

DE WET VAN MENDEL

DOOR

Dr. P. G. BUEKERS.

De wetenschap van de levende natuur staat dit jaar in het teeken van DARWIN. Den 12^{den} Februari was het honderd jaar geleden dat de onsterfelijke bioloog het levenslicht zag; dezen zomer beleeft zijn epoche makend werk over het ontstaan der soorten« zijn vijftigsten verjaardag. Buitengewoon vruchtbaar bleek de akker, die daardoor ontgonnen is, ja het scheen al, dat het krachtige gewas, dat er zoo weelderig op tierde, het oorspronkelijke, door den schepper uitgestrooide zaad zou overwoekeren en vernietigen. Men sprak reeds van een sterfbed van het Darwinisme omdat vele verklaringen van het *feit*: de ontwikkeling van hogere uit lagere wezens, den toets der nieuwere onderzoekingen niet konden doorstaan. Toen is DARWINS leer gered door HUGO DE VRIES. Hij heeft aan de grootste ontdekking der negentiende eeuw een nieuw fundament gegeven, het eenige dat vast en onwrikbaar, aere perennius, is en dat alleen den naam van wetenschappelijk verdient. Zijn mutatietheorie maakte het vraagstuk toegankelijk voor de onmiddellijke waarneming en voor proefondervindelijk onderzoek en redde daardoor de heele ontwikkelingsleer, die te gronde dreigde te gaan door den ballast van niet te bewijzen theorieën, die altijd weer door nieuwe theorieën en hypothesen op de been moesten worden gehouden.

DE VRIES zegt in zijn hoofdwerk: »Mutatietheorie« noem ik de stelling, dat de eigenschappen der organismen opgebouwd zijn uit scherp onderscheiden *eenheden*. Die eenheden kunnen tot groepen zijn vereenigd en bij verwante soorten ontmoeten wij dezelfde eenheden en groepen. Overgangen, die ons het uiterlijke van planten en dieren zoo vaak te zien geven, bestaan er tusschen deze eenheden evenmin, als tusschen de atomen van de scheikunde.«

Het bestaan van deze zelfstandige, niet splitsbare eenheden nu wordt door kruisingsproeven bewezen. Mijn lezers zullen het hoop ik, evenals ik, aan redactie en uitgevers van dit tijdschrift dank weten, dat zij mij toestonden de onderstaande, bijna woordelijke vertaling van een Engelsch boekje daarin te plaatsen. Het heet »Mendelism« en is van Prof. R. C. PUNNET te Cambridge, waar het in November 1907 in derden druk verscheen. Mij lijkt het een schitterend bewijs van de groote toekomst, die er weggelegd is voor de natuurkundige methode in biologische onderzoekingen. Wij staan nog maar aan het begin. PUNNET zegt: »De proloog nadert zijn einde; het drama moet nog worden geschreven en..... gespeeld«.

Ik laat hem nu verder aan het woord.

Soms hadden groote ontdekkingen op het gebied van de wetenschap der natuur het geluk om terstond den bijval te vinden van allen. Zoo ging het met de zwaartekracht en met de radioactiviteit. Andere verwekten eerst hevigen tegenstand en werden meer met hartstocht dan met gezonde rede beoordeeld. Dat gebeurt vooral, wanneer kerkelijk geloof en vooroordeel getroffen worden, zooals door DARWIN en GALILEI. In beide gevallen is haar welslagen en de vooruitgang dien zij brengen verzekerd. Nu gebeurt het echter ook wel eens dat een ontdekking van de grootste beteekenis geen belangstelling wekt en niet wordt besproken. Haar beteekenis springt niet dadelijk in het oog. Dit was het lot der groote ontdekking op het gebied der erfelijkheid door MENDEL. Haar lot beslaat een der meest romantische bladzijden in de geschiedenis der wetenschap. In het volgende vindt men een beknopt overzicht van MENDELS arbeid, benevens zijn latere ontwikkeling en bovendien een verwijzing naar de algemeene gevolgtrekkingen, die uit zijn proeven zijn te maken.

GREGORIUS MENDEL was een boerenzoon uit Silezië en werd in 1822 geboren. Op zijn eenentwintigste jaar kwam hij op een Seminarium te Brünn en daar ontving hij na eenigen tijd de priesterwijding. Later studeerde hij eenige jaren (1851—53) in de biologie aan de universiteit te Weenen. Hij ging belangstellen in de vraagstukken van de bastaardvorming en terstond na zijn terugkeer in het klooster te Brünn begon hij met zijn klassieke kweekproeven van de gewone erwt.

De uitslag werd gepubliceerd in de mededeelingen van het natuurkundig genootschap te Brünn, onder den titel »Proeven over bastaardvorming bij plantens«.

Buiten dit opstel heeft MENDEL niet veel over biologische onderwerpen geschreven. Wel weten wij, dat hij veel tijd heeft besteed

aan soortgelijke proeven met andere planten. In een aantal brieven aan den botanicus NÆGELI doet hij verslag van zijn proeven met erwten en van andere, met koekoeksbloemen, distels, enz. NÆGELI was echter, evenmin als andere tijdgenooten, die kennis namen van MENDELS werk, in staat om het belangrijke van de ontdekking te vatten. Misschien zou alleen DARWIN het kleine geschrift van MENDEL op de juiste waarde hebben geschat, maar ongelukkig kreeg hij het nooit in handen.

Later werd MENDEL bisschop, maar hij bleef de wetenschap beoefenen. Vooral meteorologie was zijn liefhebberij en daarover heeft hij nogal wat geschreven. Zoo ook over zonnevlekken. Zelfs was hij eenigen tijd directeur van een bank. Bij zijn medekloosterlingen stond hij in hoog aanzien, al konden zij hem waarschijnlijk niet begrijpen. In 1884 overleed hij.

