden we hoofdzakelijk splitsingsverhoudingen gemarmerd : effen opgegeven, die op een verhouding 1 : 1 of 8 : 7 wijzen. Ook de verhouding 2 : 1 komt echter voor.

Von Tschermak geeft voor Mettes Schlachtschwert (weisz) $\times$ Wachsdattel (gelbbraun gleichmässig pigmentiert) F_1 gemarmerd.

F_2 29 gemarmerd : 13 effen : 13 wit.

Ik veronderstel, dat hier de kruising is geweest als volgt:

Mettes Schlachtschwert Abcd $\times$ Wachsdattel A B c d

F_1 A A B b c c d d.

F_2 1 A A B B (effen) : 2 A A B b (gemarmerd) : 1 A A b b (wit).

Ik zelf verkreeg uit een gemarmerdzadige spontane bastaard van Cheviërs zeegroene flagovlet de volgende nakomeling-schap (1919): gemarmerd 16 : effen 9 : wit + groen 9, waarbij eenzelfde verklaring moge gelden.

Uit de kruising Kievitsboon $\times$ bruine boon kregen Tjebbes en ik in 1918 in F_2 de volgende verhouding : bruineboon 22, bruingemarmerd met Kievitsboonstreeping 42, Kievitsboon 27. Ook hier dus kennelijk de verhouding 1 : 2 : 1.

In alle F_3 series uit gemarmerdzadige F_2 planten tezamen kreeg ik (1919) : 98 gemarmerd : 51 effen en 32 Kievitsboonen. Ook hier dus gemarmerd : effen = 2 : 1.

In het voorgaande heb ik een verklaring gegeven voor de erfelijkheidsverschijnselen bij gemarmerdheid, die niet constant kan worden verkregen.

Ik hoop er in geslaagd te zijn met zeer groote waar-

schijnlijkheid te hebben aangetoond, dat deze gemarmerdheid het gevolg is van heterozygotie voor de chromogene factor B. Tegen de eveneens mogelijke veronderstelling, dat een speciale marmeringsfactor absoluut gekoppeld zou zijn aan de kleurfactor b (ontbreken van B), pleit, dat deze marmeringsfactor alleen op de kleurfactor B zou inwerken, niet op het pigment door factor C veroorzaakt. Men zou dan b.v. kunnen krijgen een plant met genotype $\widehat{bM} \widehat{bM} CC$, die niet gemarmerd is, daar in mijn materiaal geen enkele plant met $b b$ in haar genotype gemarmerde zaden voortbrengt.

Het is nu van zeer groot belang, de bijzondere aandacht te wijden aan de uiteenzetting op pag. 38, waar verschillende genetische constituties zijn aangegeven met de bijbehorend percentage der gemarmerde in de F_3 -generatie. Duidelijk blijkt, dat

alle $B b C C$	splitsen volgens 1 : 1	percentage gemarm.	= 50
alle $B b C c$	" " 8 : 7	" "	= 53.3
alle $B b c c$	" " 2 : 1	" "	= 66.6

Hoewel het niet geveegd kan worden, alle resultaten der andere onderzoekers aan mijn onderstellingen te toetsen, is het van groot belang op te merken, dat bovenstaande splitsingscijfers in F_2 kunnen worden verkregen. Op grond van de meeste gegevens uit de litteratuur kunnen we niet besluiten tot de verhoudingsgetallen 1 : 1 of tot 8 : 7. Uit de gegevens van Von Tschermak, kunnen we dit echter wel. Vooral die van de kruising van Non plus ultra (bruine boon) $\times$ Wachsschwert, waarbij volgende splitsingscijfers verkregen zijn:

F_2 gemarmerd : effen : wit = 163 : 167 : 99
omgerekend op $\Sigma 16$ 6.08 : 6.23 : 3.69
verwachting 6 ± 0.37 : 6 ± 0.37 : 4 ± 0.33

F_3 (samengeteld) gemarmerd : effen = 218 : 234
omgerekend op $\Sigma 12$ 5.79 : 6.21
verwachting 6 ± 0.28 : 6 ± 0.28

gekleurd : wit = 596 : 177

omgerekend op $\Sigma 4$ 3.09 : 0.91
verwachting = 3 ± 0.062 : 1 ± 0.062

F₄ (samengeteld) gemarmerd : effen = 91 : 93

omgerekend op $\Sigma 12$ 5.93 : 6.07

verwachting = 6 ± 0.44 : 6 ± 0.44

gekleurd : wit = 226 : 78

omgerekend op $\Sigma 4$ 2.97 : 1.03

verwachting = 3 ± 0.1 : 1 ± 0.1

Het blijkt, dat dit zeer goed overeenstemt met de theoretische splitsing gekleurd : wit = 3:1 en gemarmerd : effengekleurd = 1:1. (6:6).

Volgens mijn hypothese heeft Von Tschermak dus in F₁ een Bb CC plant gehad, of meer volledig Aa Bb CC, wat zijn splitsingsverhouding gemarmerd : effen en de afsplitsing der witzadigen verklaart, daar deze laatste in alle afgeleide vormen volgens het schema 3:1 moet verlopen.

In directe aansluiting aan de niet constant te verkrijgen gemarmerdheid wil ik de constant te verkrijgen gemarmerdheid bespreken, die door Tjebbes en mij⁹⁾ reeds eerder werd behandeld en waarover ik hier dus kort kan zijn.

Uit een gemarmerdzadige spontane bastaard van een bruine boon kregen wij in 1917 van één plant

52 gemarmerd : 21 effen, wijzend op een splitsing volgens het schema 3:1.

omgerekend op $\Sigma 4$ gevonden 2.85 : 1.15 met $\sigma = \pm 0.24$ in goede overeenstemming.

Van de meeste planten dezer generatie kweekten wij in 1918 een derde generatie. Hierbij bleken van 48 gemarmerdzadige planten 32 heterozygoot, splitsend in gemarmerden en effenzadige en 16 homozygoot, constant gemarmerd. Dit is in volkomen overeenstemming met de verwachting.

Alle series uit splitsende gemarmerdzadige van 1918 tezamen gaven: 557 gemarmerd : 205 effen

omgerekend op $\Sigma 4$ 2.92 : 1.08 met $\sigma = \pm 0.063$ in behoorlijke overeenstemming.

De verhouding homozygoot gemarmerd : heterozygoot gemarmerd (deze zijn phaenotypisch te onderscheiden) is daarbij = 379 : 178

omgerekend op $\Sigma 3$ = 2.04 : 0.96 met $\sigma = \pm 0.06$ in goede overeenstemming.

Zonder twijfel hebben we hier dus te maken met een eenvoudige monofactorieele splitsing volgens het schema 3:1, met volkomen dominantie van gemarmerdheid. Meerdere waarnemingen hieromtrent komen in de litteratuur voor.

Hier hebben we blijkbaar, in tegenstelling met niet constant te verkrijgen gemarmerdheid, met een pigmentverdeelingsfactor te doen en m. i. is het feit, dat tweeërlei gemarmerdheid voorkomt, de oorzaak van veel verwarring geweest.

Verschillende onderzoekers hebben n.l. beide op dezelfde oorzaak willen terugbrengen en voor de verschillende splitsingsverhoudingen, op grond dier onderstelling, gecompliceerde hulphypothesen opgesteld.

Zoo ziet Von Tschermak¹¹⁾ zich genoopt aan te nemen, dat zoowel homozygoot aanwezig als afwezig zijn van de marmeringsfactor een effen gekleurde zaadheid geeft in sommige rassen, terwijl in andere rassen homozygotie van den marmeringsfactor een gemarmerde zaadheid doet optreden. In het eerste geval noemt hij kleurfactor en marmeringsfactor gedissocieerd, in het tweede geval geassocieerd.

„Die Marmorierung kommt, so wird angenommen, durch Reagieren oder Verschmelzen, durch Assoziation eines Faktors M mit dem Pigmentfaktor Zustande. Diese Einwirkung entspricht einer totalen Hemmung der Pigmentbildung. In zahlreichen Fällen — nämlich in gewissen reinen Rassen, sowie in den von diesen gelieferten Hybriden — tritt dieser Effekt, d.h., die Einwirkung von M auf A mit dem äusseren Erfolge der Marmorierung nur bei Heterozygotie (A^A oder Mm) ein. In diesen Fällen erscheinen — im Gegensatz zur Kombination Mm — die Kombinationen MM und mm nicht marmoriert, so dass Marmorierte : Nichtmarmorierte im Verhältnisse 2 : (1 + 1) bzw. 1 : 1 stehen. Der heterozygotische Zustand löst hier die Assoziation $\widehat{AM}$ aus. In anderen Rassen, bzw. Bastardierungsfällen, hingegen erfolgt das Reagieren oder Verschmelzen, die Assoziation des Faktors M mit dem Pigmentfaktor allgemein, nicht bloss bei Heterozygotie bezüglich des Marmorierungsfaktors M ($A^A Mm$) sondern auch bei bezüglicher Homozygotie ($A^A MM$).“

De ingewikkelde en gekunstelde voorstelling van dissociatie en associatie kan, tenminste voor dit probleem, achterwege blijven.

We willen nu nagaan, wat bij kruising van effengekleurd, gemarmerde en witzadige rassen in verschillende gevallen kan gebeuren. De hier volgende tabel geeft een overzicht der mogelijkheden, waarbij in acht zijn genomen de door mij besproken factoren.

1^o. marmeringsfactor M

2^o. fermentfactor A

3^o. de chromogene factoren B, C en D.

Hierbij is aangenomen, dat B en C samengaan met M gemarmerde zaadhuid doen optreden, doch dat M niet verandert het H-type. Hierop hoop ik, na nadere experimenten, terug te komen.

Tabel XIII.

Genotype	Gemarmerd- constant of constant te verkrijgen	Heterozygoot gemarmerd	Effen	H-type	Wit
1 MM AA BB ^C ^D c d	alle				
2 MM AA Bb CC ^D d	alle				
3 MM AA Bb Cc DD	15			1	
4 MM AA Bb Cc Dd	60			3	1
5 MM AA Bb Cc dd	15				1
6 MM AA Bb cc DD	3			1	
7 MM AA Bb cc Dd	12			3	1
8 MM AA Bb cc dd	3				1
9 MM AA bb CC ^D d	alle				
10 MM AA bb Cc DD	3			1	
11 MM AA bb Cc Dd	12			3	1
12 MM AA bb Cc dd	3				1
13 MM AA bb cc DD				alle	
14 MM AA bb cc Dd				3	1
15 MM AA bb cc dd					alle
16 MM Aa BB ^C ^D c d	3				1
17 MM Aa Bb CC ^D d	3				1
18 MM Aa Bb Cc DD	45			3	16
19 MM Aa Bb Cc Dd	180			9	67

Genotype	Gemarmd- constant of constant te verkrigen	Heterozygoot gemarmd	Effen	H-type	Wit
20 MM Aa Bb Cc dd	45				19
21 MM Aa Bb cc DD	9			3	4
22 MM Aa Bb cc Dd	36			9	19
23 MM Aa Bb cc dd	9				7
24 MM Aa Bb CC D ^d	3				1
25 MM Aa bb Cc DD	9			3	4
26 MM Aa bb Cc Dd	36			9	19
27 MM Aa bb Cc dd	9				7
28 MM Aa bb cc DD				3	1
29 MM Aa bb cc Dd				9	7
30 MM Aa bb cc dd					alle
31 Mm AA BB c ^d	3		1		
32 Mm AA Bb CC d	12 (6)	2 (1)	2 (1)		
33 Mm AA Bb Cc DD	45	8	7	4	
34 Mm AA Bb Cc Dd	180 (45)	32 (8)	28 (7)	12 (3)	4 (1)
35 Mm AA Bb Cc dd	45	8	7		4
36 Mm AA Bb cc DD	9	2	1	4	
37 Mm AA Bb cc Dd	36 (9)	8 (2)	4 (1)	12 (3)	4 (1)
38 Mm AA Bb cc dd	9	2	1		4
39 Mm AA bb CC d	3		1		
40 Mm AA bb Cc DD	9		3	4	
41 Mm AA bb Cc Dd	36 (9)		12 (3)	12 (3)	4 (1)
42 Mm AA bb Cc dd	9		3		4
43 Mm AA bb cc DD				alle	
44 Mm AA bb cc Dd				3	1
45 Mm AA bb cc dd					alle
46 Mm Aa BB c ^d	9		3		4
47 Mm Aa Bb CC d	36 (18)	6 (3)	6 (3)		16 (8)
48 Mm Aa Bb Cc DD	135	24	21	12	64
49 Mm Aa Bb Cc Dd	540 (135)	96 (24)	84 (21)	36 (9)	268 (67)
50 Mm Aa Bb Cc dd	135 (45)	24 (8)	21 (7)		78 (26)
51 Mm Aa Bb cc DD	27	6	3	12	16
52 Mm Aa Bb cc Dd	108 (54)	24 (12)	12 (6)	36 (18)	86 (43)
53 Mm Aa Bb cc dd	27	6	3		28
54 Mm Aa bb CC d	9		3		4
55 Mm Aa bb Cc DD	27		9	12	16
56 Mm Aa bb Cc Dd	108 (54)		36 (18)	36 (18)	86 (43)
57 Mm Aa bb Cc dd	27		9		28

Genotype	Gemarmerd. constant of constant te verkrijgen	Heterozygoot gemarmerd	Effen	H-type	Wit
58 Mm Aa bb cc DD				12 (3)	4 (1)
59 Mm Aa bb cc Dd				36 (9)	28 (7)
60 Mm Aa bb cc dd					alle
61 mm AA BB c d			alle		
62 mm AA Bb CC d		2 (1)	2 (1)		
63 mm AA Bb Cc DD		8	7	1	
64 mm AA Bb Cc Dd		32	28	3	1
65 mm AA Bb Cc dd		8	7		1
66 mm AA Bb cc DD		2	1	1	
67 mm AA Bb cc Dd		8	4	3	1
68 mm AA Bb cc dd		2	1		1
69 mm AA bb CC d			alle		
70 mm AA bb Cc DD			3	1	
71 mm AA bb Cc Dd			12	3	1
72 mm AA bb Cc dd			3		1
73 mm AA bb cc DD				alle	
74 mm AA bb cc Dd				3	1
75 mm AA bb cc dd					alle
76 mm Aa BB c d			3		1
77 mm Aa Bb CC d		6	6		4
78 mm Aa Bb Cc DD		24	21	3	16
79 mm Aa Bb Cc Dd		96	84	9	67
80 mm Aa Bb Cc dd		24	21		19
81 mm Aa Bb cc DD		6	3	3	4
82 mm Aa Bb cc Dd		24	12	9	19
83 mm Aa Bb cc dd		6	3		7
84 mm Aa bb CC d			3		1
85 mm Aa bb Cc DD			9	3	4
86 mm Aa bb Cc Dd			36	9	19
87 mm Aa bb Cc dd			9		7
88 mm Aa bb cc DD				3	1
89 mm Aa bb cc Dd				9	7
90 mm Aa bb cc dd					alle
91 m aa b c d					alle

Uit deze tabel kan men nu omgekeerd opmaken, wat bij kruising van bepaalde typen zal gebeuren, n.l. door die

genotypen uit te zoeken, welke bij kruising dezer typen kunnen ontstaan. De volgende tabel geeft hiervan een overzichtelijke samenstelling.

Tabel XIV.

Kruising van	Phaenotype F ₁	Nummers Tabel XIII	Phaenotype F ₂		
			Gemar- merd	Effen	Wit
I. witzadig met M en constant gemar- merd ras	gemarmerd	8, 12, 16, 17, 24 20 23 en 27 5	3 45 9 15	— — — —	1 19 7 1
II. witzadig zonder M en constant gemar- merde ras	gemarmerd	35 38 42 en 46 47 50 53 54 57	45 + 8 9 + 2 9 18 + 3 45 + 8 27 + 6 19 27	7 1 3 3 7 3 3 9	4 4 4 8 26 4 4 28
III. twee constant gemarmerderassen	gemarmerd	1, 2, 9 5	alle 15	— —	— 1
IV. constant gemarm. ras en effengekl. ras (dus zonder M)	gemarmerd	31 en 39 32 35 42	3 6 + 1 45 + 8 9	1 1 7 3	— — 4 4
V. effen gekleurd ras (dus zonder M) en witzadig met M	gemarmerd	35 38 42, 46, 54 47 50 53	45 + 8 9 + 2 9 18 + 3 45 + 8 27 + 6	7 1 3 3 7 3	4 4 4 8 26 28
VI. effen gekleurd ras (dus zonder M) en witzadig zonder M	gemarmerd " " " " effen	65 68 77 80 83 72, 76, 84	8 2 6 24 6 —	7 1 6 21 3 3	1 1 4 19 7 1

Kruising van	Phaenotype F ₁	Nummers	Phaenotype F ₂		
			Gemarmerd	Effen	Wit
VII. twee effengekleurde rassen, dus beide zonder M	gemarmerd	62	1	1	—
	„	65	8	7	1
	„	68	2	1	1
	effen	61 en 69	—	alle	—
VIII. twee witzadige rassen, beide zonder M	wit	75 en 90	—	—	alle
	effen	87	—	9	7
	gemarmerd	80	24	21	19
	„	83	6	3	7
IX. twee witzadigen, één met M, één zonder M	gemarmerd	50	45 + 8	7	26
	„	53	27 + 6	3	28
	„	57	27	9	28
	wit	60	—	—	alle
X. twee witzadigen, beide met M	gemarmerd	20	45	—	19
	„	23 en 27	9	—	7
	wit	15 en 30	—	—	alle

De uitwerking dezer tabellen is *ten deele gebaseerd op waarnemingen en de kennis der mendelsche factoren, ten deele bedoeld als werkhypothese* voor de reeds aangevangen en nog aan te vangen proeven.

