

Plantkunde. — *Over het verband van de bloemkleur van de plant en het gemiddelde zaadgewicht van de bonenopbrengst bij de erfelijkheid van de afmetingen en het gewicht van de zaden van Phaseolus vulgaris.* II. By G. P. FRETZ. (Communicated by Prof. J. BOEKE.)

(Communicated at the meeting of December 20, 1947.)

De bevinding, dat van F_3 -bonenopbrengsten, gegroeid op F_2 -planten, die paars gebloeid hebben, het gemiddelde bonengewicht groter is dan van planten, die wit gebloeid hebben, kunnen we mendelistisch interpreteren door de aanneming van een factor C (color) voor violette bloemkleur en een factor c voor witte bloemkleur. De factor C geeft de lila bloemkleur, maakt de plant fors, robuust en geeft een gemiddeld groter bonengewicht dan de factor c, die de witte bloemkleur geeft en de plant graciel doet zijn en een lager gemiddeld bonengewicht geeft. Het is de vraag, of we voor deze eigenschappen kunnen volstaan met de aanneming van één paar genen C en c dan wel, dat ze bepaald worden door een factorenpaar C en c voor de bloemkleur en een factorenpaar H (habitus) en h voor de forsheid, resp. teerheid van de plant. De factor H geeft dan het grotere, de factor h het kleinere gemiddelde bonengewicht van de bonenopbrengst. We nemen de 2 paren genen C en c en H en h aan, waarbij C en H gekoppeld zijn. Dat we voor de besproken eigenschappen niet met één paar erfactoren, doch met 2 paar, te doen hebben, kan bewezen worden door de vaststelling van „crossing-over”, dus van planten, die paars bloeien en tegelijk een graciele habitus hebben en van planten, die wit bloeien en een meer robuuste habitus hebben. Wij hebben van ons materiaal de habitus der afzonderlijke planten niet regelmatig aangetekend, wel zoveel mogelijk de bloemkleur. De habitus laat zich goed vaststellen van een groep planten van de I-lijn, naast een groep planten van de II-lijn. In de F_2 - en latere generaties ziet men planten, die goed de habitus van de I-lijn, resp. van de II-lijn hebben, maar er zijn ook veel planten, waar de vaststelling van de habitus moeilijk is. Er zijn in het cahier van de kweek van 1934 enkele aantekeningen bij de F_2 -planten, b.v. lichtpaars en type II, ook paars en type II, wit en type I, doch ook lichtpaars en type I. Ook lichtpaars en lang groen (eigenschappen van de II-lijn), doch ook lichtpaars en vroeg dor (eigensch. v. d. I-lijn). Er is dus enige aanwijzing, dat we met 2 paar erfactoren met koppeling en „crossing-over” te doen hebben, doch hier zou methodisch onderzoek nodig zijn. Voor de bloemkleur is vaak aangetekend „lichtpaars”. Waarschijnlijk is de dominantie van de paarse bloemkleur niet volledig en zijn de heterozygoten ook wel lichtpaars. Bovendien zijn er waarschijnlijk erfelijke nuances van paars. Er zouden dan dus enkele polymere C en c factorenparen zijn.

We zien de betekenis van de bloemkleur voor het gemiddelde zaadgewicht vooral als een indirect verband, d.w.z. de paarse bloemkleur is een eigenschap van de planten van de II-lijn; de II-lijn-planten zijn fors gebouwd, hebben een fors gewas en leveren bonen met een gemiddeld groter zaadgewicht dan de bonen van planten met een witte bloemkleur, de eigenschap van de planten van de I-lijn, d.w.z. van de planten, die teer gebouwd zijn en een bonenopbrengst leveren met een gemiddeld kleiner bonengewicht. Hierbij moeten we steeds in aanmerking nemen, dat van de bonen van de I-lijn door hun genotype het zaadgewicht groter is dan van die van de II-lijn (I, blz. 239, fig. 2).