Vijf en twintig jaren lang bleef het werk van MENDEL onbekend. Het zag het licht op een ongunstig tijdstip. Zes jaar vroeger toch had DARWIN zijn denkbeelden over het ontstaan der soorten wereldkundig gemaakt en de mannen der wetenschap waren vol vuur aan het werk getogen om het daardoor ontgonnen veld te bearbeiten. Ook al vóór DARWIN had men bastaarden gekweekt, maar de uitkomsten daarvan bleven verward en baarden teleurstellingen, daar een gemeenschappelijk punt van uitgang niet bestond. Dat was het echter juist wat MENDEL bracht. Na de zege van »de oorsprong der soorten« beschouwde men de vraag, waarop de kweekers van kruisingen het antwoord zochten, als afgedaan en werden alle krachten aangewend in andere, meer belovende richtingen. Toen ontstond er twijfel aan de almacht der natuurlijke teeltkeus tot het voortbrengen van nieuwe soorten. Een opleven van de belangstelling bij enkele biologen maakte, dat in 1900 de erfelijkheidsbeginselen, die MENDEL voor veertig jaren helder in het licht had gesteld, opnieuw werden ontdekt. Om een denkbeeld te krijgen van de beteekenis dezer beginselen kunnen wij niet beter doen dan ons houden aan het verslag van MENDEL zelf.

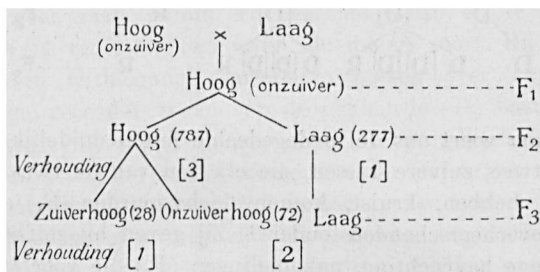
MENDEL begreep dat een plant, om bruikbaar te zijn voor zijn proeven, voldoen moest aan twee voorwaarden. Zij moest vooreerst verschillende kenmerken bezitten en dan moesten de bastaarden in den bloeitijd ook gevrijwaard zijn tegen de werking van vreemd stuifmeel. Hij vond dit in de gewone erwt. Haar bloemen bestuiven zich zelf; de tusschenkomst van insecten is zoo goed als onmogelijk. De tuinerwt komt in allerlei variëteiten voor, met vaste kenmerken. Nu eens zijn de zaden geel, dan weer groen. Van deze variëteiten zijn de rijpe erwten glad, van gene gerimpeld. De eene soort heeft parsee,

de andere zuiver witte bloemen. Eindelijk worden sommige soorten, onder gewone omstandigheden gekweekt, wel 2 tot 2.5 M. hoog, terwijl andere laag blijven, 0.5 tot 0.75 M.

MENDEL koos eenige van deze uiteenwijkende kenmerken uit en speurde de erfelijkheid na *van elk kenmerk op zich zelf*. Bij een reeks van proeven lette hij o. a. op de hoogte der planten. Hij voerde kruisingen uit van hooge en lage planten, nadat hij eerst proefondervindelijk de vaste erfelijkheid van deze kenmerken had vastgesteld. Het kwam er niet op aan van welke soort hij stuifmeel nam en welke hij vrucht liet dragen. Altijd kreeg hij dezelfde uitkomst. De kruising leverde hooge planten op. Daarom noemde MENDEL de eigenschap om hoog op te groeien *dominant* (overheerschend) en die om klein te blijven *recessief* (van = recedere teruggaan). Nu werden de zoo gewonnen erwten uitgezaaid en daaruit kwamen hooge en lage planten op. Elk voorwerp was hoog of laag, zonder dat zich één tusschenvorm voordeed. Zoo verkreeg MENDEL bij een proefcultuur 1064 planten, waarvan er 787 hoog en 277 laag waren; er waren dus ongeveer 3 hooge planten tegen een lage. Met andere woorden, in de tweede generatie van bastaarden komen de dominante en de recessieve kenmerken voor in de verhouding van 3 tot 1. Het jaar daarop werden de zaden van deze generatie uitgezet. Uit dat van de lage planten kwamen alleen dwergen op. Het recessieve kenmerk was vast geworden. De hooge planten bleken echter niet alle van gelijken aard. Enkele brachten zaden voort waaruit alleen hooge planten opkwamen; andere leverden zaden die hooge en lage planten gaven, in de verhouding 3:1. Onder deze waren dus twee soorten; de eene vertoonde alleen het »hooge« kenmerk, de andere bezat zoowel het »hooge« als het »lage«. Gene noemen wij voorloopig »zuivere«, deze »onzuivere« dominanten. Zoo werd bij een proef zaad gewonnen uit 100 hooge planten der F_2 generatie¹⁾. Van die 100 planten leverden er 28 zaad op, dat uitsluitend hooge planten voortbracht en 72 zaad, dat zoowel hooge als lage voorwerpen liet ontstaan. De 28 eerste bezaten alleen het »hooge«, de 72 andere zoowel het »hooge« als het »lage« kenmerk. Haar getalverhouding wijkt vrij sterk af van 1:2, maar bij proefculturen met een zeer groot aantal bleek die verhouding steeds te bestaan. Onder de dominanten in de F_2 generatie treffen wij dus twee soorten aan, zui-

¹⁾ De bastaarden uit de eerste kruising noemen wij de F_1 generatie. De volgende heeten dan F_2 , F_3 , enz. generatie. De ouders der F_1 generatie worden aangeduid met P_1 , de grootouders met P_2 , enz.