Het meest interessant is, dat in verschillende kruisingen naast elkander verwacht worden constant te verkrijgen gemarmerde (met factor M) en heterozygote gemarmerde (factoren B b).

Von Tschermak¹¹⁾ heeft op grond zijner hypothese de volgende regels opgesteld: „Die Entscheidung darüber, welcher der beiden nichtmarmorierten Elternrassen der Marmorierungsfactor M zuzuteilen ist, lässt sich aus dem Ergebnis ihrer Bastardierung mit einer marmorierten Rasse ableiten.

Ergibt eine Weisze hiebei $M : W = 3 : 1$, so ist auch ihr der Faktor M zuzuschreiben; ergibt sie $M : Gl : W = 9 : 3 : 4$, so ist er ihr abzuerkennen. Ergibt eine Gleichfarbige mit einer Marmorierten $M : Gl = 3 : 1$, so ist entweder Fehlen (m) oder Dissoziation ($A \downarrow M$) des Faktors M in der Gleich-

farbigen Rasse anzunehmen; eine Gleichfarbige von letzterer Art ($A \downarrow M$). z.B. Hundert für Eine würde mit einer M-losen weissen eine marmorierte F_1 mit der F_2 -Relation 6:6:4 ergeben. Mit einer M-haltigen weissen Rasse z.B. Weisse Schlachtschwert ergibt eine solche gleichfarbige ($A \downarrow M$) hingegen keine marmorierung."

Deze regels zijn m.i. niet geldig, wegens het niet onderscheiden der gemarmerden met formule M en B b.

De regels, die ik af kan leiden zijn de volgende:

I. Indien een constant gemarmerd ras met een witzadig ras gekruist in F_2 slechts gemarmerde en witte geeft, bevat het witzadige ras M; treden bovendien effengekleurde op, dan ontbreekt M.

II. Geeft een effen gekleurd-witnavig ras met een te onderzoeken gekleurdzadig ras in F_1 een gemarmerdzadige plant, dan ontbreekt in deze plant de factor B. Is de F_1 plant effengekleurd-zadig, dan heeft de plant de factor B.

III. Geeft een witzadig ras gekruist met een effengekleurd witnavig ras een effengekleurde F_1 , dan is B aanwezig; is de F_1 gemarmerd, dan moet uitgemaakt worden of deze marmering constant te verkrijgen is.

IV. Om uit te maken of een constant gemarmerd ras B in zijn genotype heeft, zal in het algemeen kruising met een effen gekleurd-witnavig voldoende zijn.

Is B aanwezig, dan is de verhouding gemarmerd : effen = 3:1. Ontbreekt B, dan wisselt deze verhouding tusschen 7:1 en 11:1. Kruist men met A B c d, dan zullen bovendien, bij het ontbreken van B in het gemarmerde ras, in F_2 witzadige planten optreden. Een direct bewijs wordt geleverd, indien het gelukt een niet constant te verkrijgen gemarmerd type te vinden.

HOOFDSTUK V.

Afsplitsing van witzadige Planten in F_2 en F_3 .

In hoofdstuk II is de conclusie getrokken, dat de factoren B, C en D elk afzonderlijk als chromogeen zijn te beschouwen. Het behoeft geen betoog, dat de consequentie van de geheele uiteenzetting ter plaatse is dat de F_1 plant heterozygoot was voor deze drie factoren. Men zou dus verwachten, indien deze alleen het al of niet gekleurd zijn der zaadhuid bepalen, dat in F_2 een splitsing gekleurd : wit volgens 63 : 1 zou verlopen, verondersteld dat factorenkoppeling noch afstooting plaats grijpt. Dit is echter niet het geval; waargenomen is: 154 gekleurd en 58 wit, een verhouding, die allereerst een splitsing volgens 3 : 1, dus monohybride, zou doen vermoeden. Er is echter één feit, dat op deze zaken een zeer duidelijk licht werpt. In het hoofdstuk over gemarmerdheid der zaadhuid is namelijk betoogd, dat de heterozygoten voor factor B gemarmerd zijn, terwijl de effen-hardgekleurde en effen-zachtgekleurde de homozygoten voorstellen. Dat dit door de F_3 -generaties bevestigd werd, mag, gezien het belang van het feit, hier terloops nog worden gememoreerd. De effen-hardgekleurde geven n.l. in F_3 *nooit* halfhardgekleurde, noch H-type. De effen-zachtgekleurde evenmin.

Terwijl we dus vast mogen stellen, dat de effen-hardgekleurde en effen-zachtgekleurde boonen homozygoot zijn voor een der kleurverwekkende factoren, (n.l. B.) valt in de F_3 -generaties op, dat:

uit 26 effen-hardgekleurde 23 series witte afsplitsen;
 uit 13 effen-zachtgekleurde 10 series witte afsplitsen.

Dit wijst er op, dat het optreden van kleur in deze beide gevallen telkens door minstens twee factoren wordt veroorzaakt, die elk afzonderlijk hun werking niet kunnen uiten. De eene dezer factoren is B, terwijl een factor A daarmee moet samenwerken, wil een pigment in de zaadhuid kunnen optreden. Het is deze factor, aan welken Tjebbes en ik den naam van „grondfactor voor pigment” hebben gegeven en dien wij vergeleken hebben met den fermentfactor zooals deze door Bateson in „Mendel's Principles of Heredity” 3e druk, pg. 98 is besproken.

Wat echter van belang is en tevens om een bewijs vraagt, is, dat in F_2 en F_3 verschillende typen van witte uit de hier behandelde kruising moeten ontstaan, n.l.:

1^o. witte met genotype a en een of meer der factoren B, C en D.

2^o. witte met genotype A b b c c d d.

Door kruising van witte boonen zal dus een gekleurde F_1 kunnen ontstaan. Dat verschillende soorten witzadigheid bestaan, bleek mij, toen dit proefschrift bijna gereed was uit een publicatie van Shaw en Norton.⁶⁾ Op pg. 65 vinden we: „The appearance of pigment in the seedcoat of beans is usually the expression of the concurrence of several factors. In the absence of any one of the elements of this factor-complex the beans are unpigmented. If this be the case, crosses of non-pigmented beans may give rise to pigmented offspring. One such cross has been encountered in this work, that of Davis Wax $\times$ Michigan White Wax.”

We kunnen dus nu uitgaan van de veronderstelling, dat de splitsing gekleurd: wit beheerscht wordt door vier factoren A, B, C en D, voor welke de F_1 -plant heterozygoot was. De te verwachten F_2 -verhouding is nu

$$\begin{aligned}
 & AB \overset{CD}{c} d (= \frac{144}{256}) + Ab \overset{D}{C} d (= \frac{36}{256}) + Ab c D (= \frac{9}{256}): \\
 & Ab c d (= \frac{3}{256}) + ab \overset{BCD}{c} d (= \frac{64}{256}) = \frac{189}{256} : \frac{67}{256} = 189 : 67 \\
 & \text{gevonden werd } 154 : 58 \\
 & \text{omgerekend op } \Sigma = 256 \quad 185.6 : 70.4 \\
 & \text{standaard deviatie } \sigma = \pm 7.7.
 \end{aligned}$$

De gegevens komen dus met de verwachting zeer goed overeen. Ik meen echter ook de gegevens aan een verwachting 3:1 (monohybride splitsing) te moeten toetsen.

De factor A is voor dit geval toch nog onbekend, en ik moet hier dus beide mogelijkheden tegenover elkaar stellen:

gevonden 154:58

omgerekend op $\Sigma = 4 = 2.9:1.1$

$\sigma = 0.12$

Ook op grond dezer verwachting vinden we dus overeenstemming.

De tweede generatie is dus absoluut onvoldoende om een gecompliceerd mendelsch geval als het behandelde te analyseren. Trouwens nadert de verhouding 189:67 zoozeer tot 3:1, dat dit geen verwondering mag opwekken. Eerst de derde en eventueel verdere bastaardgeneraties kunnen hier de oplossing brengen.

Onder de F_3 -series uit gekleurdzadige F_2 -planten komen de witafsplitsende in meerderheid tegenover de alleengekleurd-afsplitsende voor.

De verwachting, op grond der vierfactorenhypothese = 152:37, blijkt uit bijgevoegde berekening.

$Aa \overset{C}{B} \overset{D}{c} d (= \frac{9.6}{2.5.6}) + Aa \overset{D}{b} C d (= \frac{2.4}{2.5.6}) + Aa \overset{C}{b} c D (= \frac{6.6}{2.5.6}) +$
 $AA \overset{C}{B} b C c D d (= \frac{8.6}{2.5.6}) + AA \overset{D}{B} b C c d d (= \frac{4.6}{2.5.6}) +$
 $AA \overset{C}{B} b c c D d (= \frac{4.6}{2.5.6}) + AA \overset{D}{B} b c c d d (= \frac{2.6}{2.5.6}) +$
 $AA \overset{C}{b} b C c D d (= \frac{4.6}{2.5.6}) + AA \overset{D}{b} b C c d d (= \frac{2.6}{2.5.6}) +$
 $AA \overset{C}{b} b c c D d (= \frac{2.6}{2.5.6}):$

$AA \overset{C}{B} B c d (= \frac{1.6}{2.5.6}) + AA \overset{D}{B} b C C d (= \frac{8.6}{2.5.6}) +$
 $AA \overset{C}{B} b C c D D (= \frac{4.6}{2.5.6}) + AA \overset{D}{B} b c c D D (= \frac{2.6}{2.5.6}) +$
 $AA \overset{D}{b} b C C d (= \frac{4.6}{2.5.6}) + AA \overset{C}{b} b C c D D (= \frac{2.6}{2.5.6}) +$
 $AA \overset{C}{b} b c c D D (= \frac{1.6}{2.5.6}) =$

$\frac{1.5.2}{2.5.6} : \frac{3.7}{2.5.6} = 152:37$

verwachting 152:37

gevonden 122:29

omgerekend op $\Sigma = 189 = 152.7:36.3 \quad \sigma = \pm 6.05.$

De gegevens zijn dus in uitstekende overeenstemming met de verwachting.

Daarentegen moge het gebrek aan overeenstemming met

een éénfactorenhypothese blijken uit de volgende berekening:

verwachting witaftsplitsend : niet w.a. 2 : 1

gevonden, omgerekend op $\Sigma = 3$. $2.42 : 0.58$. $\sigma = \pm 0.12$

afwijking van het ideaal $= \frac{0.42}{0.12} \sigma = 3.5 \sigma$

Dat hier overeenstemming tusschen feiten en verwachting zou bestaan is practisch geheel buitengesloten. Het is om deze reden, dat ik verder niet zal trachten al of niet overeenstemming van de resultaten met deze laatste hypothese na te gaan.

M.i. komt slechts de vierfactoren-hypothese hiervoor in aanmerking. Een consequentie hiervan wil ik voor F_3 en F_4 nagaan. We kunnen n.l. in de tweede generatie boonen met zeer verschillende genotypische constitutie, wat betreft de factoren A, B, C, D, verwachten en hieruit F_3 -generaties, die in zeer verschillende verhoudingen witte afsplitsen. De hiervolgende tabel geeft daarvan een volledig overzicht.

Tabel XV.

Phaenotype F_2	Genotype F_2	Frequentie F_2	Verwachte splitsingsverhouding gekl. witzadig in F_3	Verwachting van het % witzadig der phaenotypische groep	
Zachtgekl. effen witn.	A A B B c c d d	$\frac{1}{256}$	n : o	16.6 %	onder splitsenden 25 %
" " "	A a B B c c d d	$\frac{2}{256}$	3 : 1		
Zachtgekl. effen gekl.n.	A A B B c c D D	$\frac{3}{256}$	n : o	16.6 %	onder splitsenden 25 %
" " "	A a B B c c D D	$\frac{6}{256}$	3 : 1		
Zachtgekl. gem. witn.	A A B b c c d d	$\frac{1}{256}$	3 : 1	37.5 %	
" " "	A a B b c c d d	$\frac{4}{256}$	9 : 7		
Zachtgekl. gem. gekl.n.	A A B b c c D D	$\frac{2}{256}$	n : o	20.1 %	
" " "	A A B b c c D d	$\frac{4}{256}$	15 : 1		
" " "	A a B b c c D D	$\frac{4}{256}$	3 : 1		
" " "	A a B b c c D d	$\frac{8}{256}$	45 : 19		
Hardgekleurd effen	A A B B C C D	$\frac{4}{256}$	n : o	16.6 %	onder splitsenden 25 %
" "	A A B B C c D	$\frac{8}{256}$	n : o		
" "	A a B B C C D	$\frac{24}{256}$	3 : 1		
Hardgekl. gemarmerd	A A B b C C D	$\frac{8}{256}$	n : o		
" "	A A B b C c D D	$\frac{4}{256}$	n : o		
" "	A A B b C c D d	$\frac{8}{256}$	63 : 1		

Vervolg Tabel XV.

Phaenotype F ₂	Genotype F ₂	Frequentie F ₂	Verwachte splitsingsverhouding gekl. witzadig in F ₃	Verwachting van het 0/0 witzadig der phaenotypische groep	
Hardgekl. gemarmerd	AA B b C c d d	4/256	15 : 1	17.97 %	
" "	A a B b C C D	16/256	3 : 1		
" "	A a B b C c D D	8/256	3 : 1		
" "	A a B b C c D d	16/256	189 : 67		
" "	A a B b C c d d	8/256	45 : 19		
Halfhardgekleurd	AA b b C C D	4/256	n : o	21.9 %	
"	AA b b C c D D	2/256	n : o		
"	AA b b C c D d	4/256	15 : 1		
"	AA b b C c d d	2/256	3 : 1		
"	A a b b C C D	8/256	3 : 1		
"	A a b b C c D D	4/256	3 : 1		
"	A a b b C c D d	8/256	45 : 19		
"	A a b b C c d d	4/256	9 : 7		
Wit-gekl.nav.(H-type)	AA b b c c D D	1/256	n : o	30.5 %	onder splitsenden 34.35 %
	AA b b c c D d	2/256	3 : 1		
	A a b b c c D D	2/256	3 : 1		
	A a b b c c D d	4/256	9 : 7		
Witzadig	AA b b c c d d	1/256	o : n	100 %	
	A a b b c c d d	2/256	o : n		
	a a B C D	64/256	o : n		
		256/256			

Men ziet hieruit, dat de volgende splitsingsverhoudingen optreden:

$$3 : 1, \quad 15 : 1, \quad 63 : 1$$

$$9 : 7, \quad 45 : 19, \quad 189 : 67$$

Teneinde den lezer deze splitsingsverhoudingen te verduidelijken, wil ik voor eenige F₂-genotypen de F₃-generatie uitwerken.

Splitsingsverhouding 3 : 1. Bij heterozygotie van factor A en positieve homozygotie van minstens één der factoren B, C en D of bij homozygotie van factor A en heterozygotie van een der factoren B, C en D, terwijl voor beide andere negatieve homozygotie bestaat.

vb. $AA Bb [cc dd]$ geeft in F_3 :

$1 AA BB + 2 AA Bb (= 3 \text{ gekleurd}) : 1 AA bb (= 1 \text{ wit})$.

Eenvoudige monofactorieele splitsing.

Splitsingsverhouding 15 : 1. Bij homozygotie voor A, heterozygotie voor twee der factoren B, C en D, terwijl voor de derde negatieve homozygotie bestaat.

vb. $AA Bb Cc [dd]$ geeft in F_3 :

$9 AABC + 3 AABc + 3 AA bC (= 15 \text{ gekl.}) : 1 AA bc (= 1 \text{ wit})$

Eenvoudige bifactorieele splitsing.

Splitsingsverhouding 63 : 1. Bij homozygotie van A, heterozygotie der factoren B, C en D.

vb. $AA Bb Cc Dd$ geeft in F_3 :

$27 ABCD + 9 ABCd + 9 ABcD + 9 AbCD + 3 ABcd + 3 AbCd + 3 AbcD (= 63 \text{ gekl.}) : 1 Abcd (= 1 \text{ wit})$.