SIRKS (1925) vindt bij zijn onderzoek van de nakomelingschap van een spontane hybride (F_1 -plant) van *Phaseolus vulgaris*, dat van de bonenopbrengsten van de F_2 -planten (F_3 -zaadgeneratie) het gemiddelde bonengewicht van bonenopbrengsten van planten met een gemarmerd paarse zaadhuid (de zaadhuid is moederlijk) groter is dan van bonenopbrengsten van planten met bonen met een witte zaadhuid. Ook voor de bonenopbrengsten van de F_3 -planten komt SIRKS tot dit resultaat. De bloemkleur en de habitus van de ouderplanten worden niet vermeld; ze waren onbekend. Voor de duiding van het bonengewicht gaat SIRKS uit van de opvatting, dat de boon het resultaat is van een groeiproces, niet alleen van polymere factoren voor het gewicht, maar ook van regulerende factoren, die in de zaadhuid functionneren. Hij neemt polymere, de groei bevorderende factoren voor de kiem, de zaadlobben, aan en een „inhibiting”, de groei remmende factor, in de zaadhuid. Deze remmende factor I is gekoppeld met de kleurfactor P van de zaadhuid; ze behoort niet tot de serie multiple factoren, die het zaadgewicht door accumulerende werking doen toenemen. Op deze wijze verklaart SIRKS het kleine gemiddelde gewicht van bonenopbrengsten van bonen met een witte zaadhuid en het grote gemiddelde gewicht van bonenopbrengsten van bonen met een gekleurde zaadhuid. De formules zijn pp II en pp ii; de „Crossing-overs” worden te baat genomen voor de verklaring van het voorkomen van afwijkende vormen nl. licht wegende bonen met gekleurde zaadhuid en zwaar wegende met witte zaadhuid.

Ik kon bij mijn onderzoek de bloemkleur in samenhang zien met de verschillende habitus der planten met paarse en met witte bloemkleur. Daardoor is het resultaat hier meer aanschouwelijk. Ik geef dus de voorkeur aan mijn hypothese en verklaar het afwijkende gemiddelde gewicht van sommige bonenopbrengsten uit de zeer verschillende uitzonderlijke genotypen van de uitgangsbonen (d.i. van de zaadlobben). Ik neem een factorenpaar H en h aan. De factor H bewerkt de forse habitus en de paarse bloemkleur; bij het ontbreken van de factor H, dus als h, hebben we te doen met de zwakke habitus en de witte bloemkleur. Het is de toestand van de verliesmutant meer dan van een factor met een remmende werking. Weliswaar liggen bij de kleuren van de zaadhuid de verhoudingen weer anders, zoals

uit de proeven van SAX (z. ben.) blijkt (zie ook PRAKKEN, 1940). De overeenstemming is, dat we met een geringe semi-lethale werking te doen hebben. Deze is bij de mindere weerstand van de planten van de I-lijn met witte bloemkleur duidelijk, doch niet voor het verband met kleurverschil van de zaad huid.

SAX (1923) onderzocht vóór SIRKS het zaadgewicht in verband met de kleur van de zaad huid. Hij gaat uit van kruisingen van bonen met een groot gewicht en gedeeltelijk gele zaad huid en die met een tweemaal zo klein gewicht en witte zaad huid en vindt een groter gemiddeld gewicht van de bonenopbrengsten van F_2 -uitsplitsingen met een gekleurde dan met een witte zaad huid. In de F_3 -generatie zijn er verschillen voor verschillende zaad huidkleuren.

SAX wijst er op, dat planten „with pigmented beans often have a darker foliage than those with white beans and that there might be an increase in plant size with darker foliage and perhaps some relation between plant size and bean weight. He finds however that bean size is apparently not greatly influenced by plant weight”. Het materiaal van SAX leent zich, zoals hij opmerkt, niet goed voor dit onderzoek, omdat „both parents of the cross have white blossoms and pale green foliage”. Het onderzoek van SAX biedt weinig aanknopingspunten voor het mijne. Uit zijn onderzoek blijkt wel de eigen betekenis van de zaad huidkleur. De vraag, die ik vervolgd heb, is, in genetisch opzicht, eenvoudiger. „The genetic behavior of the various colors of the seedcoat is very complex”, merkt SAX op. Hij neemt een werking van de factor P (pigmentation) op de polymere factoren, voor het zaadgewicht aan.