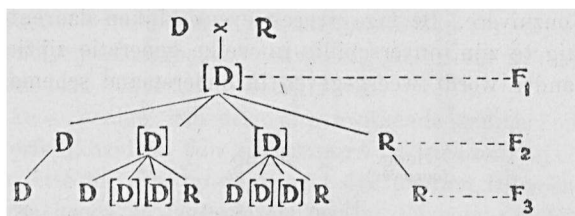
vere en onzuivere. De lage »recessieven« blijken daarentegen steeds standvastig te zijn, onverschillig in welke generatie zij zich voordoen. Een en ander wordt weergegeven in onderstaand schema.



Bij het kweeken van verdere generaties bleek MENDEL, dat de zuivere dominanten en recessieven altijd standvastig waren en dus op de stamouders geleden. De onzuivere dominanten brachten steeds dominanten en recessieven voort in de verhouding van 3 : 1. Daar er slechts half zooveel zuivere als onzuivere dominanten zijn, moet dus de onzuivere dominant, bij zelfbestuiving, tot nakomelingen hebben: zuivere dominanten, onzuivere dominanten en recessieven, in de verhouding 1 : 2 : 1. Dit is een vaste regel, onverschillig uit welke generatie zij zijn gewonnen.

Wij hebben in het bovenstaande alleen gelet op één paar kenmerken. MENDEL heeft aangetoond, dat de regel geldt voor elk paar verschillende kenmerken, dat hij onderzocht. Steeds als zich een paar verschillenmerken voordeden, waarvan het eerste het andere overheerschte, doen zich drie mogelijkheden voor: er zijn recessieven, bij wie het recessieve kenmerk vast is; er zijn dominanten bij wie het domineerende kenmerk vast is en die daarom zuiver zijn; ten derde zijn er dominanten, die wij onzuiver mogen noemen en die bij zelfbestuiving zoowel dominante als recessieve voorwerpen opleveren, steeds in de verhouding van 3 : 1.

Wij kunnen ons nu een algemeen overzicht maken van de uitkomst eener kruising van planten, die elk één paar afwijkende kenmerken hebben. Duiden we den zuiveren dominant aan met D, den onzuiveren dominant, die er uiterlijk niet van verschilt, met [D] en den recessieven vorm met R, dan wordt het schema der erfelijkheid zóó:



Dit schema voert ons de medegedeelde feiten duidelijk voor oogen. Als men twee zuivere rassen, die elk een van de twee afwijkende kenmerken hebben, kruist, komen de bastaarden (F₁) alle overeen met den overheerschenden ouder.¹⁾ Zij geven bij zelfbestuiving of bij onderlinge bevruchting, nakomelingen (F₂) die voor $\frac{1}{4}$ uit recessieve en voor $\frac{3}{4}$ uit dominante vormen bestaan. Van deze zijn echter slechts $\frac{1}{3}$ zuivere dominanten, die, na zelfbestuiving, planten met het dominante kenmerk opleveren. De resteerende $\frac{2}{3}$ zijn onzuivere dominanten, die zich bij zelfbevruchting gedragen als de onzuivere dominanten van de eerste generatie (F₁) en zuivere dominanten, onzuivere dominanten en recessieven opleveren in de verhouding van 1 : 2 : 1. Dit geldt voor alle onzuivere dominanten, onverschillig in welke generatie zij optreden. Zoowel de zuivere dominanten als de zuivere recessieven, die na iedere kruising onder de bastaarden voorkomen, komen overeen met de oorspronkelijke ouders van die kruising.

MENDEL bewees de geldigheid van dit beginsel der overheersching voor allerlei kenmerken van de erwt (*Pisum*). Ronde zaden waren overheerschend over gerimpelde, gekleurde zaadschillen over witte, gele zaden over groene, enz. In de laatste jaren is de geldigheid van het beginsel gebleken voor talloze afwijkende kenmerken, zoowel in den vorm (morfologisch) als in de levensuiting (physiologisch), bij dieren zoo goed als bij planten. Om eenige voorbeelden te geven: de gekleurde pels van konijnen en muizen domineert over de witte of »albinos«. Het lange »Angora« haar van sommige konijnen is recessief tegenover het gewone korte haar. De dikke »roos« kam van sommige hoenderrassen, Hamburgers en Wyandottes, is dominant over den diepgezaagden enkelvoudigen kam van Leghorns, Spaansche e.a.

Planten zijn beter geschikt voor deze proeven dan dieren, omdat zij zich sterker vermenigvuldigen en de bevruchting beter nagegaan kan worden.

¹⁾ Later (blz. 12) zal blijken, dat op dezen regel uitzonderingen bestaan.

Ik noem hier nog eenige daarvoor geschikte kenmerken. Bij tarwe en gerst bleek de ongenaalde vorm overheerschend over de »gebaarde«. De dwerglathyrus, die maar enkele centimeters hoog wordt, is recessief tegenover de gewone, hooge soort. De maïsvarietejt met geel zaad domineert over de witte en de zoogenaamde suikermâis is recessief tegenover de melige soort. Bij planten met gekleurde en witbloemige variëteiten bleken over 't algemeen de witbloemige recessief tegenover de gekleurde. De bastaard uit een zuiver witte violier met een gekleurde is altijd gekleurd, al hoeft ook die kleur niet altijd overeen te komen met die van de gekleurde ouders.

Alle kenmerken, waarvan tot nu toe sprake was, hebben betrekking op de kleur of op eigenaardigheden van den vorm. Laat ons nu eens letten op twee zeer merkwaardige gevallen, waarbij een der twee kenmerken duidelijk abnormaal is. Onder de vele gekweekte muizenrassen is een der merkwaardigste de Japansche dansmuis. Zij heet zoo naar de vreemde gewoonte om soms uren achtereen hard in het rond te loopen, alsof zij krijgertje speelde met haar eigen staart. Deze muizen lijden aan een gebrek van het inwendig oor en het is zeer merkwaardig, dat die toestand zich voordoet als een eenvoudig recessief kenmerk tegenover den gewonen toestand.