Splitsingsverhouding 9 : 7. Bij heterozygotie van factor A en een der factoren B, C en D, negatieve homozygotie der beide andere.

vb. $Aa Bb [cc dd]$ geeft in F_3 :

$9 AB (= 9 \text{ gekleurd}) :$

$3 Ab + 3 aB + 1 ab (= 7 \text{ wit})$.

Splitsingsverhouding 45 : 19. Bij heterozygotie van factor A en twee der factoren B, C en D, negatieve homozygotie van de derde.

vb. $Aa Bb Cc [dd]$ geeft in F_3 :

$27 ABC + 9 ABc + 9 AbC (= 45 \text{ gekleurd}) :$

$9 aBC + 3 Abc + 3 aBc + 3 abC + 1 abc (= 19 \text{ wit})$.

Splitsingsverhouding 189 : 67. Bij heterozygotie der vier factoren A, B, C en D.

vb. $Aa Bb Cc Dd$ geeft in F_3 :

$81 ABCD + 27 ABCd + 27 ABcD + 27 AbCD + 9 ABcd + 9 AbCd + 9 AbcD (= 189 \text{ gekleurd}) :$

$27 aBCD + 9 aBCd + 9 aBcD + 9 abCD + 3 Abcd + 3 aBcd + 3 abCd + 1 abcd (= 67 \text{ wit})$.

Indien de uitwerking van het materiaal in het voorjaar 1919 zoo ver gevorderd ware geweest, dat ik de hier besproken hypothese had kunnen opstellen, dan zou ik zeker eenige zaaisels van grooter uitgebreidheid hebben uitge-

zaaid, om te beproeven *direct* deze splitsingsverhoudingen aan te toonen. Dit is dus naast het vele andere een opgave voor verder onderzoek. Ik meen er echter ten overvloede wel op te mogen wijzen, dat splitsingsverhoudingen als: 3:1, 45:19 en 189:67 slechts aan zeer uitgebreid materiaal met voldoende zekerheid van elkander onderscheiden kunnen worden.

Zooals de zaken nu staan, moet ik genoeg nemen met het verkregen materiaal, dat uit de F_2 -generatie en talrijke, uiteraard kleine, F_3 - en F_4 -generaties bestaat en waaruit de afzonderlijke splitsingsverhoudingen niet aan te toonen zijn.

Gelijk echter tabel XVII op pag. 58 *) toont, moeten de verschillende phaenotypische F_2 groepen, als geheel genomen, een F_3 geven, waarin witte boonen in verschillende verhoudingen optreden. Het materiaal veroorlooft ons dus wel een proef op de som te nemen, waartoe tabel XVII dient.

Van de gegevens dezer tabel wil ik het meeste gewicht leggen op de percentages, waarin witten in F_3 voorkomen; het behoeft geen betoog, dat verwachting en waarneming hier parallel loopen. Waar hoog percentage verwacht wordt, vinden we een hoog percentage, waar gemiddeld ($\pm 20\%$) wordt verwacht een gemiddeld, waar laag wordt verwacht, laag percentage. Meestal is de overeenstemming naar *schatting* zéér goed. Ik zeg naar *schatting*, daar de werkelijke overeenstemming slechts op grond van *volledige* kennis der F_2 -generatie kan worden bepaald.

Over de verhouding van splitsende en niet splitsende F_3 -series in de verschillende phaenotypische groepen, valt nog een en ander op te merken.

Onder zachtgekleurd-effen-witnavelig,
zachtgekleurd-effen-gekleurdnavelig,
zachtgekleurd-gemarmerd-gekl.navelig en wit-gekl.navelig
is de overeenstemming van waarneming en verwachting goed.

Onder zachtgekleurd-gemarmerd-gekleurd navelig is de verwachting 8:1.

gevonden (omgerekend op $\Sigma = 9$) 7.02:1.98 met $\sigma = \pm 0.63$.

*) Vgl. ook Tabel XVI.

Tabel XVII.

85

Phaenotypische groep F_2	Verwachting: splitsend: niet splitsend	Gevonden	Verwacht % witzadig over de ge- heele groep	Gevonden	Verwacht % witzadig over de split- sende series	Gevonden		
zachtgekleurd effen witnavelig	2:1	3:0			25 %	21.05%	$\sigma = \pm 7\%$	goede overeen- stemming
zachtgekleurd effen gekleurdnavig	2:1	7:3	16.6 %	16.1 %	25 %	23.7 %	$\sigma = \pm 3.9\%$	goede overeen- stemming
zachtgekleurd ge- marmerd witnavelig	alle splitsend	9:0	37.5 %	46.56%				
zachtgekleurd ge- marm. gekleurdnavig.	8:1	16:4	20.1 %	22.77%				goede overeen- stemming
hardgekleurd-effen	2:1	23:3	16.6 %	22.15%	25 %	25.13%		
hardgekl.-gemarm.	5:1	36:10	17.97%	20 %				
halfhardgekleurd	5:1	21:7	21.9 %	21.2 %				
wit-gekl.nav. (H-type)	8:1	7:1	30.5 %	34.3 %	34.35%	37.5 %		

Het is echter waarschijnlijk, dat onder de 4 niet-splitsende series één of meer volgens hun genotype wel witte kunnen afsplitsen, daar $\frac{2}{9}$ der tot deze groep behorende series worden verwacht te splitsen in gekleurd : wit volgens 15 : 1. Er is dus alle waarschijnlijkheid voor goede overeenstemming.

Onder hardgekleurd-ffen vinden we echter te weinig niet splitsende F_3 -series. De verhouding is hier splitsend : niet splitsend = 23 : 3. Er was verwacht 2 : 1. De waarneming, omgerekend op $\Sigma = 3$ wordt 2.68 : 0.32 $\sigma = \pm 0.27$, afwijking van het ideaal = $\frac{0.68}{0.27} \sigma = 2.5 \sigma$.

Daar de grens van practisch zeer groote onwaarschijnlijkheid wordt gesteld bij $\pm 3 \sigma$, eischt deze waarneming bij nadere proefneming nieuw onderzoek.

Onder hardgekleurd-gemarmerd is de verwachting splitsend : niet splitsend = 5 : 1, de waarneming 36 : 10 omgerekend op $\Sigma = 6$ 4.7 : 1.3 met $\sigma = \pm 0.33$. Hoewel dus goede overeenstemming heerscht tusschen waarneming en verwachting, verdient opgemerkt te worden, dat ook hier onder de F_2 -planten, die niet splitsende series hebben gegeven, er zeer goed kunnen zijn, die genotypisch daartoe wel in staat zijn. De verhouding wordt daardoor waarschijnlijk juist.

Onder halfhard gekleurd is de verwachting = 5 : 1, gevonden is 21 : 7, omgerekend op $\Sigma = 5$ wordt dit 4.5 : 1.5 met $\sigma = \pm 0.42$.

Hier geldt, hoewel de overeenstemming tusschen waarneming en verwachting iets minder mooi is, hetzelfde als voor de hier boven besproken groep.

Ook de F_4 -series uit eenige F_3 -planten verschaffen nog eenige gegevens omtrent de afsplitsing van witte. Uit zacht gekleurd-gemarmerd-witnavelig werd verkregen op 10 series 84 gekleurd en 44 wit. Daar uit de F_3 -series werd opge maakt, dat de vermoedelijke formule der F_2 planten A a is geweest, kunnen we onder de F_3 -planten zoowel A A als A a verwachten en wel in de verhouding 1 : 2. De A A planten, die voor deze groep steeds B b c c d d zijn geweest, splitsen gekleurd : wit = 3 : 1. De A a planten, eveneens B b c c d d, splitsen daarentegen gekleurd : wit = 9 : 7.

Hieruit volgt de verwachting over de geheele F_4 gekleurd: wit = 15 : 9. De gevonden cijfers omgerekend op $\Sigma = 24$, vinden wij 15.75 : 8.25, met de verwachting in zeer goede overeenstemming.

Overigens is echter het F_4 materiaal van te geringe omvang om conclusies te trekken, die van beteekenis zijn.

Het geheel overziende, meen ik, dat de overeenstemming der gegevens met de verwachting van dien aard is, dat de veronderstelling van een „grondfactor voor pigment” bij boonen zeer gerechtvaardigd is en een absolute noodzakelijkheid voor het verkrijgen van een inzicht in het door mij besproken bastaardeeringsgeval: Bruineboon $\times$ Spersieboon.

HOOFDSTUK VI.

Kleurversterkingsfactoren. Groenzadigheid.

Ten opzichte van de kleur der zaadhuid bestaan verschillende interessante gegevens in de litteratuur, zoowel betreffende lokalisatie en aard van het pigment als omtrent de getalsverhoudingen, waarin individuen, verschillend voor zaadhuidkleur, uit bastaarden te voorschijn komen.

Hoewel ik, met betrekking tot het eerste punt eenige waarnemingen deed, te zamen met Tjebbes, wil ik daarop slechts kort ingaan en hoofdzakelijk verwijzen naar Kajanus¹ en naar 't geen Tjebbes en ik daarover reeds eerder mededeelden. Slechts op een enkel punt wil ik hier mijn meening uitspreken.

Ten opzichte van den aard der constante gemarmerdheid is mijn meening dezelfde als die welke in de publicatie van Tjebbes en mij⁹⁾ met betrekking tot dit punt is neergelegd. Ik citeer daaruit:

„Op grond van onze experimenten achten wij het evenwel veel waarschijnlijker (dan de te voren besproken meening die auteurs Tschermak en Plate) dat.... de marmeringsfactor V als het ware een *corrosieve* werking uitoefent op het pigment. Het is geen factor, die het pigment verdeelt, maar een die het pigment verhindert zich volledig te vormen, of wel het aantast en chemisch verandert.

Tevens kan men zich op deze wijze eenige voorstelling vormen over de verschillend gekleurde cellen en velden. Men behoeft dan slechts aan te nemen, dat een verschil-

lende verhouding van pigment en laat ons zeggen, corrodeerend enzym (hoewel we verder den aard der stof en zijn werking buiten beschouwing laten) verschillende kleuren doet optreden en verder, dat de inwerking der corrodeerende stof op het pigment met zekere kleuromslagen gepaard gaat."

Deze uiteenzetting geldt *niet* voor de niet-constante gemarmerdheid der bastaarden, welke door heterozygotie voor chromogeen B wordt veroorzaakt. Kajanus⁴⁾ maakt met betrekking tot het onderscheid tusschen constantgemarmerde en niet-constantgemarmerde boonen de volgende opmerking:

"Die konstante Marmorierung bildet verschiedene Konfigurationstypen, die sogar gleichzeitig auftreten können (Marmorierung und Streifung) — was ja für das Vorhandensein verschiedener Anlagen spricht; die inkonstante Marmorierung vertritt immer ein und denselben Zeichnungstypus."

Deze opmerking is zonder twijfel juist, maar heeft m.i. geen essentieele beteekenis t.o.v. het eigenlijke vraagpunt. Gestreepthed en gemarmerdheid (Light en Dark Mottling) verschillen opvallend en zullen niet verward worden. Konstante gemarmerdheid en gestreepthed zijn ook genetisch onafhankelijk (Shaw en Norton zijn, wel is waar, een andere meening toegedaan, doch m.i. zeer ten onrechte). Beide soorten van werkelijke gemarmerdheid zijn echter uiterlijk zeer op elkaar gelijkend en de kwestie is dus het al of niet causaal en phaenotypisch identiek zijn der beide vormen van gemarmerdheid, die zich genetisch verschillend gedragen. Volgens mijn ervaring zijn echter constantgemarmerde en niet constant gemarmerde phaenotypisch te onderscheiden.

Ik neem hierbij over de beschrijving van een constantgemarmerde boon van Tjebbes en mij⁹⁾:

„zwart gemarmerd

„I. Het fond bestaat uit kleurlooze cellen; hier en daar „vindt men echter enkele geïsoleerde lichtblauwe of diep- „blauwe cellen, of deze tot kleine groepjes vereenigd. Soms „ook enkele meerdere vereenigde lichtbruin gekleurde cellen „of geïsoleerde donkerbruine.

„De vlekken bestaan uit:

„II. Groote velden donkerblauwe cellen, waartusschen „enkele veldjes kleurlooze en geïsoleerde donkerbruine „cellen voorkomen.

„III. Groote velden lichtblauwe cellen, waartusschen zich „enkele veldjes kleurlooze en geïsoleerde donkerbruine cellen „bevinden.”

Daarentegen is de marmering der niet constante gemarmerdheid zeer veel eenvoudiger. De verdeeling van velden en veldjes is vrijwel dezelfde, echter komt het pigment slechts in twee kleuren voor, n.l. fond-kleur en de kleur van het marmeringspatroon.

Kajanus ¹⁾ merkt verder op: „Ferner weichen die Farbennuancen der konstanten Marmorierung von denjenigen der inkonstanten ab.” Het mag waar zijn, dat in beide groepen van gemarmerde kleuren voorkomen, die in de andere ontbreken, het is echter onvoorzichtig dit zoo algemeen te zeggen. Zwart, d.w.z. zeer donkerblauw, komt in ieder geval in beide groepen voor en ik vermoed, dat dit geen uitzondering zal blijken te zijn. Daarvoor is echter een veel grooter kennis der pigmenten vereischt.

In het hiervolgende zal nu voornamelijk over de kleur der zaadhuid van typen uit de kruising: bruine boon $\times$ dubbele spersieboon worden gesproken en ik wil hieromtrent een opmerking vooraf maken, die alleen voor de gemarmerde typen geldt. We hebben hier n.l. te maken met een „fond” in lichter kleur, waarop de marmering in een donkerder kleur is afgeteekend, in de kleur, welke de zaden geheel kenmerkt bij homozygotie voor factor B, dus afwezigheid van gemarmerdheid. De fondkleur is nagenoeg wit bij afwezigheid van factor C (dus bij de zachtgekleurde typen), terwijl factor D, door zijn eerder genoemde werking spikkels over de geheele zaadhuid te verspreiden, een flauwe tint aan dat fond kan geven.

Factor C is de oorzaak van het optreden van een zachtbruin gekleurd fond, waarop blijkens het materiaal, de hierna te bespreken versterkingsfactoren van de recessieve zaadhuidkleur, als versterkingsfactoren inwerken. Ik verwijs hiervoor naar de gekleurde plaat; figuren 1—4.

Waar overigens, zonder speciale aanduiding bij gemarmerden over zaadhuidkleur gesproken wordt, is nimmer de kleur van het fond bedoeld.

Het onderzoek van de erfelijkheid der zaadhuidkleur is bij boonen zeer moeilijk door het ongelooflijk aantal tinten, dat in verschillende kleuren gerealiseerd is, dikwijls in dezelfde kruisingsproef. Moeilijk is vast te stellen of we hier met nevenfactoren te doen hebben, dan wel of we slechts modificaties van gemiddelde waarden onder oog en hebben. Door deze omstandigheid is de analyse van bijna elk boonenmateriaal slechts begrensd mogelijk, tenzij na zeer lange bestudeering.

In eenvoudige gevallen, waarbij geen twijfel is bij het onderscheiden en groepeeren der phaenotypen, analyseeren we gemakkelijk aan de hand van de regels van Mendel.

Zulk een geval brengt Johannsen ³⁾ pg. 62, waarbij zwart-, violet-, koffiebruin- en bruinzadigen optreden in de verhouding 293 : 105 : 121 : 39, duidelijk wijzend op de schematische splitsing 9 : 3 : 3 : 1.

Kennelijk domineert zwart over de overige typen, violet en koffiebruin over bruin. Johannsen vermeldt hierbij, dat de F_1 -planten zaden voortbrachten, die niet zuiver zwart, doch flets zwart waren, welke tint zich, naast zwart, ook in de F_2 voordoet. Deze onbewezen aanduiding, dat n.l. de heterozygoten, (maar voor welke der beide kleurversterkingsfactoren?) verschillen van de homozygoten, vindt een pendant in 't splitsingsgeval, door Sirks ⁸⁾ behandeld, waarbij leverbruin de heterozygoot, donkerbruin de homozygoot voor factor L voorstelt in de factoren combinatie P G L. Ook Tjebbes en ik ⁹⁾ hebben waargenomen, dat de homozygoten in een geval verschilden van de heterozygoten. De uitgangsbastaard was homozygoot voor een factorencomplex, dat okerbruine kleur doet optreden, heterozygoot voor een factor, die bruin omzet in zwart en voor den marmeringsfactor V. Bij heterozygotie voor V waren de boonen okerbruin-, resp. zwart gemarmerd, bij homozygotie paars-rose resp. blauw gemarmerd. Onder effen gekleurde bestond nòch onder zwarte, nòch onder bruine tint-

verschil. Zonder de gegevens hier nogmaals te vermelden, wil ik hier slechts herhalen, dat zwart volkomen domineert over donkerbruin en dat splitsing volgens 3 : 1 plaats grijpt.