SAX' opmerking over de betekenis van donker groen gebladerte in tegenstelling tot lichtgroen voor „plant height” stemt overeen met het gezichtspunt van mijn onderzoek. De erfelijkheidsonderzoekingen van verschillende eigenschappen van vlas van TINE TAMMES bevatten ook ervaringen op dit gebied. Bij het doorlezen van haar publicaties, zoals ze makkelijk toegankelijk zijn, doordat ze opnieuw afgedrukt zijn in *Genetica* (1941), kunnen er verschillende worden opgemerkt. Zij vindt b.v. (1912, p. 98) dat grote zaad lengte samengaat met grote zaad breedte, grote lengte en grote breedte van het bloemblad en donker gekleurde bloem, terwijl met kleine afmetingen lichte bloemkleur samengaat. Dit is een eigenschap van de erfelijke en de niet-erfelijke variabiliteit. In een latere publicatie (1914, p. 106 en 113) merkt T. TAMMES op, dat „the seed of white-flowering varieties has a germinating-power inferior to that of the blue ones and by F_1 and by the heterozygotes of the following generation there is found a relatively too small number of seeds, which will yield white-flowering plants”. Hierop zou ook in mijn materiaal het gemiddeld kleiner aantal bonen per peul van de planten van de I-lijn, die wit bloeien en het groter aantal van die van de II-lijn, die paars bloeien, kunnen berusten. Voor mijn materiaal van 1932 vind ik voor de I-lijn, dat 300 peulen 927 bonen bevatten, d.i. 3.09

bonen p.p. Peulen met 4 bonen komen het vaakst voor; er waren ook vrij veel peulen met één boon. Bovendien staat vaak vermeld, dat een of meer bonen rudimentair zijn. Van de II-lijn telden we eenzelfde aantal peulen en vinden voor 298 peulen 1415 bonen, d.i. 4.74 bonen p.p. Hier zijn peulen met 5 bonen het frequentst, doch er zijn ook zeer veel peulen met 6 bonen; en enkele met 7 bonen. Het aantal peulen per plant is bij de II-lijn ook veel groter en er zijn niet zoveel rudimentaire bonen.

Uit de bloemkleur van variëteiten van *Phaseolus vulgaris* kan uit de 2 variëteiten van mijn materiaal en uit het onderzoek van SAX en van SIRKS geen verband worden vastgesteld van bloemkleur en zaadhuidkleur. Het is er wel (PRAKKEN 1939). TJEBBEN en KOOIMAN (1919 p. 532) vermelden in een artikel over albinisme, dat 2 albinotische planten geënt op normale onderstam enige crème witte bloemen voortbrachten en 3 zaden van absoluut dezelfde kleur als die welke werden uitgezaaid. Het onderzoek betreft citroenbonen met lichtgeel tot bruine en zwarte zaadhuid (p. 324).

T. TAMMES (1915, p. 115) vindt voor *Linum*-variëteiten, dat met de bloemkleur andere eigenschappen nauw samenhangen: nl. de kleur van de helmknoppen en die van de zaden, het uiterlijk (de „Beschaffenheit”) van de kroonbladen, het gemiddeld aantal zaden per vrucht en de kiemkracht van de zaden.

Zeer opmerkelijk is, dat de 2 wit bloeiende variëteiten, die TINE TAMMES onderzocht (1915) zich verschillend gedragen en dit is wel in verband hiermede, dat de wit en gekroeste („gekräuselte”) variëteit pigmentarmer is; ze heeft gele zaden en gele helmknoppen, terwijl het gewone wit bloeiende vlas blauwe helmknoppen heeft en bruine zaden, zoals het blauw bloeiende. De wit gekroeste („gekräuselte”) heeft vooral de uitingen van geringe vitaliteit. TINE TAMMES neemt een factor C aan voor wit en gekroest. Het is een factor voor gestoorde ontwikkeling, een semi-lethale factor dus; ze heeft een werking ten opzichte van de levensvatbaarheid („Lebensfähigkeit”). Bij een onderzoek over de breedte van de bloembladen door kruisingen van variëteiten van verschillende bloemkleur (1915 Proc. Ac. of Sc.) en verschillende breedte van het bloemblad, bleek, dat de genoemde factor C een „inhibiting factor is for the factors of the breadth”.