Het tweede der bedoelde gevallen komt voor bij de pronkerwt, *Lathyrus odoratus*. Soms treft men in een bed daarvan enkele planten aan, die er gezond en krachtig uitzien, maar geen of weinig zaad dragen. Hoe dat komt ziet men als men een bloem ontleedt. De meeldraden zijn onvruchtbaar en bevatten weinig, vervormd stuifmeel. Daardoor is zelfbestuiving, die regel is bij deze planten, onmogelijk. De weinige peulen, die ontstaan, danken haar aanzijn blijkbaar aan het werk van insecten, want de vrouwelijke deelen der bloem zijn goed ontwikkeld en zetten zaad na bestrooiing met stuifmeel van een andere plant. De daardoor ontstane F_1 bastaarden zijn alle normaal, waaruit blijkt, dat vruchtbare meeldraden domineeren over onvruchtbare. In de volgende F_2 generatie verschijnen de onvruchtbare meeldraden weer, in de verhouding van 1:3 tot de vruchtbare, wat overeenkomt met den regel. Dit geval is heel belangrijk voor het vraagstuk der sekse. Wij hebben hier een eenslachtigen vorm, een wijfje, dat plotseling ontstond uit een tweeslachtigen vorm, doordat de mannelijke deelen werkeloos werden. Dit kan wel altijd het geval zijn geweest, waar de geslachten gescheiden zijn. Dit probleem is echter te omvangrijk en te ingewikkeld om er hier op in te gaan.

Deze kenmerken zijn wel zeer abnormaal, maar zij hebben toch

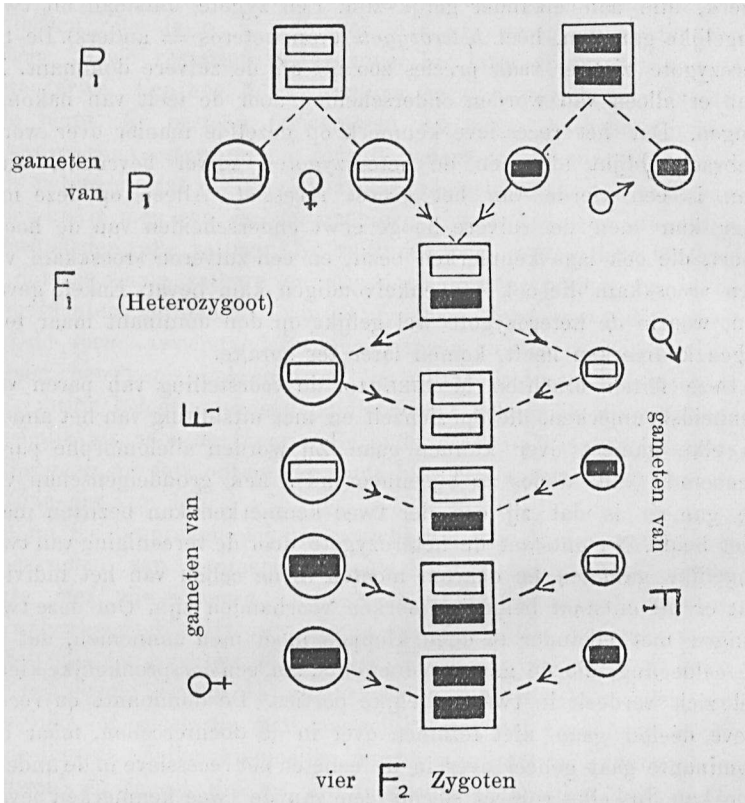
zeer bepaald betrekking tot den lichaamsbouw. Het erfelijkheidsbeginsel van MENDEL is echter ook aangetoond voor minder tastbare kenmerken. Zoo is o. a. gebleken dat het vroeg rijpworden van Poolische tarwe recessief is tegenover het later rijpworden van de Rivett tarwe. Een nog merkwaardiger geval doet zich voor bij dezelfde plant. Er bestaan tarwerassen, die uiterst vatbaar zijn voor den aanval van roestzwammen, terwijl andere daartegen immuun zijn. Nu is gebleken, dat die onvatbaarheid recessief is tegenover de vatbaarheid. Als men een vatbaar met een niet vatbaar ras kruist, zijn de bastaarden alle vatbaar. Na zelfbestuiving leveren deze bastaarden domineerende vatbare en recessieve immune planten op, in de te verwachten verhouding van 3:1. Door deze eenvoudige proef heeft de term »weerstandvermogen tegen ziekte« een juister omschreven beteekenis gekregen en het ruime veld van onderzoek in deze richting belooft uitkomsten, die hoogst belangrijk zijn, zoo voor de practijk als voor de theorie. De oude vraag: »Wie kan iets reins voortbrengen uit iets onreins?« vindt hier een antwoord, dat anders luidt dan dat van Job.