De moeilijkheid, die in de veelheid van tinten en typen gelegen is, kent ook v. Tschermak, die in zijn verhandeling van 1912.¹¹⁾ in tabel XXVII pg. 198—203 verschillende gegevens uit kleinere experimenten heeft vereenigd en daar de kleuren met allerlei namen aanduidt. In bruin vinden we bijvoorbeeld de volgende namen: Violett, Violetbraun, Braun, Braun-grün, Grünbraun, Hellbraun, Dunkelbraun, Schwarzbraun, Kaffeebraun, Ockerbraun, Braun-rot, Gelbbraun etc. Hier is classificeeren, indien niet op grond van zeer fijne analyse, slechts schijnbaar objectief en bovendien niet in staat den lezer eenig oordeel te schenken.

Als algemeen geldend geeft v. Tschermak echter op, dat zwart domineert over violet, bruin en wit, violet over bruin en wit en dat stemt met mijn ervaring overeen.

Een eenvoudig voorbeeld, dat de genetische betrekking tusschen bruin en zwart pigment in het licht stelt, geeft Shull⁷⁾:

Non Plus Ultra (bruin) $\times$ witte flageolet.

F₁ Purper (lees zwart-) gemarmerd.

F₂ Splitst in zwart gemarmerd : bruin gemarm. : zwart : bruin : wit = 113 : 49 : 114 : 50 : 105, met benadering tot 18 : 6 : 18 : 6 : 16.

Yellow six weeks $\times$ witte flageolet,

F₁ Purper (lees zwart-) gemarmerd.

F₂ splitst als boven : 154 : 39 : 159 : 59 : 160, schematisch als boven.

Von Tschermak merkt bij zijn bespreking hiervan op:

„Gleichzeitig erweiterere ich dieselbe (n.l. de verklaring van „Shull) speziell durch die Erklärung der drei statt bloß „zwei-Farbstufen (Schwarz, Violett, Braun)“.

Deze onderscheiding is niet radicaal genoeg, er behoorden vier kleuren te worden onderscheiden, al brengt dit moeilijkheden mede. Blijkbaar zijn niet steeds deze kleuren scherp te onderscheiden geweest, gelijk wel in Johannsens materiaal het geval was.

Ook Shaw en Norton⁶⁾ deden vrij wat waarnemingen

betreffende de erfelijkheid van de kleuren der zaadhuid, afgezien van de Buff- of ecrukleur, welke vermoedelijk gelijk te stellen is met de chamoiskleur van het fond van hardgekleurde gemarmerde boonen.

Zij onderscheiden twee series van pigmenten, beide met ecru als grondkleur:

1°. De roode serie, die in mijn proeven niet voorkomt.

2°. De geel-zwart serie, welke de pigmenten schijnt te omvatten welke ook in de kruising bruine boon $\times$ spersie-boon te voorschijn komen. Zij onderscheiden daarin:

1. ecru, 2. geel, 3. koffiebruin, 4. zwart (mogelijk nog bovendien licht- of olijfbuin).

Bij kruising van gele onderling geeft F_1 en F_2 slechts geel.

Geel $\times$ bruin, F_1 bruin, F_2 schematisch 3 bruin : 1 geel.

Zwart $\times$ geel, F_1 zwart, F_2 schematisch 12 zwart : 3 koffiebruin : 1 geel.

Koffiebr. $\times$ zwart, F_1 zwart, F_2 schematisch 3 zwart : 1 koffiebruin.

Hierbij wordt voor ieder der drie kleuren geel, koffiebruin en zwart een afzonderlijke genetische factor aangenomen. Indien werkelijk violet in al deze gevallen zou ontbreken, is deze onderstelling begrijpelijk, echter niet in overeenstemming met door anderen bereikte resultaten. Daar hiermede hun standpunt voldoende is aangegeven, wil ik op de gedetailleerde gegevens, die toch geen klaarheid kunnen brengen en aan de schrijvers zelve geen klaarheid brachten, niet ingaan.

Ook Sirks⁸⁾ analyseert een bastaard voor zijn kleurfactoren met behulp van een aantal genen.

Bij aanwezigheid van een factor P is de boon chamois.

G zet deze kleur om in geelbruin der bruine boon.

L zet het bruin om in leverbruin en bij homozygotie in donkerbruin.

V zet chamois om in violet-chamois, geelbruin in violetbruin. L is epistatisch over V.

B verandert violet in blauw en is epistatisch over alle andere kleuren.

Zeker ten deele zijn deze factoren andere, dan die welke in mijn geval de splitsing beheerschen, (waarover later),

echter ook andere dan waarmede Johannsen te maken had en ook v. Tschermak.

De kwestie der kleuren is dus zeer ingewikkeld. In zijn uitgebreide kruisingsproef Non Plus Ultra $\times$ Wachsschwert krijgt v. Tschermak de volgende verhoudingen in F_2 .

Non Plus Ultra $\varphi \times$ Wachsschwert σ	zwart	violet	bruin
gemarmerd	24	9	7
effen	10	8	29
Wachsschwert $\varphi \times$ Non Plus Ultra σ			
gemarmerd	66	24	33
effen	29	25	66

Ik citeer betreffende deze gegevens Tschermak¹¹⁾ pg. 185:

„Das beobachtete Spaltungsverhältniss der einzelnen Gruppen der Marmorierten einerseits, der einzelnen Gleichfarbigen andererseits legt die Annahme der Relationen „9 : 3 : 4 bzw. 4 : 3 : 9 recht nahe.... Speziell aber die Umkehrung der Spaltungsrelation unter den Gleichfarbigen gegenüber der Marmorierten bereitet einer rationellen „Erklärung gewisse Schwierigkeiten.“

De splitsingsverhouding onder de gemarmerden verklaart v. Tschermak door eenvoudige befactorieele splitsing. Hij kent aan de rassen de volgende genenformules toe:

Non Plus Ultra A b c m.

Weisse Wachsschwert a B C M, waarin A de factor voor geel (bruine boonenkleur) is, B en C de kleurversterkingsfactoren zijn, welke de hier besproken splitsing moeten verklaren.

Von Tschermak tracht te vergeefs met behulp van zijn associatie-dissociatie-hypothese uit de moeilijkheid: de omkeering van de splitsingsverhouding te komen! Hierop laat hij volgen:

„Andererseits sei die zweite Eventualität gestreift, dasz in diesem Falle nicht alle ueberhaupt möglichen Kombinationen der farbenbestimmenden Faktoren — soweit sie die Kombinationen MM oder mm enthalten — in der typischen Anzahl gebildet werden oder dasz aus gleichzahlig produzierten Gameten gebildete Zygoten nur gewisse zur vollen Entwicklung gelangen.“

Het eerste zou mogelijk in aanmerking kunnen komen, echter zeer groote moeilijkheden ter verklaring meebrengen, terwijl voor het tweede vereischt wordt, dat zoovele zwarten en violetten zouden zijn verdwenen, dat, deze medegeteld, de verhouding toch weer 9:3:4 zou zijn. Op deze wijze zou men een groot te veel aan effengekleurden krijgen, n.l. zóó, dat de verhouding, bij ontwikkeling van alle gameten-combinaties, gemarmerd: effen zou worden = 4:9, wat allermint in v. Tschermaks theorie zou passen.

Ik wil voorts nog wijzen op een noot a. d. voet van pg. 187 door v. Tschermak gemaakt:

„Das Auftreten weiterer, in den eingeklammerten Zusätzen „angegebenen Abstufungen, welche in die oben abgegrenzten „Gruppen miteinbezogen wurden weist daraufhin, dass die „Faktorenzahl faktisch noch gröszer ist, als zur Verein- „fachung der Erklärung angenommen wurde.“

Het is mijn meening, dat deze vereenvoudiging der verklaring wel eens de oorzaak kon zijn niet alleen van de eigenaardige m.i. foutieve oplossing van het marmeringsprobleem — ten deele ook oorzaak van Tschermaks hypothese der associatie en dissociatie — maar ook van de onbegrijpelijkheid van het gegeven, dat de verhouding zwart: violet: bruin bij gemarmerde boonen zou zijn 9:3:4, bij de effen gekleurde daarentegen 4:3:9.

Ik wil met dit alles niet zeggen, dat een volledige verklaring van de erfelijkheid der kleurfactoren, voor zooverre deze zich toont in mijn materiaal, mij mogelijk is. De gegevens, die ik heb mogen bijeen brengen, zullen mogelijk van dienst zijn bij een beschouwing der oudere gegevens en de verzameling van nieuwe.

Het is mij niet gelukt, ondanks het relatief gunstige materiaal de erfelijkheid der zaadhuidkleuren voor de kruising bruine boon $\times$ spersieboon volkomen te analyseeren. Slechts een poging daartoe kan ik doen.

Kort wil ik hier recapituleeren, wat de m.i. niet twijfelachtige gegevens zijn.

1^o. De effen gekleurde boonen zijn te verdeelen in twee groote groepen; die welker pigment ook in gemarmerde typen gevonden wordt, die dus den factor B bevatten, en

die, welker pigment nooit in gemarmerde typen gevonden wordt, ten minste niet in het marmeringspatroon, en die dus factor B ontberen.

2°. De boonen, gekenmerkt door pigment, dat zoowel in effengekleurde als gemarmerde typen voorkomt, zijn te verdeelen in:

zachtgekleurde d.w.z. die, welke in gemarmerden toestand wit fond hebben en zoowel gekleurd- als witnavelig voorkomen.

hardgekleurde, die gemarmerd een duidelijk gekleurd fond hebben en steeds gekleurdnavelig zijn.

3°. In alle groepen zijn principieel te onderscheiden twee groepen, door het al of niet aanwezig zijn van factor D, gepaard gaande met het al of niet aanwezig zijn van een zeer fijne, regelmatige spikkeling der zaadhuid.

Reeds hierdoor worden een betrekkelijk groot aantal typen van elkander onderscheiden; n.l. de groepen hardgekleurd, halfhardgekleurd, zachtgekleurd en H-type. Deze namen doen slechts dienst tot het eenvoudig benoemen der groepen.

Deze verdeeling zal dus punt van uitgang moeten zijn bij de beschouwingen omtrent de verdere factoren, die de kleur der zaadhuid bepalen.

Als eerste groep worde behandeld:

De zachtgekleurde. Grondformule A B c. Afbeeldingen gekleurde plaat fig. 9—24.

In het eenvoudigste geval, dus bij het ontbreken van versterkingsfactoren, is de kleur zachtgeel, citroengeel in verschen, oranjegeel in rijpen toestand. Pl. fig. 24.

Hoewel ik overtuigd ben, dat meerdere factoren de grondkleur kunnen wijzigen, is de werking van twee ervan slechts opvallend genoeg, om daarvoor het materiaal te analyseren. De gegevens zijn dan nog relatief gering in aantal.

De eene versterkingsfactor, die ik E noem, verandert de gele kleur in zachtbruin. Pl. fig. 23.

De andere versterkingsfactor, die ik F noem, verandert de gele kleur in zacht-bleekgrijs. Soms echter is dit type eenigszins bruingrijs. Pl. fig. 22.

Beide tezamen inwerkend, veranderen zij de gele kleur in een donker, vaak bruinachtig, muisgrijs. Pl. fig. 21.

Onder gemarmerde is de verhouding in F_2 :

muisgrijs : bleekgrijs : zachtbruin : geel, dus

$A B c E F : A B c e F : A B c E f : A B c e f =$

15 : 4 : 7 : 3 =

8.28 : 2.21 : 3.86 : 1.66

Verwachting $9 : 3 : 3 : 1$ met σ respect. =

$\pm 1.44 \pm 1.16 \pm 1.16 \pm 0.72$.

Men ziet dus goede overeenstemming van waarneming en verwachting.

Onder effen gekleurde is dezelfde verhouding in F_2 :

waargenomen : $7 : 2 : 4 : 0$

omgerekend op $\Sigma = 16$ $8.62 : 2.46 : 4.92 : 0$

verwachting $9 \pm 2.20 : 3 \pm 1.72 : 3 \pm 1.72 : 1 \pm 1.07$.

Eveneens overeenstemming.

Te zamen geteld vinden we:

waargenomen : $22 : 6 : 11 : 3$

omgerekend op $\Sigma = 16$ $8.38 : 2.29 : 4.19 : 1.14$

verwachting $9 \pm 1.22 : 3 \pm 0.96 : 3 \pm 0.96 : 1 \pm 0.59$

De overeenstemming is dus goed te noemen.

Uit geelzadige F_2 planten komen in F_3 slechts gele, volgens verwachting.

Uit zachtbruin gemarmerd geven 4 series in F_2 slechts zachtbruin.

3 series splitsen in zachtbruin en geel. Te zamen n.l. 23 bruin : 7 geel, kennelijk in overeenstemming met het schema $3 : 1$.

Uit zachtbruin effen geven 2 series slechts zachtbruin, 2 series splitsen in zachtbruin en geel n.l. W6 met onzekere classificatie, vermoedelijk 9 bruin : 2 geel en

O_1 met 11 bruin : 3 geel, dus schematisch $3 : 1$.

Uit lichtgrijs of lichtgrijsbruin gemarmerd komen in twee F_3 series slechts planten met zaden van dit type.

2 series splitsen, n.l. 8 grijs 1 geel

7 grijs 2 geel

te zamen 15 grijs : 3 geel = $3.33 : 0.66$ met $\sigma = \pm 0.41$ in goede overeenstemming met schema $3 : 1$.

Uit effen gekleurde dezer groep geeft 1 serie slechts het F_2 type terwijl 1 serie splitst, echter met onzekere classificatie. Uit muisgrijze kunnen in F_3 behalve het F_2 type, lichtgrijze,

zachtbruine en gele ontstaan. Classificatie is bij enkele individuen moeilijk door transgrederende variabiliteit van de donker („muis”) grijze en de licht (eventueel licht-bruin) grijze typen; 4 series uit 15 gemarmerde bevatten slechts muisgrijze.

11 series splitsen, n.l.

	muisgrijs	lichtgrijs
A ₃	3	2
A ₁₁	6	3
te zamen	9	5
omgerekend op Σ 4	2.57 : 1.43	
verwachting	$3 \pm 0.46 : 1 \pm 0.46$	

	muisgrijs	lichtgrijs
A ₈	4	2
A ₁₀	3	2
B ₁	4	2
B ₄	5	3
te zamen	16	9
omgerekend op Σ 4	2.56 : 1.44	
verwachting	$= 3 \pm 0.34 : 1 \pm 0.34$	

	muisgrijs	lichtgrijs	zachtbruin	geel
A ₁	6	2	1	—
A ₂	11	—	2	1
A ₄	7	3	1	—
A ₅	7	—	5	2
A ₉	7	1	—	1
te zamen	38	6	9	4
omgerekend op $\Sigma = 16$	10.67 :	1.68 :	2.53 :	1.12
verwachting	$9 \pm 1.05 : 3 \pm 0.83 : 3 \pm 0.83 : 1 \pm 0.51$			

Hoewel de overeenstemming van waarneming en verwachting niet schitterend is, is de afwijking overal binnen $\pm 2\sigma$.

Uit muisgrijseffen F₂ individuen splitst in F₃ één niet anders dan muisgrijze af. 6 Splitsen andere typen af, waaronder geel echter niet optreedt:

	muisgrijs	lichtgrijs
X_4	11	2
X_6	5	2
te zamen	16	: 4
omgerekend op $\Sigma = 4$	3.2	: 0.8
verwachting	$= 3 \pm 0.39 : 1 \pm 0.39$	

	muisgrijs	lichtgrijs	zachtbruin	geel
X_2	17	5	1	—
X_3	4	3	2	—
X_5	19	2	4	—
Y_1	3	1	3	—
te zamen	43	11	10	0
Omgerekend op $\Sigma = 16$	10.75 :	2.75 :	2.5 :	0
verwachting	$= 9 \pm 0.99 : 3 \pm 0.78 : 3 \pm 0.78 : 1 \pm 0.41$			

Al de voorgaande gegevens geven dus redelijke of goede overeenstemming met de verwachting, op grond van de veronderstelling der versterkingsfactoren E en F, terwijl een zekere reserve voor de waarde der cijfers behouden blijft, tengevolge van enkele onzekere classificaties.

Eenige F_4 -series zijn nog opgekweekt met het doel constante typen te verkrijgen:

10 series uit geelzadige geven slechts geel of geel en wit.

1 serie uit bruinzadige F_3 geeft bruin en wit.

4 series uit lichtgrijze F_3 geven slechts lichtgrijs of lichtgrijs en wit.

2 series uit muisgrijze; één geeft slechts muisgrijs, één splitst 10 muisgrijs : 4 bruin, dus volgens 3 : 1.