De verhoudingen bij de experimenten met vlas doen T. TAMMES de werkzaamheid van een „inhibiting factor” C aannemen, zoals SIRKS ook een inhibiting factor bij zijn onderzoek over het zaadgewicht van *Phaseolus vulgaris* aanneemt. De verschijnselen over bloemkleur, habitus en zaadgewicht in mijn experimenten worden, meen ik, het eenvoudigst verklaard door het wegvallen van een factor C (color) of van een tweetal factoren C en H (color en habitus), die bij hun aanwezigheid de paarse bloemkleur en de forse habitus geven.

Samenvatting.

Van 2 zuivere lijnen hebben de planten van de I-lijn witte, die van de

II-lijn paarse bloemen. De planten van de I-lijn hebben tengere, die van de II-lijn hebben forse stengels; van de eerste zijn de bladeren lichter groen dan van de tweede (Fig. 1).

De F_2 -planten tonen splitsing in planten, die wit en die, welke paars bloeien. Het blijkt, dat het gemiddelde zaadgewicht van de F_3 -bonenopbrengsten van de F_2 -planten, die wit gebloeid hebben iets kleiner is dan van die, welke paars gebloeid hebben (tab. 1 en 2, fig. 3).

Het verschil is klein en er moet ermee rekening worden gehouden, dat de F_2 -planten genotypisch zeer kunnen verschillen en dus ook hun F_3 -bonenopbrengsten. Het is in het bijzonder nodig voor ons materiaal, omdat het gewicht van bonen van de I-lijn, van planten dus, die wit bloeien, zoveel groter is dan van bonen van de II-lijn, dus van planten, die paars bloeien, omdat de eerste zoveel groter zijn dan de tweede (de eerste zijn groot en plat, de tweede klein en dik, Fig. 2). Alleen bij een zeer groot materiaal zullen uitzonderlijke genotypen gelijkelijk bij de bonenopbrengsten van planten, die wit gebloeid hebben en bij die van planten, die paars gebloeid hebben, worden aangetroffen.

Twee factorenparen, een paar C en c voor de paarse en de witte bloemkleur en een paar H en h voor robuuste en graciele habitus, die gekoppeld zijn, kunnen het gevonden resultaat verklaren.

In de onderzoekingen van SAX, SIRKS en vooral in die van T. TAMMES worden analoge verschijnselen behandeld.

Summary.

Two pure lines of beans are the material of this investigation. The plants of the I-line have white flowers, those of the II-line have violet flowers. The plants of the I-line have slender stalks and a light green foliage, those of the II-line have robust stalks and a darker green foliage (Fig. 1).

The F_2 -plants show segregation in plants with white and in plants with violet flowers. We find that the mean seed weight of the F_3 -beanyields of F_2 -plants, that had white flowers, is smaller than that of plants that had violet flowers (tab. 1 and 2, fig. 3).

The difference is small and one must reckon with the fact that the genotypes of the F_1 -plants can differ very much. It is especially necessary for our material, because the weight of beans of the I-line, so of plants with white flowers is much greater than of beans of the II-line, so of plants with violet flowers; the first ones having a greater size than the second ones (great and flat, resp. small and thick, Fig. 2). We shall find rare genotypes equally present among beanyields of plants that had white flowers and among those of plants, that had violet flowers, when we have to do with a very great material.

We accept two pairs of genes, a pair C and c for violet and white

flowercolour, and a pair H and h for robust and slender habitus, that are coupled, to interpret the result.

SAX, SIRKS and especially T. TAMMES deal with analogous phenomena in their extensive investigations on beans and flax.

LITERATUUR.

- R. PRAKKEN. Inheritance of colours and pod characters in *Phaseolus vulgaris* L. Diss. Mart. Nijhoff, The Hague (1934). (Ook *Natuurwetensch. Tijdsch.* XX, 1938, Congresnummer; en *Genetica* 22(1940).)
- K. SAX. The association of size differences with seedcoat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris* (1924). *Genetics*. 8 (1923).
- M. J. SIRKS. The inheritance of seedweight in the gardenbean (*Phaseolus vulgaris*). I. *Genetica* VII, p. 119 (1925). (Ook *Genetica* II, p. 97 (1920).)
- T. TAMMES. Her publications on genetics. *Genetica* XXII, 175 pp. (1904—1928).
- K. TJEPPES en H. N. KOOIMAN. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen. I, II en III. *Genetica* I (1919).