Tot nu toe bespraken wij het verschijnsel van de dominantie, het overheerschen van kenmerken, zooals MENDEL het uitsprak en uitmaakte met zijn proeven. Wij moeten nu de theoretische uitkomsten overwegen, die MENDEL uit de feiten afleidde. Iedereen weet, dat het ontstaan van een nieuw dier of van een nieuwe plant haast altijd het gevolg is van de samensmelting van twee kiemcellen, een vrouwelijke of eicel en een mannelijke cel, het zaaddiertje of de stuifmeelkorrel. Zulke kiemcellen noemt men *gameten* (van *gamein* = huwen) en de cel, die uit hun ineensmelten ontstaat, heet *zygote* (van *zugos* = verbinding of juk). Uit deze zygote ontstaat door herhaalde celdeling het volwassen individu met zijn kiemcellen. Die kiemcellen worden rijp en vormen weer gameten. Daarmee is dan de kring gesloten. Daar de gameten een verbindingsschakel vormen tusschen de opeenvolgende generaties, moeten de kenmerken dezer laatste vertegenwoordigd zijn in de eerste. Bij een hooge erwt moeten althans enkele gameten, zoo vrouwelijke als mannelijke, het kenmerk van den hoogen vorm bezitten, want drie vierde van het kroost der onzuivere hooge zijn hoog. Blijkt bij het kweeken, dat een hoog ras zuiver is ten opzichte van dit kenmerk, dan moeten alle gameten dit kenmerk bezitten en dit alleen. De vereeniging van twee gameten zal dan een zygote geven met het »hooge« kenmerk, tot de vorming waarvan elke gamete heeft bijgedragen. Zulk een zygote heet dan *homozygote* (*homos* = gelijk). Brengt zij

gameten voort, dan zullen die, ten opzichte van het betreffende kenmerk, alle aan elkander gelijk zijn. Een zygote, ontstaan uit twee ongelijke gameten, heet *heterozygote* (van heteros = anders). De heterozygote ziet er vaak precies zoo uit als de zuivere dominant. Zij kan er alleen van worden onderscheiden door de teelt van nakomelingen. Dat het recessieve kenmerk op dezelfde manier over wordt gebracht blijkt als men de heterozygoten zuiver bevrucht, want dan is een vierde van het kroost recessief. Alleen op deze manier kan men de zuivere hooge erwt onderscheiden van de hooge soort, die ook lage kenmerken bezit, en een zuiveren »roos«kam van den »roos«kam die ook den enkelvoudigen kam bevat. Enkele gevallen, waarin de heterozygote wel gelijk op den dominant maar toch eigen kenmerken heeft, komen later ter sprake.

Deze feiten brachten MENDEL tot de voorstelling van paren van eenheidskenmerken, die op zichzelf en met uitsluiting van het andere in elke gameet over kunnen gaan. Zij worden allelomorphe paren genoemd (van allèlos = bijeenhoorend). Een grondeigenschap van de gameet is dat zij een der twee kenmerken kan bezitten maar niet beide. Nu ontstaat de heterozygote door de vereeniging van twee ongelijke gameten en daarom moeten in de cellen van het individu dat er uit ontstaat beide kenmerken voorhanden zijn. Om deze twee dingen met elkander te doen kloppen moet men aannemen, dat bij de celdeeling, die de gameten doet ontstaan, een oorspronkelijke kiemcel zich verdeelt in twee ongelijke porties. De dominante en recessieve deelen gaan niet tezamen over in de dochtercellen, maar het dominante gaat geheel over in de eene en het recessieve in de andere. Zoo kan dus elke gameet slechts een van de twee kenmerken bevatten, m. a. w. zij is *zuiver*, wat betreft dat kenmerk. Dat wil dus zeggen: een enkelvoudige heterozygote, zooals wij hier bespreken, *brengt twee soorten van gameten voort en wel in gelijk aantal*. Men zegt dat de kenmerken in de gameten worden *gesplitst*. In deze opvatting ligt de eenvoudige verklaring der feiten: de zuiver bevruchte heterozygote brengt dominanten en recessieven voort in de verhouding 3:1 en slechts één van de drie dominanten is zuiver, maar de andere twee zijn heterozygoten.

Achterstaand schema kan deze redeneering duidelijk maken. De zygoten zijn daarin voorgesteld door vierkantjes, de gameten door kringetjes. Elke cel van een zygote is een tweevoudig ding, want zij is ontstaan door de vereeniging van twee gameten en zij bevat twee *factoren*, of één paar kenmerken. Die factoren zijn in het schema voorgesteld door kleinere rechthoekjes, de recessieve, lage zwart, de



domineerende, hooge wit. Aangenomen wordt dat de eerste ouders (P¹) een zuivere hooge en een zuivere dwergvorm zijn; de laatste leverde het stuifmeel (♂). Alle ♀ gameten bezitten dus uitsluitend den hoogen, de ♂ alleen den lagen factor. Daarom kan er in de F¹ generatie maar één plantentype ontstaan, te weten een heterozygoot met beide factoren, hooge en lage. Daar het »hooge« kenmerk volmaakt dominant is kan men deze plant niet van de hooge ouderplant onderscheiden. Nu zijn de factoren niet splitsbaar en de gameten bevatten er maar half zooveel als de zygote. Daaruit volgt dat deze planten evenveel gameten van de beide soorten moeten opleveren, die elk voor zich of hoog of laag geven. Voor elke eicel met den factor hoog bestaat evenveel kans op bevruchting met een »hooge« als met een »lage« stuifmeelkorrel en de »hooge« eitjes zullen daar-

om evenveel homozygote als heterozygote hooge vormen opleveren. Zoo zullen ook de »dwerge«icellen het aanzijn geven aan evenveel homozygote dwergen als heterozygote hooge planten. Van iedere vier zygoten der F_2 generatie zal er dus één hooge homozygot, één lage homozygoot zijn en zullen de beide anderen heterozygoten zijn. Daar het »hooge« kenmerk domineert zullen de laatste evenwel niet te onderscheiden zijn van de zuivere of homozygote hooge vormen. Dit is dezelfde verhouding, 1:2:1, als die ook bij de proef werd gevonden. De uitkomsten der proeven vormen den grond voor de voorstelling van eenheidskenmerken, die in de gameten worden vertegenwoordigd door niet splitsbare, zich bij de vorming van die gameten van elkan- der afscheidende factoren.