Indien we nu de gegevens uit F_2 en F_3 combineeren krijgen we het volgende:

muisgrijs : lichtgrijs : zachtbruin : geel =
103 : 23 : 30 : 7

omgerekend op $\Sigma = 16$ 10.11 : 2.26 : 2.96 : 0.67

verwachting $9 \pm 0.62 : 3 \pm 0.49 : 3 \pm 0.49 : 1 \pm 0.31$.

Daar de afwijkingen van de schematische cijfers zeer ruim binnen $\pm 3 \sigma$ liggen, kan de overeenstemming voldoende

genoemd worden, hoewel opvallend is, dat steeds het aantal lichtgrijze beneden verwachting is.

Tweede groep. De hardgekleurde boonen. Grondformule A B C.

Bij het ontbreken van versterkingsfactoren is de kleur die der gewone bruine boon, in ouderen toestand donkerder wordend en als zoodanig afgebeeld op de plaat fig. 8.

In deze groep is weinig variabiliteit in de kleur, de typen zijn steeds goed te onderscheiden, met uitzondering van koffiebruin (fig. 7) en violet (fig. 6) beide effen, die vrij groote gelijkenis kunnen vertoonen.

De versterkingsfactor E verandert de bruin-gele kleur der bruine boon in koffiebruin, fig. 7, de versterkingsfactor F in violetbruin, fig. 6, dus niet zuiver violet, zooals bij Schirmers Casseler. Bij gelijktijdige inwerking dezer beide factoren ontstaat een intensief blauwe kleur, die bij volkomen rijpheid der zaden den indruk maakt van zwart.

Onder gemarmerde in F_2 is de verhouding, zwart (A B C E F) : violet (A B C e F) : koffiebruin (A B C E f) : bruin (A B C e f) = 26 : 4 : 12 : 4.

omgerekend op $\Sigma = 16$ 9.04 : 1.39 : 4.17 : 1.39

verwachting $9 \pm 1.17 : 3 \pm 0.92 : 3 \pm 0.92 : 1 \pm 0.57$

Ook hier valt een tekort aan violette op, echter valt weer de afwijking bij alle groepen binnen ideaal $\pm 3 \sigma$.

Onder effengekleurde in F_2 is dezelfde verhouding

waargenomen 11 : 6 : 8 : 5

omgerekend op $\Sigma = 16$. 5.87 : 3.20 : 4.27 : 2.66

verwachting $9 \pm 1.46 : 3 \pm 1.14 : 3 \pm 1.14 : 1 \pm 0.71$.

Ook hier, hoezeer de waargenomen verhouding afwijkt van 9 : 3 : 3 : 1, vallen alle afwijkingen binnen $\pm 3 \sigma$.

Voldoende reden om in 11 : 6 : (8 + 5) een verhouding 4 : 3 : 9 te zien is echter niet aanwezig.

De geelbruin gemarmerde splitsen slechts typen zonder versterkingsfactoren af.

Uit koffiebruin gemarmerd (F_2) zien we de volgende F_3 -series optreden:

3 series (L_6 , L_7 , L_8) geven slechts typen met versterkingsfactor E; 9 series splitsen als volgt:

Tabel XVII.

Nummer der F_2	Koffiebruin gemarmerd	Koffiebruin effen	Geelbruin gemarmerd	Geelbruin effen	Zachtbruin gemarmerd	Zachtbruin effen	Geel gemarmerd	Geel effen	Halfhard donkerbruin effen	Halfhard geel effen
L_1	4	—	3	1	3	—	1	1	3	1
L_2	5	5	2	—	—	—	—	—	2	—
L_3	6	3	—	1	2	1	—	—	—	—
L_4	6	3	—	—	—	—	—	—	2	3
L_5	6	2	4	—	4	1	1	1	1	—
L_9	1	2	1	2	2	—	1	—	—	1
L_{10}	2	5	1	1	—	—	—	—	—	1
L_{11}	1	2	1	1	1	1	1	—	3	—
L_{12}	1	2	—	—	1	—	—	—	3	1
Te zamen	32	24	12	6	13	3	4	2	14	7

Indien we hieruit de verhouding $E : e$ nagaan, vinden we het volgende:

1°. Onder hardgekleurde (1°. viertal kolommen) vinden we
 de verhouding $E : e = 58 : 18$
 omgerekend op $\Sigma = 4$ $3.05 : 0.95$
 verwachting $3 \pm 0.19 : 1 \pm 0.19$.

2°. Onder zachtgekleurde (2°. viertal kolommen) vinden we
 de verhouding $E : e = 16 : 6$
 omgerekend op $\Sigma = 4$ $2.91 : 1.09$
 verwachting $3 \pm 0.37 : 1 \pm 0.37$.

3°. Onder halfhardgekleurde (laatste 2 kolommen) vinden we
 de verhouding $E : e = 14 : 7$
 omgerekend op $\Sigma = 4$ $2.67 : 1.33$
 verwachting $3 \pm 0.38 : 1 \pm 0.38$.

4°. Onder alle gemarmerde vinden we de verhouding
 $E : e = 45 : 16$
 omgerekend op $\Sigma = 4$ $2.95 : 1.05$
 verwachting $3 \pm 0.22 : 1 \pm 0.22$.

Onder de effene der hard- en zachtgekleurde te zamen

$$E : e = 27 : 8$$

$$\text{omgerekend op } \Sigma = 4 \quad 3.08 : 0.92$$

$$\text{verwachting} \quad 3 \pm 0.29 : 1 \pm 0.29$$

5°. Totaal in alle typen te zamen vinden we de verhouding

$$E : e = 86 : 31$$

$$\text{omgerekend op } \Sigma = 4 \quad 2.94 : 1.06.$$

$$\text{verwachting} \quad 3 \pm 0.16 : 1 \pm 0.16.$$

In de geheele groep koffiebruin-gemarmerd vinden we dus een zeer goede overeenstemming met de verwachting.

Uit F_2 koffiebruin-effen vinden we in F_3 de volgende afsplitsing van anders gekleurde typen (alle zijn effen gekleurd).

Tabel XVIII.

No. F_2	Hardgekleurd koffiebruin	Hardgekleurd geelbruin	Zachtgekleurd bruin	Zachtgekleurd geel
W_1	16	5	—	—
W_2	9	6	—	—
W_5	11	2	1	1
W_7	9	5	—	—
Totaal	45	18	1	1

De verwachting onder hardgekleurde is $= 3 : 1$

gevonden; omgerekend op $\Sigma = 4 \quad 2.85 : 1.15$

$$\sigma = \pm 0.21$$

totaal $E : e = 46 : 19 = 2.83 : 1.17$ met $\sigma = \pm 0.21$.

Ook hier dus goede overeenstemming met de verwachting. Uit hardgekleurd-violet gemarmerde (nummers $C_1 - C_4$) worden geen boonen afgesplitst, die factor F missen.

Uit violet effen in 6 series, worden slechts in twee series individuen zonder F (dus bruine) afgesplitst, n.l.

Tabel XIX.

No. F ₂	Hardge- kleurd violet	Hardge- kleurd geelbruin	Zachtge- kleurd grijs	Zachtge- kleurd geel
Z ₃	7	4	—	—
Z ₄	9	3	3	—
Te zamen	16	7	3	—

Onder hardgekleurde uit beide series te zamen vinden we dus:

waargenomen F : f = 16 : 7
 omgerekend op $\Sigma = 4$ 2.78 : 1.22
 verwachting = 3 ± 0.36 : 1 ± 0.36
 totaal vinden we F : f = 19 : 7
 omgerekend op $\Sigma = 4$ 2.92 : 1.08
 verwachting = 3 ± 0.34 : 1 ± 0.34 .

Dus goede overeenstemming.

Splitsing t.o.v. de kleurfactoren E en F is natuurlijk het ingewikkeldst uit de zwart-gemarmerde en effengekleurde, vooral uit de eerste, daar hier *alle* typen uit voort kunnen komen. De cijfers hiervan zijn dus ook het minst betrouwbaar, daar de series relatief veel meer lijden door het kleine aantal, dan bij eenvoudiger splitsing. In de hier volgende tabel XX op pag. 77 vindt men: a. de series, die slechts heterozygoot blijken voor factor E, b. slechts heterozygoot voor factor F, c. voor beide factoren.

Uit de gegevens is het volgende op te maken.

a. Uit Ee FF vinden we de verhouding E : e :

waargenomen 39 : 26
 omgerekend op $\Sigma = 4$ 2.4 : 1.6
 verwachting 3 ± 0.21 : 1 ± 0.21

hoewel de afwijking binnen $\pm 3 \sigma$ valt is de overeenstemming zeer onbevredigend.

b. Uit EE Ff vinden we de verhouding F : f :

waargenomen 39 : 11
 omgerekend op $\Sigma = 4$ 3.12 : 0.88
 verwachting 3 ± 0.24 : 1 ± 0.24

Tabel XX.

No. der F ₂	E F combinatie		e F combinatie		E f combinatie		e f combinatie	
	Gemarm.	Effen	Gemarm.	Effen	Gemarm.	Effen	Gemarm.	Effen
a. K ₅	3	—	3	—	—	—	—	—
K ₁₂	6	—	4	—	—	—	—	—
K ₁₅	5	5	—	3	—	—	—	—
K ₁₆	2	4	1	3	—	—	—	—
K ₁₉	6	2	1	3	—	—	—	—
K ₂₀	4	2	3	5	—	—	—	—
Te zamen	26	13	12	14	—	—	—	—
b. K ₆	9	3	—	—	2	1	—	—
K ₈	5	7	—	—	1	—	—	—
K ₁₄	5	—	—	—	1	—	—	—
K ₂₂	7	3	—	—	—	6	—	—
Te zamen	26	13	—	—	4	7	—	—
c. K ₁	5	3	1	1	4	—	—	—
K ₂	3	5	2	1	2	—	—	—
K ₃	4	3	—	1	3	2	—	—
K ₄	2	—	2	—	3	—	1	—
K ₇	6	—	1	1	2	4	—	—
K ₉	4	3	1	—	2	3	—	—
K ₁₀	3	2	—	5	3	—	1	—
K ₁₁	7	—	2	—	—	5	—	1
K ₁₃	7	4	1	1	—	1	—	—
K ₁₇	5	4	1	2	4	—	2	—
K ₁₈	3	5	1	3	1	—	1	1
K ₂₁	6	2	4	—	1	1	—	—
K ₂₃	6	2	2	4	1	—	—	—
K ₂₄	6	1	—	2	6	—	3	—
K ₂₅	4	2	—	—	1	—	1	1
C ₅	4	4	1	1	2	—	1	1
Te zamen	75	40	18	22	39	23	10	4
	115		40		62		14	

c. Uit Ee Ff vinden we de verhouding EF : eF : Ef : ef
 waargenomen 115 : 40 : 62 : 14
 omger. op $\Sigma = 16$ 7.96 : 2.77 : 4.29 : 0.97
 verwachting 9 ± 0.52 : 3 ± 0.41 : 3 ± 0.41 : 1 ± 0.25

De zeer matige overeenstemming, kan m.i. gedeeltelijk te wijten zijn aan moeilijkheden in de classificatie.

Uit zwarte effengekleurde krijgen we de gegevens der hier volgende tabel: a. uit heterozygoten voor factor E, b. voor factor F, c. voor beide versterkingsfactoren. Twee series splitsen geen andere dan EF combinaties af.

Tabel XXI.

No. F ₂	EF combinatie	eF combinatie	Ef combinatie	ef combinatie
a. BB 4	11	1	—	—
BB 8	5	2	—	—
BB 9	7	6	—	—
Te zamen	23	9	—	—
b. Q 3	4	—	7	—
BB 5	9	—	6	—
Te zamen	13	—	13	—
c. BB 1	7	2	2	—
BB 6	7	2	3	1
BB 7	7	2	4	1
Q 4	6	1	1	2
Te zamen	27	7	10	4

Hieruit valt op te merken:

- a. gevonden verhouding EF : eF = 23 : 9
 omgerekend op $\Sigma = 4$ 2.87 : 1.13
 verwachting 3 ± 0.31 : 1 ± 0.31
- b. gevonden verhouding EF : Ef = 13 : 13
 omgerekend op $\Sigma = 4$ 2 : 2
 verwachting 3 ± 0.34 : 1 ± 0.34

zeer matige overeenstemming.

c. gevonden verhouding EF : eF : Ef : ef
 $= 27 : 7 : 10 : 4$
 omgerek. op $\Sigma = 16$ $9 : 2.33 : 3.33 : 1.33$
 verwachting $9 \pm 1.1 : 3 \pm 0.9 : 3 \pm 0.9 : 1 \pm 0.56$
 goede overeenstemming.

Onder *halfharde* hebben we alleen met effen-gekleurde te maken. Het is ongetwijfeld de groep, die de meest variabele typen omvat en dus zeer moeilijk en slechts benaderend te analyseren is. In F_2 komen de combinaties EF : eF : Ef : ef in de volgende verhouding voor: 7 : 9 : 9 : 0, wat haast niet te vergelijken is met de verwachting 9 : 3 : 3 : 1. Omgerekend op $\Sigma 16$

vinden we n.l. $4.48 : 5.76 : 5.76 : 0$
 verwachting $9 \pm 1.58 : 3 \pm 1.25 : 3 \pm 1.25 : 1 \pm 0.77$

De eF combinatie gedraagt zich als aangegeven in tabel XXII. 6 series gaven niet anders dan eF-typen.

Tabel XXII.

No. F_2	Halfhard violet bruin eF	Halfhard geel ef
R_3	8	3
S_1 (?)	12	5
T_2	2	3
Te zamen	22	11

waargenomen dus te zamen eF ; ef = $22 : 11$
 omgerekend op $\Sigma = 4$ $2.67 : 1.33$
 verwachting $3 \pm 0.30 : 1 \pm 0.30$

Van de Ef-combinatie dezer groep, als hoedanig de F_2 nummers P_{1-9} zijn opgevat, vertoont niet één afsplitsing van het zuivergele type, hoewel phaenotypen zich voordoen, die lichter gekleurd zijn dan het F_2 -uitgangsmateriaal dezer series (vooral in de series P_8 en P_9). De schakeeringen in kleur zijn hier trouwens talloos en vormen een vrijwel continue overgang van de donkerste tot vrijwel lichtgele typen.

Onder de splitsingsproducten der EF-combinaties der halfharde groep stuiten we op hetzelfde bezwaar en de rangschikking ervan is dus noodzakelijkerwijze grof.

Tabel XXIII.

No. F ₂	EF combinatie	Ef combinatie	eF combinatie	ef combinatie
CC ₁	13	—	4	—
CC ₂	10	—	3	—
CC ₃	11	3	1	1
CC ₄	8	1	2	—
CC ₅	3	2	—	—
Q ₁	7	4	4	—
Q ₂	10	10	—	—

Voor zoover deze cijfers als van waarde beschouwd worden kan men geneigd zijn er de splitsingsverhouding 3:1 en 9:3:3:1 in te zien.

Hoewel ik hierbij als mijn meening uitspreek, dat de factoren E en F de voornaamste kleurversterkingsfactoren zijn, die de splitsingsverschijnselen bepalen, is mijn meening tevens, dat één of meerdere nevenfactoren de duidelijkheid ervan vertroebelen, terwijl van zeker even groote betekenis is de modificeerbaarheid van bepaalde pigmenten — speciaal der halfharde groep.

Ik wil evenwel nog even terugkomen op de door Von Tschermak besproken omkeering der splitsingsverhouding zwart : violet : bruin bij de effengekleurde, die volgens het schema 4:3:9 scheen te verlopen, terwijl dit bij gemarmerde volgens 9:3:4 verloopt. Hoewel ik het materiaal van v. Tschermak zou moeten kennen om te kunnen oordeelen, komt mij als mogelijkheid het volgende voor:

Er zijn evenveel gemarmerde als effen-gekleurde. Onder gemarmerde vindt men de verhouding, zwart : violet : bruin = 9:3:4 = 18:6:8.

De hardgekleurd effene, half zooveel aanwezig als hard-

gekleurd gemarmerde splitsen eveneens volgens 9:3:4. Onder halfharde vindt men geen echte zwarte, zoodat phaenotypisch een verhouding 3 violet : 13 bruin zou kunnen worden waargenomen. De totale verhouding zwart : violet : bruin zou dan onder effengekleurde worden = $(9 + 0) : (3 + 3) : (4 + 13) = 9 : 6 : 17$ d.w.z. vrijwel =
 4 : 3 : 9.

Betreffende erfelijkheid van de kleur der zaadlobben die nl. groen of wit kan zijn, heeft Von Tschermak¹²⁾ waarnemingen gedaan, waarbij hij vond, dat bij kruising van een ras met groene cotylen: Chevriers zee-groene flageolet als moederplant met een ras met gele cotylen xeniën ontstaan, dus zaden met witte (of gele) cotylen. Bij het ras Chevrier zijn zoowel de cotylen als de zaadhuid groen gekleurd door de aanwezigheid van chlorophylkorrels. Daar de cotylen en de zaadhuid tot twee verschillende generaties behooren en groen recessief is, is in zoo'n bastaardeeringsgeval de zaadhuid natuurlijk groen, terwijl de cotylen wit of geel zijn.

Reeds eerder deelde Von Tschermak resultaten van deze kruising mede in een artikel, dat mij niet onder oogen kwam. Hier is het resultaat van een uitgebreider na-onderzoek.

Bij de zaden van 19 F₁-planten werd gevonden:

810 met witte cot. : 239 met groene cot. = 3.39 : 1 = 3.09 : 0.91. $\sigma = \pm 0.05$. Dit beteekent een redelijke overeenstemming met de verwachting op grond van een monohybride splitsing. Von Tschermak acht echter het aantal met groene cotylen te klein en wijt het aan de vernietiging van chlorophyll onder lichtinvloed.

Wat de kleur der zaadhuid in de tweede generatie uit een spontane bastaard van Chevriers Flageolet betreft, vind ik zelf de volgende verdeeling.

Gekleurd 25 : wit 7 : groen 2; dit is dus vrijwel volgens 12 : 3 : 1.

Wat de kleur der cotylen betreft, deze heb ik nagegaan, door alle boonen, voortgebracht door deze 34 planten, aan te snijden.

Het resultaat der generatie 1919 vindt men hierbij.

Tabel XXIV.

No.	Witte cotylen	Groene cotylen	No.	Witte cotylen	Groene cotylen
(1?)	44	—	3	8	4
2	60	—	4	34	15
13	45	—	5	68	12
16	46	—	6	22	3
23	78	—	7	36	24
27	70	—	8	46	20
31	34	—	9	50	19
Totaal 7 planten met alleen witte cotylen.			11	28	8
1	—	31	12	24	11
10	—	40	14	23	11
17	3	58	18	56	69
15	2	26	19	23	7
22	1	76	20	48	13
32	—	40	21	60	18
Totaal 6 planten.			24	34	9
			25	63	18
			26	50	13
			28	27	10
			29	35	12
			30	32	8
			33	42	12
Te zamen				809	316
Zonder No. 18				753	247

Totaal splitsen 21 planten.

In overeenstemming met Von Tschermak vind ik dus, dat „witte cotylen” domineert over groene. Reeds het bastaardzaad, zal dus witte cotylen gehad hebben en was dus een Xenie. Bij het bepalen der getalsverhoudingen doet zich echter de moeilijkheid voor, dat het groen der Chevriers door het licht ontleed wordt, waardoor wel steeds schijnbare afwijkers (witzadig) ontstaan in de beste stammen.

Hieraan òf (èn) aan bastaardeering met planten met witte zaadlobben schrijf ik het toe, dat in de nummers 15, 17 en 22 enkele zaden met witte cotylen voorkomen. Een enkele maal heb ik trouwens opgemerkt, dat zaden aan de eene zijde — blijkbaar de lichtzijde — de groene kleur in de cotylen misten, terwijl deze aan de andere zijde duidelijk te zien was.

Mogen we aan deze reden alleen het optreden der witte cotylen in genoemde drie nummers toeschrijven, dan blijkt toch, dat deze inwerking van het licht van niet zeer grooten invloed is, daar in totaal 6 nummers, waarin alleen groene cotylen te verwachten zijn, op totaal 277 zaden slechts 6 met witte cotylen voorkomen.

Daarom geloof ik ook, dat in no. 18, waar de verhouding 56 wit : 69 groen wordt gevonden, de afwijking van elke verwachting niet is terug te voeren op deze bleekende werking van het licht, dus dat niet alleen groene cotylen verwacht moeten worden. Mogelijk lijkt me nog, dat toevalligerwijze twee planten dooreen geoogst zijn, waarvan een constant met groene cotylen. Tel ik de overige series te zamen, dan vind ik 753 wit : 247 groen = 3.012 : 0.988 met $\sigma = \pm 0.017$ in goede overeenstemming.

Deze overeenstemming versterkt mij in de meening, dat bij no. 18 een fout in het spel is.

Onder de series vinden we de verhouding

constant witte cot. : splitsend : constant groene cot. =

7	:	20	:	6
verwachting 1	:	2	:	1

 gevonden, omgerekend op $\Sigma = 4$:

0.85 : 2.43 : 0.73

met bijbehorend $\sigma = \pm 0.3$ $\sigma = \pm 0.25$ $\sigma = \pm 0.3$.

De werkelijke cijfers zijn dus in redelijk goede overeenstemming met de verwachting.

SAMENVATTING.

Aangetoond wordt in het voorafgaande, dat een groot aantal factoren de kleur der zaadhuid bij boonen bepalen en vooral, dat deze niet principieel gelijksoortig zijn.

In de eerste plaats is het noodzakelijk gebleken een grondfactor voor kleur aan te nemen bij afwezigheid waarvan geen kleurstof kan optreden. Deze factor is A genoemd.

Met dezen grondfactor in samenwerking, kunnen, in het onderzochte materiaal, drie chromogene factoren, B, C en D, elk afzonderlijk kleur doen optreden. De werking van elk dezer factoren, samengaan met factor A, is de volgende:

B doet kleur optreden over de geheele zaadhuid, met uitzondering van een ring om den navel; bij heterozygotie voor factor B is steeds de zaadhuid gemarmerd, bij homozygotie effen gekleurd;

C doet, zoowel in heterygoten als homozygoten toestand, effen kleur over de geheele zaadhuid optreden met inbegrip van de navelring;

D doet een zwakke stippeling over de geheele zaadhuid optreden, welke daardoor, bij afwezigheid der factoren B en C, een grijsachtige tint krijgt. Bovendien wordt de navelring gekleurd.

Uitvoerig besproken, is de splitsing, die het gevolg is van de inwerking dezer factoren.

1°. De splitsing gekleurdzadig : witzadig is in F_2 tetra-factorieel volgens 189 : 67. In de F_3 -generaties uit afzonderlijke F_2 -planten kunnen daarentegen de verhoudingen, ge-

kleurd : wit, zijn: 3 : 1 ; 15 : 1 ; 63 : 1 ; 9 : 7 ; 45 : 19 ; 189 : 67.
Men zie hiervoor Hoofdstuk V, speciaal pg. 55—56.

2°. De splitsing gekleurdnavelig : gekleurdzadig-witnavelig.
Daar zoowel factor C als factor D gekleurdnaveligheid veroorzaken, wordt de splitsing in de tweede generatie beheerscht door de factoren B, C en D en is de F_2 -verhouding = 20 : 1, terwijl in de volgende generaties zoowel mono- als bifactorieele splitsing kan optreden, dus schematisch volgens 3 : 1 en 15 : 1; (n.l. indien B homozygoot aanwezig is) 4 : 1 en 20 : 1 (n.l. indien B. heterozygoot aanwezig is. Men zie hiervoor speciaal pg. 17—22.

3°. Splitsing witzadig-gestippeld-gekleurdnavelig : anders gekleurd (dus met uitzondering der zuiver witzadige.) Daar dit eerstgenoemde type recessief is t. o. v. de andersgekleurden wordt de splitsing in F_2 beheerscht door de drie factoren B, C en D en is schematisch = 20 : 1. In de derde generatie kunnen daarbij de verhoudingen 3 : 1, 4 : 1, 15 : 1 en 20 : 1 verwacht worden. Men zie hiervoor speciaal pg. 25 : 27.

De tot dusver kort besproken factoren verwekken afzonderlijk en in samenwerking de volgende kleurgroepen:

$A B c \overset{d}{D}$; zachte kleurgroep.

$A B C \overset{d}{D}$; harde kleurgroep.

$A b C \overset{d}{D}$; half-harde kleurgroep.

$A b c D$; witzadig-gespikkeld-gekleurdnavelig, z.g.n. H-type.
Men zie hiervoor de gekleurde plaat.

In 't bijzonder is ingegaan op de werking van factor B, die in heterozygoten toestand gemarmerdheid veroorzaakt, in homozygoten toestand effen-gekleurdheid. Dit verklaart op de meest ongedwongen wijze, waarom deze gemarmerdheid nooit constant te verkrijgen is en bovendien waarom gemarmerdheid slechts in de zachte en harde kleurgroep voorkomt. De F_2 -splitsing gemarmerd: niet gemarmerd onder gekleurdzadigen wordt theoretisch vastgesteld als 32 : 28, terwijl de vroegere onderzoekers deze op 1 : 1 hebben gesteld in de door hen onderzochte gevallen. Aangetoond wordt, dat, gelijk theoretisch te verwachten is, in de F_3 -generatie geheel andere splitsings-

verhoudingen gemarmerd : niet gemarmerd optreden ; n.l. indien het H-type niet wordt medegerekend, behalve 1 : 1 ook 2 : 1 en 8 : 7. Inderdaad wordt daarbij de verhouding 2 : 1 buiten twiifel vastgesteld.

Principiëel tegenover dit genetisch type van gemarmerdheid wordt de constante gemarmerdheid behandeld, waarbij de gangbare verklaring, n.l. met behulp van een bepaalde marmeringsfactor, wordt aanvaard. Men vindt het geheele probleem behandeld in Hoofdstuk IV, pg. 34—50.

Naast de grondfactor voor kleur en de chromogene factoren B, C en D, zijn voorts aangenomen twee kleurversterkingsfactoren, die afzonderlijk, nòch in samenwerking met A bij afwezigheid der factoren B, C en D, hun werking toonen. Voor de werking dezer kleurversterkingsfactoren E en F kan het best naar de gekleurde plaat verwezen worden. Wat de splitsing betreft, welke het gevolg is van de inwerking dezer beide factoren, wordt een eenvoudige mendilistische verklaring gegeven, hoewel de gevonden waarden dikwijls groote afwijkingen van de theoretische te zien geven. Daar echter de feiten allermïnst op koppeling of afstooting van factoren wijzen scheen geen andere verklaring plausibel.

SAMENVATTENDE TABEL A: DE ZACHTGEKLEURDEN.

F ₂			F ₃								
Nummer F ₂	Phaenotype der zaden	Vermoedelijk genotype	Zachtgekl.-grondformule A B c				Hardgekleurd-grondform. A B C		Halfhard-grondformule A b c alle effen	H-type: d.i. bijna wit, gekleurdnav. A b c D	Wit-zadig
			Gemarmerd		Effen		Gemarmerd	Effen			
			Witnav.	Gekl.nav.	Witnav.	Gekl.nav.					
B ₁	zachtgekleurd-gemarmerd, witnavelig	Aa Bb cc dd	3	—	3	—	—	—	—	—	12
B ₂	"	Aa Bb cc dd	9	—	1	—	—	—	—	—	6
B ₃	"	AA Bb cc dd	3	—	2	—	—	—	—	—	3
B ₄	"	AA Bb cc dd	7	—	2	—	—	—	—	—	3
E ₁	"	AA Bb cc dd	6	—	5	—	—	—	—	—	4
E ₂	"	Aa Bb cc dd	6	—	3	—	—	—	—	—	8
E ₃	"	Aa Bb cc dd	4	—	2	—	—	—	—	—	7
I ₁	"	Aa Bb cc dd	4	—	6	—	—	—	—	—	6
I ₂	"	Aa Bb cc dd	4	—	2	—	—	—	—	—	12
Totaal der bovenstaande groep:			46	—	26	—	—	—	—	—	61
A ₁	zachtgekleurd-gemarmerd, gekl.nav.	Aa Bb cc Dd	1	6	—	2	—	—	—	2	4
A ₂	"	AA Bb cc Dd	2	8	3	1	—	—	—	4	2
A ₃	"	Aa Bb cc DD	—	4	—	1	—	—	—	2	7
A ₄	"	Aa Bb cc DD	—	6	—	5	—	—	—	3	5
A ₅	"	Aa Bb cc DD	—	10	—	4	—	—	—	1	3
A ₆	"	Aa Bb cc Dd	1	5	1	5	—	—	—	2	5
A ₇	"	Aa Bb cc DD	—	9	—	4	—	—	—	—	10
A ₈	"	Aa Bb cc DD	—	6	—	6	—	—	—	4	3
A ₉	"	Aa Bb cc DD	—	5	—	4	—	—	—	2	—
A ₁₀	"	Aa Bb cc Dd	—	4	1	—	—	—	—	5	5
A ₁₁	"	AA Bb cc Dd	1	5	—	3	—	—	—	1	1
D ₁	"	Aa Bb cc Dd	1	3	1	4	—	—	—	—	4
D ₂	"	AA Bb cc DD	—	9	—	5	—	—	—	1	2
D ₃	"	Aa Bb cc Dd	2	3	3	1	—	—	—	1	5
D ₄	"	AA Bb cc DD	—	5	—	8	—	—	—	4	—
D ₅	"	Aa Bb cc Dd	1	11	—	2	—	—	—	1	4
D ₆	"	AA Bb cc Dd	1	6	—	1	—	—	—	1	1
D ₇	"	AA Bb cc Dd	1	6	1	3	—	—	—	5	—
D ₈	"	Aa Bb cc DD	—	6	—	1	—	—	—	5	6
M ₁	"	Aa Bb cc Dd	3	2	—	—	—	—	—	4	7
Totaal der bovenstaande groep:			14	119	10	60	—	—	—	48	74
N ₁	zachtgekl.-effen witn.	Aa BB cc dd	—	—	9	—	—	—	—	—	5
O ₁	"	Aa BB cc dd	—	—	14	—	—	—	—	—	2
Y ₁	"	Aa BB cc dd	—	—	7	—	—	—	—	—	1
Totaal der bovenstaande groep:			—	—	30	—	—	—	—	—	8
G ₁	zachtgekl.effen gekl.n.	AA BB cc DD	—	—	—	11	—	—	—	—	—
G ₃	"	AA BB cc DD	—	—	—	17	—	—	—	—	—
W ₆	"	Aa BB cc Dd	—	—	4	7	—	—	—	—	5
U ₁	"	Aa BB cc Dd	—	—	3	12	—	—	—	—	3
X ₁	"	Aa BB cc Dd	—	—	3	8	—	—	—	[3] spont.	6
X ₂	"	Aa BB cc Dd	—	—	4	20	—	—	—	—	4
X ₃	"	Aa BB cc DD	—	[2] spont.	—	9	—	—	—	—	4
X ₄	"	Aa BB cc Dd	—	—	4	9	[1] spont.	—	—	—	4
X ₅	"	AA BB cc Dd	—	—	6	19	—	—	—	—	—
X ₆	"	Aa BB cc DD	—	—	—	7	—	—	—	—	2
Totaal der bovenstaande groep:			—	[2] spont.	24	119	[1] spont.	—	—	[3] spont.	28

SAMENVATTENDE TABEL B: H-TYPE = VRIJWEL ONGEKL. ZAADHUID-GEKLEURDNAVELIG.

H ₁	H-type d.i. vrijwel ongekl.zaadhuid, gekl.n.	A bb cc D	—	—	—	—	[1] spont.	[1] spont.	—	13	3
H ₂	"	AA bb cc DD	—	—	—	—	—	—	—	11	—
H ₃	"	A bb cc D	—	—	—	—	—	—	—	13	4
H ₄	"	Aa bb cc Dd	—	—	—	—	—	[1] spont.	—	11	8
H ₅	"	Aa bb cc Dd	—	—	—	—	—	—	—	8	8
H ₆	"	Aa bb cc Dd	—	—	—	—	—	—	—	11	7
H ₇	"	Aa bb cc Dd	—	—	—	—	—	—	—	11	7
H ₈	"	Aa bb cc Dd	—	—	—	—	—	—	—	8	8
Totaal der bovenstaande groep:			—	—	—	—	[1] spont.	[2] spont.	—	86	45

SAMENVATTENDE TABEL A: DE ZACHTGEKLEURDEN.