Een gemakkelijke manier is het aanduiden van een heterozygoot met de letters DR , waarmee gezegd wordt dat zij een gelijk aantal gameten met de domineerende en met de recessieve kenmerken afgeeft. Dan worden zuivere dominanten aangeduid met DD en zuivere recessieven met RR . De theorie dat de gameten zuiver zijn, d.w.z. slechts één kenmerk bevatten, kan nu getoetst worden door er uit afte leiden, wat er gebeuren zal als wij een heterozygoot kruisen met een van de beide homozygoten en dan nagaan in hoeverre die theoretische gevolgtrekkingen kloppen met de uitkomsten van de proef. Als wij DR kruisen met RR , zal elke domineerende en elke recessieve gameet uit de eerste zich slechts met een recessieve gameet van de laatste kunnen vereenigen. Er moeten dus gelijke aantallen zygoten DR en RR ontstaan. Dat gebeurt ook werkelijk als men een kip met enkelen kam (R) kruist met een haan, die een heterozygote »roos«kam (D) heeft. De helft van het kroost is zuiver recessief en de andere helft bestaat uit dominanten, waarvan zonder uitzondering te bewijzen is, dat zij het »enkele« kenmerk bezitten en dus heterozygoten zijn. Zoo wil de theorie dat het kroost eener kruising van den heterozygoot DR met een zuivere dominant DD , geheel dominant moet zijn van uiterlijk en dat de helft ervan zuivere dominanten zijn. Ook hier klopt de proef op de theorie. De regel, bekend als het beginsel van de splitsing der gameten, is stevig gegroundvest op wat planten en dieren ons doen zien, als wij kruisingen maken tusschen individuen, die één paar afwijkende kenmerken hebben. Alleen latere onderzoekingen zullen uit moeten maken of hij algemeen geldt.

Wij zagen al, dat de heterozygoot vaak zoo volkomen op de dominante homozygoot gelijk, dat hij er uitwendig niet van te onderscheiden is. Dit is echter lang niet altijd zoo. Het gebeurt wel eens,

dat de heterozygoot wel in algemeene trekken op den dominant gelijkt, maar er toch genoeg van verschilt om herkenbaar te zijn. Het witte Leghorn hoenderras is gekenmerkt door de zuiver witte veeren. Het wit domineert over gekleurd, maar niet volkomen. Kruist men een witte met een bruine Leghorn, dan is het heele kroost wit, maar haast altijd hebben eenige jongen enkele bruine veertjes. Die vlekjes zijn het zekere bewijs van de heterozygote natuur der dieren. Zij geven evenveel gekleurde als witte gameten af. Na hun paring is een vierde van het kroost gekleurd recessief en de rest is zuiver wit of wit met bruine vlekjes. De heterozygoten lijken veel meer op zuivere dominanten dan de recessieven. Hier is echter dat domineeren niet volkomen. Aan de hoofdstrekking van MENDEL's beginsel doet dit niet tekort. Dit is de afscheiding in de gameten van de dominante en recessieve kenmerken.

Tot nu toe bespraken wij gevallen, waarin de heterozygoten weinig verschillen van de dominante homozygoten. Zij zien er ook wel eens heel anders uit dan beide ouders en dragen dan haar eigen kenmerken. Het blauwe Spaansche hoen is daarvan een aardig voorbeeld. De kweekers weten heel goed hoe moeilijk het is dit ras zuiver te krijgen. Hoe zorgvuldig de blauwe ook uitgekozen worden, altijd komen er onzuivere vormen voor, die of heelemaal zwart zijn of wit met zwarte vlekken. Als het voorttelen met de noodige zorg plaats heeft, zal het kroost van een toom blauwe Spaansche kippen gemiddeld voor de helft blauw, voor een vierde wit en voor een vierde zwart zijn. Uit die verhoudingen laat zich besluiten, dat de blauwe heterozygoot zijn. Wij zagen immers al, dat de teelt van heterozygoten onderling voor de helft heterozygoten oplevert. Is dit zoo, dan moeten de zwarte en de zwartgevlekte homozygoten zijn en dientengevolge zuiver voorttelen. De proef heeft bewezen, dat dit werkelijk zoo is. Ook moeten wij heterozygoot kroost verwachten van twee verschillende homozygoten. Ook daarin wordt de theorie bevestigd door de proef. Kruist men zwart gevlekt met wit, dan is al het kroost zonder uitzondering blauw. Het moge vreemd klinken dat de paring van de zwarte met de witte onzuivere vormen twee maal zooveel blauwen oplevert als het paren van blauw met blauw. De zwarte en de gevlekte zijn de echte zuivere rassen, de blauwe Spaansche is een bastaard en moet dat uit den aard altijd zijn. Het geval is interessant, omdat hier de heterozygoot er heel anders uitziet dan de beide heterozygoten, uit wier vereeniging zij ontstaat. Al is hier dus geen dominant en geen recessief, toch komt ook hier de eigenaardigheid, dat de gameten slechts één kenmerk bevatten, duidelijk aan het licht.

Tot nu toe bespraken wij vormen met één paar afwijkende kenmerken, dus gevallen van enkelvoudige bastaarden of *monohybriden*. Als er tusschen de ouders twee paren van verschillenmerken bestaan, spreekt men van dubbele bastaarden of *dihybriden*.