F ₂			F ₃								
Nummer F ₂	Phaenotype der zaden	Vermoedelijk genotype	Zachtgekl.-grondformule A B c				Hardgekleurd-grondform. A B C		Halfhard-grondformule A b C alle effen	H-type: d.i. bijna wit, gekleurdnav. A b c D	Wit-zadig
			Gemarmerd		Effen		Gemarmerd	Effen			
			Witnav.	Gekl.nav.	Witnav.	Gekl.nav.					
B ₁	zachtgekleurd-gemarmerd, witnavelig	Aa Bb cc dd	3	—	3	—	—	—	—	—	12
B ₂	"	Aa Bb cc dd	9	—	1	—	—	—	—	—	6
B ₃	"	AA Bb cc dd	3	—	2	—	—	—	—	—	3
B ₄	"	AA Bb cc dd	7	—	2	—	—	—	—	—	3
E ₁	"	AA Bb cc dd	6	—	5	—	—	—	—	—	4
E ₂	"	Aa Bb cc dd	6	—	3	—	—	—	—	—	8
E ₃	"	Aa Bb cc dd	4	—	2	—	—	—	—	—	7
I ₁	"	Aa Bb cc dd	4	—	6	—	—	—	—	—	6
I ₂	"	Aa Bb cc dd	4	—	2	—	—	—	—	—	12
Totaal der bovenstaande groep:			46	—	26	—	—	—	—	—	61
A ₁	zachtgekleurd-gemarmerd, gekl.nav.	Aa Bb cc Dd	1	6	—	2	—	—	—	2	4
A ₂	"	AA Bb cc Dd	2	8	3	1	—	—	—	4	2
A ₃	"	Aa Bb cc DD	—	4	—	1	—	—	—	2	7
A ₄	"	Aa Bb cc DD	—	6	—	5	—	—	—	3	5
A ₅	"	Aa Bb cc DD	—	10	—	4	—	—	—	1	3
A ₆	"	Aa Bb cc Dd	1	5	1	5	—	—	—	2	5
A ₇	"	Aa Bb cc DD	—	9	—	4	—	—	—	—	10
A ₈	"	Aa Bb cc DD	—	6	—	6	—	—	—	4	3
A ₉	"	Aa Bb cc DD	—	5	—	4	—	—	—	2	—
A ₁₀	"	Aa Bb cc Dd	—	4	1	—	—	—	—	5	5
A ₁₁	"	AA Bb cc Dd	1	5	—	3	—	—	—	1	1
D ₁	"	Aa Bb cc Dd	1	3	1	4	—	—	—	—	4
D ₂	"	AA Bb cc DD	—	9	—	5	—	—	—	1	2
D ₃	"	Aa Bb cc Dd	2	3	3	1	—	—	—	1	5
D ₄	"	AA Bb cc DD	—	5	—	8	—	—	—	4	—
D ₅	"	Aa Bb cc Dd	1	11	—	2	—	—	—	1	4
D ₆	"	AA Bb cc Dd	1	6	—	1	—	—	—	1	1
D ₇	"	AA Bb cc Dd	1	6	1	3	—	—	—	5	—
D ₈	"	Aa Bb cc DD	—	6	—	1	—	—	—	5	6
M ₁	"	Aa Bb cc Dd	3	2	—	—	—	—	—	4	7
Totaal der bovenstaande groep:			14	119	10	60	—	—	—	48	74
N ₁	zachtgekl.-effen witn.	Aa BB cc dd	—	—	9	—	—	—	—	—	5
O ₁	"	Aa BB cc dd	—	—	14	—	—	—	—	—	2
Y ₁	"	Aa BB cc dd	—	—	7	—	—	—	—	—	1
Totaal der bovenstaande groep:			—	—	30	—	—	—	—	—	8
G ₁	zachtgekl.effen gekl.n.	AA BB cc DD	—	—	—	11	—	—	—	—	—
G ₂	"	AA BB cc DD	—	—	—	17	—	—	—	—	—
W ₆	"	Aa BB cc Dd	—	—	4	7	—	—	—	—	5
U ₁	"	Aa BB cc Dd	—	—	3	12	—	—	—	—	3
X ₁	"	Aa BB cc Dd	—	—	3	8	—	—	—	[3] spont.	6
X ₂	"	Aa BB cc Dd	—	—	4	20	—	—	—	—	4
X ₃	"	Aa BB cc DD	—	[2] spont.	—	9	—	—	—	—	4
X ₄	"	Aa BB cc Dd	—	—	4	9	[1] spont.	—	—	—	4
X ₅	"	AA BB cc Dd	—	—	6	19	—	—	—	—	—
X ₆	"	Aa BB cc DD	—	—	—	7	—	—	—	—	2
Totaal der bovenstaande groep:			—	[2] spont.	24	119	[1] spont.	—	—	[3] spont.	28

SAMENVATTENDE TABEL B: H-TYPE = VRIJWEL ONGEKL. ZAADHUID-GEKLEURDनावेलिग.

H ₁	H-type d.i. vrijwel ongekl. zaadhuid, gekl n.	A bb cc D	—	—	—	—	[1] spont.	[1] spont.	—	13	3
H ₂	"	AA bb cc DD	—	—	—	—	—	—	—	11	—
H ₃	"	A bb cc D	—	—	—	—	—	—	—	13	4
H ₄	"	Aa bb cc Dd	—	—	—	—	—	[1] spont.	—	11	8
H ₅	"	Aa bb cc Dd	—	—	—	—	—	—	—	8	8
H ₆	"	Aa bb cc Dd	—	—	—	—	—	—	—	11	7
H ₇	"	Aa bb cc Dd	—	—	—	—	—	—	—	11	7
H ₈	"	Aa bb cc Dd	—	—	—	—	—	—	—	8	8
Totaal der bovenstaande groep:			—	—	—	—	[1] spont.	[2] spont.	—	86	45

SAMENVATTENDE TABEL C: HARDGEKLEURD-GEMARMERD.

F ₂			F ₃								
Nummer F ₂	Phaenotype der zaden	Vermoedelijk genotype	Zachtgekl.-grondformule A B c				Hardgekleurd-grondform. A B C		Halfhardgekl.-grondformule A b C alle effen	H-type	Wit-zadig
			Gemarmerd		Effen		Gemarmerd	Effen			
			Witnav.	Gekl.nav.	Witnav.	Gekl.nav.					
K ₁	hardgekl.-gem.	A A B b C c d d	2	—	—	—	8	2	2	—	2
K ₂	"	A a B b C C D	—	—	—	—	8	6	—	—	4
K ₃	"	A a B b C c d d	2	—	1	—	5	6	—	—	5
K ₄	"	A a B b C c d d	2	—	—	—	6	—	—	—	6
K ₅	"	A a B b C c D d	—	1	—	—	5	—	—	1	5
K ₆	"	A B b C c d d	3	—	2	—	8	1	1	—	3
K ₇	"	A a B b C c d d	3	—	—	—	6	3	2	—	6
K ₈	"	A a B b C c D	—	1	—	2	5	4	1	1	5
K ₉	"	A a B b C c D d	2	1	1	—	6	5	—	—	4
K ₁₀	"	A a B b C C D	—	—	—	—	6	1	7	—	3
K ₁₁	"	A a B b C c D D	—	1	—	2	8	4	—	1	5
K ₁₂	"	A A B b C c D d	—	3	—	—	7	—	—	—	1
K ₁₃	"	A a B b C c D D	—	5	—	—	4	4	1	1	2
K ₁₄	"	A B b C D	—	—	—	—	7	—	—	1	2
K ₁₅	"	A A B b C c D d	—	2	1	—	3	3	4	1	1
K ₁₆	"	A A B b C C D	—	—	—	—	3	4	3	—	—
K ₁₇	"	A A B b C C D	—	—	—	—	12	3	3	—	—
K ₁₈	"	A A B b C c D d	—	2	1	3	3	3	3	—	—
K ₁₉	"	A a B b C C D(?)	—	—	—	—	7	2	3	—	6
K ₂₀	"	A a B b C C D	—	—	—	—	6	3	4	—	7
K ₂₁	"	A A B b C C	—	—	—	—	11	3	—	—	—
K ₂₂	"	A A B b C C D	—	—	—	—	7	—	9	—	—
K ₂₃	"	A A B b C c D D	—	2	—	1	9	2	3	3	—
K ₂₄	"	A A B b C c D d	2	1	—	2	11	—	2	—	2
K ₂₅	"	A a B b C c D D	—	2	—	1	4	1	1	1	6
C ₅	"	A A B b C c D D	—	4	—	—	5	6	4	—	—
C ₁	"	A a B b C c D d	—	1	—	—	9	3	1	—	6
C ₂	"	A a B b C C D d	—	—	—	—	9	1	5	—	5
C ₃	"	A A B b C c d d	3	—	2	—	3	1	2	—	2
C ₄	"	A a B b C c D d	—	2	1	—	3	—	3	—	7
L ₁	"	A A B b C c D D	—	4	—	1	7	1	4	—	2
L ₂	"	A a B b C C D D	—	—	—	—	6	6	2	—	7
L ₃	"	A a B b C c D d	2	—	—	1	6	4	—	—	4
L ₄	"	A a B b C C D D	—	—	—	—	6	3	5	—	6
L ₅	"	A A B b C c D D	—	5	—	3	10	2	—	—	—
L ₆	"	A a B b C c D D	—	—	—	—	6	1	5	1	6
L ₇	"	A a B b C C D	—	—	—	—	7	2	7	—	2
L ₈	"	A a B b C C D	—	—	—	—	6	6	2	—	5
L ₉	"	A a B b C c D D	—	2	—	—	1	6	—	2	4
L ₁₀	"	A a B b C c D	—	—	—	—	3	7	—	1	8
L ₁₁	"	A a B b C c D d	1	2	—	3	2	3	—	1	8
L ₁₂	"	A a B b C c D d	1	—	—	3	1	3	—	—	7
F ₁	"	A A B b C c d d	5	—	—	—	8	3	2	—	1
F ₂	"	A A B b C c D d	—	1	—	2	8	5	4	—	—
F ₃	"	A A B b C c D	—	1	—	1	8	7	—	1	—
F ₄	"	A a B b C c D D	—	1	—	1	2	7	—	1	4
Totaal der bovenstaande groep:			28	44	9	27	280	136	96	17	159

SAMENVATTENDE TABEL C: HARDGEKLEURD-GEMARMERD.

F ₂			F ₃								
Nummer F ₂	Phaenotype der zaden	Vermoedelijk genotype	Zachtgekl.-grondformule A B c				Hardgekleurd-grondform. A B C		Halfhardgekl., grondformule A b C alle effen	H-type	Wit-zadig
			Gemarmerd		Effen		Gemarmerd	Effen			
			Witnav.	Gekl.nav.	Witnav.	Gekl.nav.					
K ₁	hardgekl.-gem.	A A B b C c d d	2	—	—	—	8	2	2	—	2
K ₂	"	A a B b C C D	—	—	—	—	8	6	—	—	4
K ₃	"	A a B b C c d d	2	—	1	—	5	6	—	—	5
K ₄	"	A a B b C c d d	2	—	—	—	6	—	—	—	6
K ₅	"	A a B b C c D d	—	1	—	—	5	—	—	1	5
K ₆	"	A B b C c d d	3	—	2	—	8	1	1	—	3
K ₇	"	A a B b C c d d	3	—	—	—	6	3	2	—	6
K ₈	"	A a B b C c D	—	1	—	2	5	4	1	1	5
K ₉	"	A a B b C c D d	2	1	1	—	6	5	—	—	4
K ₁₀	"	A a B b C C D	—	—	—	—	6	1	7	—	3
K ₁₁	"	A a B b C c D D	—	1	—	2	8	4	—	1	5
K ₁₂	"	A A B b C c D d	—	3	—	—	7	—	—	—	1
K ₁₃	"	A a B b C c D D	—	5	—	—	4	4	1	1	2
K ₁₄	"	A B b C D	—	—	—	—	7	—	—	1	2
K ₁₅	"	A A B b C c D d	—	2	1	—	3	3	4	1	1
K ₁₆	"	A A B b C C D	—	—	—	—	3	4	3	—	—
K ₁₇	"	A A B b C C D	—	—	—	—	12	3	3	—	—
K ₁₈	"	A A B b C c D d	—	2	1	3	3	3	3	—	—
K ₁₉	"	A a B b C C D(?)	—	—	—	—	7	2	3	—	6
K ₂₀	"	A a B b C C D	—	—	—	—	6	3	4	—	7
K ₂₁	"	A A B b C C	—	—	—	—	11	3	—	—	—
K ₂₂	"	A A B b C C D	—	—	—	—	7	—	9	—	—
K ₂₃	"	A A B b C c D D	—	2	—	1	9	2	3	3	—
K ₂₄	"	A A B b C c D d	2	1	—	2	11	—	2	—	2
K ₂₅	"	A a B b C c D D	—	2	—	1	4	1	1	1	6
C ₅	"	A A B b C c D D	—	4	—	—	5	6	4	—	—
C ₁	"	A a B b C c D d	—	1	—	—	9	3	1	—	6
C ₂	"	A a B b C C D d	—	—	—	—	9	1	5	—	5
C ₃	"	A A B b C c d d	3	—	2	—	3	1	2	—	2
C ₄	"	A a B b C c D d	—	2	1	—	3	—	3	—	7
L ₁	"	A A B b C c D D	—	4	—	1	7	1	4	—	2
L ₂	"	A a B b C C D D	—	—	—	—	6	6	2	—	7
L ₃	"	A a B b C c D d	2	—	—	1	6	4	—	—	4
L ₄	"	A a B b C C D D	—	—	—	—	6	3	5	—	6
L ₅	"	A A B b C c D D	—	5	—	3	10	2	—	—	—
L ₆	"	A a B b C c D D	—	—	—	—	6	1	5	1	6
L ₇	"	A a B b C C D	—	—	—	—	7	2	7	—	2
L ₈	"	A a B b C C D	—	—	—	—	6	6	2	—	5
L ₉	"	A a B b C c D D	—	2	—	—	1	6	—	2	4
L ₁₀	"	A a B b C c D	—	—	—	—	3	7	—	1	8
L ₁₁	"	A a B b C c D d	1	2	—	3	2	3	—	1	8
L ₁₂	"	A a B b C c D d	1	—	—	3	1	3	—	—	7
F ₁	"	A A B b C c d d	5	—	—	—	8	3	2	—	1
F ₂	"	A A B b C c D d	—	1	—	2	8	5	4	—	—
F ₃	"	A A B b C c D	—	1	—	1	8	7	—	1	—
F ₄	"	A a B b C c D D	—	1	—	1	2	7	—	1	4
Totaal der bovenstaande groep:			28	44	9	27	280	136	96	17	159

SAMENVATTENDE TABEL D: HARDGEKLEURD EFFEN.

F ₂			F ₃								
Nummer F ₂	Phaenotype der zaden	Vermoedelijk genotype	Zachtgekl.-grondformule A B c				Hardgekleurd-grondform. A B C		Halfhard-grondformule AbC alle effen	H-type	Wit-zadig
			Gemarmerd		Effen		Gemarmerd	Effen			
			Witnav.	Gekl.nav.	Witnav.	Gekl.nav.					
BB ₁	halfgekleurd-effen	Aa BB Cc Dd	—	—	1	2	—	8	—	—	7
BB ₂	"	Aa BB CC	—	—	—	—	—	13	—	—	4
BB ₃	"	Aa BB CC	—	—	—	—	—	11	—	—	5
BB ₄	"	AA BB CC	—	—	—	—	—	12	—	—	—
BB ₅	"	Aa BB CC dd	—	—	—	—	—	15	—	—	5
BB ₆	"	Aa BB CC	—	—	—	—	[1] spont.	13	—	—	3
BB ₇	"	Aa BB Cc Dd	—	—	1	1	—	12	—	—	4
BB ₈	"	Aa BB CC	—	—	—	—	—	7	—	—	5
BB ₉	"	Aa BB Cc D	—	—	—	1	[3] spont.	13	—	—	4
Q ₃	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	—	11	—	—	9
Q ₄	"	Aa BB C D	—	—	—	1	—	9	—	—	6
Z ₁	"	Aa BB Cc Dd	—	—	1	1	—	8	—	—	3
Z ₂	"	Aa BB Cc dd	—	—	2	—	[2] spont.	11	—	—	6
Z ₃	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	[2] spont.	11	—	—	2
Z ₄	"	Aa BB Cc Dd	—	—	2	1	—	12	—	—	5
Z ₅	"	Aa BB Cc Dd	—	—	1	1	—	12	—	—	1
Z ₆	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	—	9	—	—	4
W ₁	"	AA BB CC D	—	—	—	—	—	21	—	—	—
W ₂	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	—	15	—	—	1
W ₅	"	Aa BB Cc D	—	—	—	2	—	13	—	—	4
W ₇	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	—	14	—	—	2
V ₁	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	[2] spont.	14	—	—	3
V ₂	"	Aa BB Cc Dd	—	—	2	2	—	11	—	—	5
V ₄	"	AA BB Cc Dd	—	—	1	2	—	16	—	—	—
V ₅	"	Aa BB Cc dd	—	—	2	—	[1] spont.	9	—	—	7
T ₁	"	Aa BB CC dd	—	—	—	—	—	14	—	—	2
Totaal der bovenstaande groep:			—	—	13	14	[11]spont.	300	—	—	97

SAMENVATTENDE TABEL E: HALFHARDGEKLEURD

CC ₁	halfhard-gekleurd	AA bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	17	2	2
CC ₃	"	AA bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	13	1	2
CC ₃	"	AA bb CC D	—	—	—	—	—	—	16	—	—
CC ₄	"	AA bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	11	2	—
CC ₅	"	AA bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	5	4	—
Q ₁	"	AA bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	15	4	1
Q ₂	"	AA bb CC D	—	—	—	—	—	—	20	—	—
P ₁	"	Aa bb CC dd	—	—	—	—	—	—	10	—	4
P ₂	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	10	1	5
P ₃	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	7	—	9
P ₄	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	12	—	6
P ₅	"	AA bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	9	3	—
P ₆	"	A bb C dd	—	—	—	—	—	—	10	—	6
P ₇	"	A bb C dd	—	—	—	—	—	—	14	—	3
P ₈	"	A bb C Dd	—	—	—	—	—	—	16	—	3
P ₉	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	11	—	8
T ₃	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	8	3	7
T ₃	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	5	3	8
T ₄	"	AA bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	17	6	—
T ₅	"	Aa bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	10	2	5
T ₆	"	Aa bb Cc D	—	—	—	—	—	—	13	—	2
R ₁	"	Aa bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	8	6	6
R ₂	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	11	5	4
R ₃	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	11	2	4
S ₁	"	AA bb Cc dd	—	—	—	—	—	—	17	—	4
AA ₁	"	Aa bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	14	6	6
AA ₂	"	AA bb C DD	—	—	—	—	—	—	17	2	—
AA ₃	"	AA bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	14	3	—
Totaal der bovenstaande groep:			—	—	—	—	—	—	331	55	95

SAMENVATTENDE TABEL D: HARDGEKLEURD EFFEN.

F ₂			F ₃								
Nummer F ₂	Phaenotype der zaden	Vermoedelijk genotype	Zachtgekl.-grondformule A B c				Hardgekleurd-grondform. A B C		Halfhard-grondformule AbC alle effen	H-type	Wit-zadig
			Gemarmerd		Effen		Gemarmerd	Effen			
			Witnav.	Gekl.nav.	Witnav.	Gekl.nav.					
BB ₁	halfgekleurd-effen	Aa BB Cc Dd	—	—	1	2	—	8	—	—	7
BB ₂	"	Aa BB CC	—	—	—	—	—	13	—	—	4
BB ₃	"	Aa BB CC	—	—	—	—	—	11	—	—	5
BB ₄	"	AA BB CC	—	—	—	—	—	12	—	—	—
BB ₅	"	Aa BB CC dd	—	—	—	—	—	15	—	—	5
BB ₆	"	Aa BB CC	—	—	—	—	[1] spont.	13	—	—	3
BB ₇	"	Aa BB Cc Dd	—	—	1	1	—	12	—	—	4
BB ₈	"	Aa BB CC	—	—	—	—	—	7	—	—	5
BB ₉	"	Aa BB Cc D	—	—	—	1	[3] spont.	13	—	—	4
Q ₃	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	—	11	—	—	9
Q ₄	"	Aa BB C D	—	—	—	1	—	9	—	—	6
Z ₁	"	Aa BB Cc Dd	—	—	1	1	—	8	—	—	3
Z ₂	"	Aa BB Cc dd	—	—	2	—	[2] spont.	11	—	—	6
Z ₃	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	[2] spont.	11	—	—	2
Z ₄	"	Aa BB Cc Dd	—	—	2	1	—	12	—	—	5
Z ₅	"	Aa BB Cc Dd	—	—	1	1	—	12	—	—	1
Z ₆	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	—	9	—	—	4
W ₁	"	AA BB CC D	—	—	—	—	—	21	—	—	—
W ₂	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	—	15	—	—	1
W ₅	"	Aa BB Cc D	—	—	—	2	—	13	—	—	4
W ₇	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	—	14	—	—	2
V ₁	"	Aa BB CC D	—	—	—	—	[2] spont.	14	—	—	3
V ₂	"	Aa BB Cc Dd	—	—	2	2	—	11	—	—	5
V ₄	"	AA BB Cc Dd	—	—	1	2	—	16	—	—	—
V ₅	"	Aa BB Cc dd	—	—	2	—	[1] spont.	9	—	—	7
T ₁	"	Aa BB CC dd	—	—	—	—	—	14	—	—	2
Totaal der bovenstaande groep:			—	—	13	14	[11]spont.	300	—	—	97

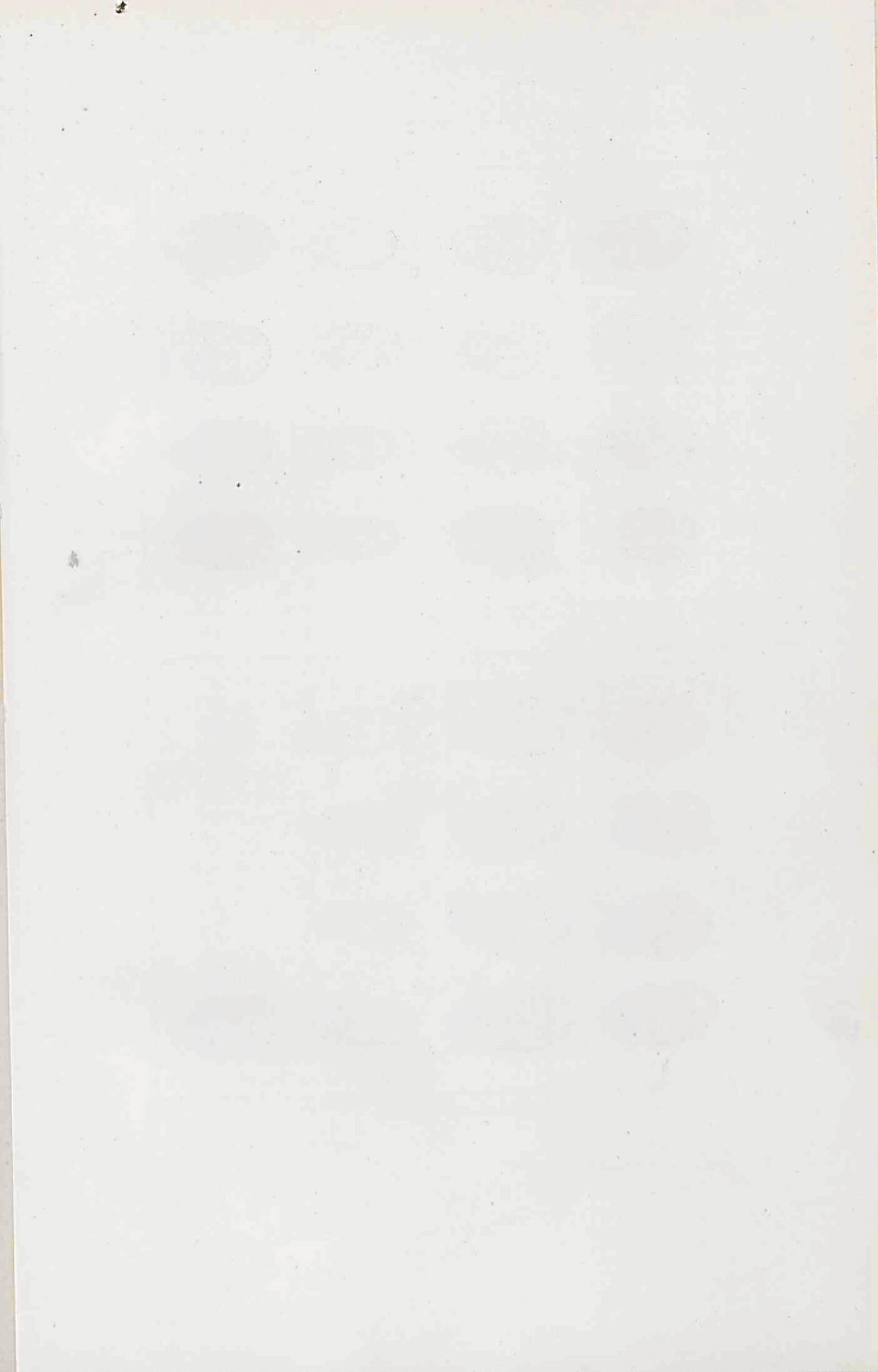
SAMENVATTENDE TABEL E: HALFHARDGEKLEURD

CC ₁	halfhard-gekleurd	AA bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	17	2	2
CC ₂	"	AA bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	13	1	2
CC ₃	"	AA bb CC D	—	—	—	—	—	—	16	—	—
CC ₄	"	AA bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	11	2	—
CC ₅	"	AA bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	5	4	—
Q ₁	"	AA bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	15	4	1
Q ₂	"	AA bb CC D	—	—	—	—	—	—	20	—	—
P ₁	"	Aa bb CC dd	—	—	—	—	—	—	10	—	4
P ₂	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	10	1	5
P ₃	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	7	—	9
P ₄	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	12	—	6
P ₅	"	AA bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	9	3	—
P ₆	"	A bb C dd	—	—	—	—	—	—	10	—	6
P ₇	"	A bb C dd	—	—	—	—	—	—	14	—	3
P ₈	"	A bb C Dd	—	—	—	—	—	—	16	—	3
P ₉	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	11	—	8
T ₁	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	8	3	7
T ₃	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	5	3	8
T ₄	"	AA bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	17	6	—
T ₅	"	Aa bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	10	2	5
T ₆	"	Aa bb Cc D	—	—	—	—	—	—	13	—	2
R ₁	"	Aa bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	8	6	6
R ₂	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	11	5	4
R ₃	"	Aa bb Cc Dd	—	—	—	—	—	—	11	2	4
S ₁	"	AA bb Cc dd	—	—	—	—	—	—	17	—	4
AA ₁	"	Aa bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	14	6	6
AA ₂	"	AA bb C DD	—	—	—	—	—	—	17	2	—
AA ₃	"	AA bb Cc DD	—	—	—	—	—	—	14	3	—
Totaal der bovenstaande groep:			—	—	—	—	—	—	331	55	95

LITERATUUR.

1. Bateson, W., 1911. Mc. Millan. Mendel's Principles of Heredity.
2. Emerson, R. A., 1909. Inheritance of color in the seeds of the Common Bean. Nebr. Agr. Exp. Stat. 22d. Ann. Rep. pg. 67—101.
3. Johannsen, W., 1913. Elemente der exacten Erblehre. 2^o. Auflage. Jena, Gustav Fischer.
4. Kajanus, Birger, 1914. Zur Genetik der Samen von *Phaseolus vulgaris*. Z.schr. f. Pflanzenz. II. p. 378 sq.
5. Plate, Ludwig, 1913. Vererbungslehre. Leipzig, Wilh. Engelmann.
6. Shaw, J. K. and Norton, John B., 1918. The Inheritance of seed coat color in Garden Beans. Mass. Agric. Exp. Stat. Bulletin N^o. 185. p.p. 59—104.
7. Shull, G. H., 1908. A new Mendelian Ratio and several types of Latency. Americ. Naturalist. Vol. 42. p. 433 sq.
8. Sirks, M. J., 1920. De analyse van een spontane boonenhybride. Genetica II. p.p. 97—114.
9. Tjebbes, K. en Kooiman, H. N., 1919. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen, I en II. Genetica I p.p. 323—346.
10. Tschermak, E. von, 1904. Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zschr. f. d. landw. Vers. in Österr. Bnd. VII. p.p. 533—638.

11. Tschermak, E. von, 1912. Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen und Bohnen mit Rücksicht auf die Faktorenlehre. Z.schr. f. Ind. Abst. u. Vererb. VII. p.p. 81—234.
12. Tschermak, E. von, 1919. Bastardierungsversuche mit der grünsamigen Chevrier Bohne. Z.schr. f. Pflanzenzüchtung. VII. pg. 57—61.





VERKLARING DER GEKLEURDE PLAAT.

Alle afbeeldingen zijn gemaakt naar zaden van F₃ planten.

Fig. 1 = K. 7. 3	}	hardgekleurd-gemarmerd
Fig. 2 = C. 3. 1		
Fig. 3 = L. 5. 6		
Fig. 4 = F. 1. 5		
Fig. 5 = K. 2. 8	}	hardgekleurd-effen
Fig. 6 = C. 1. 4		
Fig. 7 = L. 4. 7		
Fig. 8 = V. 2. 5		
Fig. 9 = A. 7. 3	}	zachtgekleurd-gekleurdnv.-gemarm.
Fig. 10 = D. 3. 1		
Fig. 11 = D. 7. 1		
Fig. 12 = M. 1. 6		
Fig. 13 = X. 5. 6	}	zachtgekleurd-gekleurdnavelig-effen
Fig. 14 = D. 1. 7		
Fig. 15 = D. 7. 7		
Fig. 16 = F. 2. 20		
Fig. 17 = B. 2. 4	}	zachtgekleurd-witnavelig-gemarmerd
Fig. 18 = D. 3. 3		
Fig. 19 = E. 1. 3		
Fig. 20 = I. 1. 2		
Fig. 21 = Y. 1. 2	}	zachtgekleurd-witnavelig-effen
Fig. 22 = D. 3. 7		
Fig. 23 = N. 1. 2		
Fig. 24 = I. 1. 4		
Fig. 25 = H. 1. 4		H-type
Fig. 26 = C C. 2. 7	}	half hardgekleurd-effen
Fig. 27 = A A. 2. 3		
Fig. 28 = P. 5. 1		
Fig. 29 = F. 2. 18		

INHOUD.

	Pag.
HOOFDSTUK I. Oriëntteering in de kruising: Bruine boon $\times$ Dubbele Hollandsche Spersieboon	1
HOOFDSTUK II. Korte analyse van het materiaal van Bruine Boon $\times$ Dubbele Hollandsche Spersieboon	10
HOOFDSTUK III. Drie chromogene factoren	16
HOOFDSTUK IV. Over gemarmerdheid der zaden	34
HOOFDSTUK V. Afsplitsing van witzadige planten in F_2 en F_3	51
HOOFDSTUK VI. Kleurversterkingsfactoren. Groenzadigheid	61
Samenvatting	84
Literatuur	95
Verklaring der gekleurde plaat	97

STELLINGEN.

I.

Gemarmerdheid der zaadhuid bij *Phaseolus vulgaris* kan genetisch verschillende oorzaken hebben.

II.

De term Epistatie omvat twee duidelijk te onderscheiden begrippen.

1^o. het niet waarneembaar doen worden van het aanwezig effect van een factor.

2^o. het veranderen van het effect van een factor. De „epistatische” factor heeft dan dikwijls zelf geen waarneembaar effect.

III.

Lotsy's onderstelling, dat „Gleichsinnige Factoren” steeds identiek zouden zijn, is verwerpelijk.

(J. P. Lotsy. De Oenotheren als Kernchimeren. Genetica I).

IV.

Het is aannemelijk, dat mutatie en kruising elkander als evolutieprincipes aanvullen.

V.

Bij erfelijkheid van organismen, waarbij geen geslachtelijke voortplanting bekend is, kan men, bij plotselinge morphologische veranderingen, geen keuze doen tusschen mutatie en vast-geïnduceerde modificatie.

VI.

Het is aannemelijk, dat de natuurlijke stamboom der organismen een combinatie is van het boomvormige type volgens Hackel en het netvormige volgens Lotsy.

(Zie Lotsy. Evolution bij Means of Hybridisation. Martinus Nyhoff 1916. p. 140).

VII.

Het is wenschelijk de quantitatieve bruikbaarheid der serumverwantschapsreacties na te gaan door gebruik te maken van organismen van bekende onderlinge verwantschap.

VIII.

De planten van het zandstrand boven de vloedlijn zijn niet halophiel.

IX.

Het is wenschelijk de meeste vertegenwoordigers der Archanneliden bij de Polychaeten te voegen, terwijl de eerstgenoemde groep volgens de diagnose van Hatschek wordt gehandhaafd.

X.

De Principes voor de systematiek door Fürbringer uitgewerkt in zijn „Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel" vormen een compromis tusschen een wetenschappelijk systeem en practische bruikbaarheid en zijn daarom te verwerpen.

XI.

Het is wenschelijk niet van wetten te spreken zoolang de absolute geldigheid niet redelijk is vastgesteld of zoodra deze blijkt niet te bestaan. In dien zin kan men niet van de Wetten van Mendel spreken.

XII.

De hypothese van Jeswiet verklaart bevredigend de ontwikkelingsgeschiedenis der Hollandsche duinen door de opeenvolging van drie natte en twee droge perioden sinds den laatsten ijstijd.

(Jeswiet. Die Entwicklungsgeschichte der Flora der holländischen Dünen 1913).

17. *Phrynosoma macleayi* (Gray)
not complete.

Phrynosoma macleayi is a small lizard, about 10 cm. long, with a brown body and a white belly. It is found in the mountains of Mexico and Central America.

The *Phrynosoma macleayi* is a small lizard, about 10 cm. long, with a brown body and a white belly. It is found in the mountains of Mexico and Central America.

Phrynosoma macleayi is a small lizard, about 10 cm. long, with a brown body and a white belly. It is found in the mountains of Mexico and Central America.

Phrynosoma macleayi is a small lizard, about 10 cm. long, with a brown body and a white belly. It is found in the mountains of Mexico and Central America.