MENDEL werkte daarvan een aantal voorbeelden uit en zijn bevinding was, dat de beide paren weliswaar dezelfde erfelijkheidswet volgden, maar in hun geheel en onafhankelijk van elkander overgingen. Zoo werd een hooge erwt met geel zaad gekruist met een lage soort, die groen zaad kreeg. De planten der eerste generatie (F_1) vertoonden alle het domineerende kenmerk van elk paar, hoog en geel. In de volgende generatie verschijnen, als gewoonlijk hooge en lage, in de verhouding van 3 : 1 en eveneens groene en gele, in gelijke verhouding. Nemen we 16 planten dan zullen 12 daarvan hoog en 4 laag zijn. Van elke 4 hooge zullen er voorts 3 geel en 1 groen zijn, van de 12 hooge zijn er derhalve 9 geel en 3 groen. Zoo zullen er ook onder de 4 lage 3 geel en 1 groen zijn. De F_2 generatie, kleinkinderen van de eerste kruising, zijn dus 9 hooge gele, 3 hooge groene, 3 lage gele en 1 lage groene. Van iedere 16 planten zullen er dus 9 beide dominanten vertoonen, twee groepen van 3 den dominant van het eene en den recessief van het andere paar en één plant de beide recessieve kenmerken. Door de proef stelde MENDEL vast, dat deze getalverhoudingen altijd bestaan. Dit is later, zoo voor planten als voor dieren, volkomen bevestigd. Het beginsel is dus steeds van toepassing op ieder aantal paren van kenmerken.

In het bizondere, hier besproken geval was de eene ouder homozygoot voor de twee dominante en de andere voor de beide recessieve kenmerken. Waren de eerste ouders hoog groen en laag geel geweest in plaats van hoog geel en laag groen, dan zou toch de uitkomst niet anders zijn geweest.

Steeds bevat de F_2 generatie de twee ouderlijke typen en ook twee andere combinaties, die wij op moeten vatten als nieuwe. Zijn de twee paren van kenmerken zoo goed waarneembaar als de hoogte en de kleur van het zaad, dan zal de nieuwe bijeenvoeging, die zich in de tweede generatie voordoet, zonder moeite na te gaan zijn. Soms springt de oorzaak van het ontstaan eener nieuwigheid niet zoo terstond in het oog. De bonte pronkerwt (*Lathyrus odoratus*) heeft een rose vlag en lichter gekleurde vleugels. Die kleur zit in het celvocht en is dominant over kleurloos celsap, bij witte bloemen. De gele soort heeft geen gekleurd sap, maar een gele kleurstof in de kleine, in de cellen aanwezige kleurstofdragers of chromatophoren. Gele chromatophoren zijn recessief tegenover

kleurlooze. Kruisen wij een bonte met een gele, dan zijn alle F planten bont. In de F₂ generatie komen vier groepen voor: bonte, geelbonte, *witte* en gele, in de verhouding 9 : 3 : 3 : 1. In die verhouding ligt de verklaring van het verschijnsel opgesloten: Dit is natuurlijk het bestaan van de eenheidskenmerken, waarmee wij hier te doen hebben.

a. Rood sap dominant over kleurloos sap; b. kleurlooze kleurstofdragers dominant over ongekleurde.

De witte soort, als nieuwigheid, ten getale van 3 op de 16, ontstaat door de combinatie van het »kleurloos sap«, aangebracht door de gele soort en »kleurlooze kleurstofdragers« afkomstig van de bonte. De moeielijkheid, waarvoor wij hier op het eerste gezicht staan, ligt in het feit, dat beide eenheidskenmerken zich op dezelfde manier uiten, te weten in de zichtbare kleur van de bloem.

Bij dieren kan men vrijwel hetzelfde waarnemen aan sommige soorten van kammen bij kippen. Er werd reeds gewezen op twee soorten van kammen bij verschillende hoenderrassen: den hoogen gezaagden, kenmerkend voor Middellandsche zee-rassen, als Leghorns en Spaanschen en den lagen knobbeligen »roos«kam met een naar achteren gerichte punt, bij Wyandottes, witte Dorkings e.a. Zooals toen werd meegedeeld is de enkelvoudige kam recessief tegenover den »roos«kam. Een derde type van kam is eigen aan Indische vechthanen. Men noemt hem wel »erwt«kam; hij is laag, met drie uitstekende kanten of richels, waarvan de middelste iets hooger is dan de twee zijdelingsche. Tegenover den enkelvoudigen kam is hij dominant.

Bij de kruising van een »roos«kam met een »erwt«kam, bijv. van een witte Dorking kip met een Indischen haan, komt er een heele nieuwe vorm van kam te voorschijn. Hij is breed en vlak, met rimpels, zonder het uitsteeksel van den »roos« en ook zonder de drie richels van den »erwt«. Hij zou »walnoot«kam kunnen heeten, want hij heeft wel iets van een halve walnoot. Normaal komt hij voor bij een Maleisch ras. Een eigenaardigheid er van is, dat er borstelige haren op groeien. Men ziet die op het achterste gedeelte, waar zij vaak in een strook staan, die dwars over den kam loopt, op een derde van het uiteinde. Op die plek zit gewoonlijk ook een dwarse inkeping. Die veertjes op den kam komen bij geen der andere drie genoemde rassen voor. Teelt men deze bastaard »walnoten« met elkander voort, dan ontstaan er vier soorten kammen, te weten: walnoot, roos, erwt, en *enkelvoudig*, ongeveer in de verhouding 9:3:3:1. Die verhouding doet ons nu weer onmiddellijk een verklaring aan de hand. De twee paren eenheidskenmerken, die wij hier hebben,

zijn: *roos* dominant over *niet-roos* en *erwt* dominant over *niet-erwt*. De walnootkam bevat de beide dominante kenmerken en de enkelvoudige kam treedt op als beide dominanten afwezig zijn.

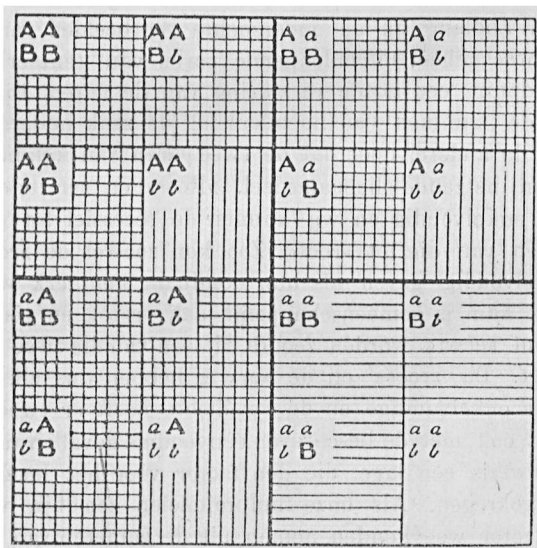
Dit geval is zeer belangrijk, want het laat nieuw licht vallen op de betrekking, die er bestaat tusschen de twee leden van een allelomorph paar. Tot nu toe hebben wij elk lid van zulk een paar opgevat als een scherp omschreven zelfstandig geheel, van zulk een aard, dat zij aan elkander gelijkwaardig zijn, elkander kunnen vervangen, maar niet in de plaats kunnen treden van een lid van een ander paar. De hooge erwt was dan hoog omdat de factor voor dat kenmerk aanwezig was en de overgang van de hooge in een lage soort berustte dan op het verwijderen van den factor hoog en zijn vervanging door den factor laag. Als twee erwtensoorten alleen van elkander verschillen door de kenmerken hoog en laag, moeten wij aannemen dat zij gelijke factoren bevatten voor de kenmerken waardoor zij met elkander overeenkomen en derhalve ook evenveel factoren. Voor het eene paar kenmerken, waardoor zij van elkander verschillen moeten zij elk een factor bezitten, maar een verschillenden. Zoo bezien, moet elke plant in het bezit zijn van een groot aantal factoren. Zoolang nu de onderzochte voorbeelden van dihybriden over twee geheel uiteenlopende paren van kenmerken liepen, gaf dit standpunt een goede verklaring van de feiten. Bij het voorbeeld van de kammen van hoenders lag de zaak anders. Het verschilde van de andere, door dat de twee paren van kenmerken voorkwamen aan hetzelfde lichaamsdeel. »Roos« en »erwt« domineeren beiden over enkelvoudig en wij kunnen de recessief tot »erwt« niet onderscheiden van die tot »roos«. Zoo kon zoowel de »roos« als de »erwt« enkelvoudig geven als hun dominant kenmerk wegvalt. De enkelvoudige kam is gemeenschappelijk aan »roos« en »erwt« en zij kan »roos« of »erwt« worden zoodra zij een van die twee kenmerken er bij krijgt. De »roos« en de »erwt« hebben dus elk een factor meer dan de enkelvoudige en de »walnoot« heeft er twee meer.

Zoo is het ook met de beschreven eenvoudige gevallen van MENDEL. De hooge erwt is een lage, die den factor voor het hoogworden er bij heeft gekregen. Als onze hulpmiddelen zoo fijn waren, dat wij dezen factor weg konden nemen uit de gameten van den hoogen vorm, dan zouden die slechts lage planten opleveren. Zulk een bewerking zou dan het bewijs zijn, dat het kenmerk »laag« altijd in de hooge vormen aanwezig is en dat dit als het ware de onderbouw is, noodig voor den bouw van de hooge planten.

Deze opvatting zouden wij de hypothese van de aan- en afwezig-

heid kunnen noemen. Zij geeft een bevredigende verklaring van de bovenvermelde feiten, d.w.z. van een der meest voorkomende erfelijkheidsverschijnsels. Het niet splitsbare eenheidskenmerk kan slechts in twee betrekkingen staan tot een individu. Het kan voorhanden zijn of het kan ontbreken. Een derde geval is niet denkbaar. Zookomen wij vanzelf tot de vraag, of deze veronderstelling ook in verband kan staan met het verschijnsel van het domineeren. Is dit domineeren het gevolg der aanwezigheid van een bepaalden factor en de recessie het gevolg van zijn afwezigheid? Voor het oogenblik kunnen wij niet meer zeggen dan dat dit denkbeeld niet in strijd is met de overgrootste meerderheid der tot heden onderzochte gevallen. Of de weinige gevallen, die er nu nog tegen schijnen te spreken, er ten slotte ook nog onder zullen vallen, dat zullen toekomstige onderzoekingen moeten uitmaken.

Wij komen nog eens terug op de dihybriden en willen eerst nog eens de hoofdfeiten van dit verschijnsel overzien, voordat wij enkele bijzondere gevallen nader gaan onderzoeken. Onderstaand diagram kan de zaak overzichtelijk maken.



Aa en Bb stellen twee paren van eenheidskenmerken voor, in dien zin dat A dominant over a en B over b is.¹⁾ Nemen wij aan, dat

¹⁾ De verticale lijntjes stellen den dominant A, de horizontale den dominant B voor.

een der ouders homozygoot is voor A en B, de andere voor a en b, dan worden die voorgesteld door AABB en aabb.

De constitutie van een individu der eerste (F_1) generatie is dan AaBb; het is heterozygoot voor het Aa paar. Daarom zal zijn kroost, of de F_2 generatie $AA + 2Aa + aa$ zijn. Dit wijzen de vier groote vierkanten van ons diagram aan. Nu is verder dat F_1 individu ook heterozygoot voor het Bb paar en voor dit paar kenmerken zal dus zijn kroost $BB + 2Bb + bb$ moeten zijn. In het diagram is dit weergegeven door de verdeling van elk der vier groote vierkanten in vier kleinere. Men ziet dat van de 16 zoo verkregen vier-

AA BB	AA Bb	Aa BB	Aa Bb
AA bB	AA bb	Aa bB	Aa bb
aA BB	aA Bb	aa BB	aa Bb
aA bB	aA bb	aa bB	aa bb

kantjes in 9 zoowel A als B, in 3 A maar niet B, in 3 B maar niet A en in 1 noch A noch B voorkomen. Deze verhouding 9:3:3:1 hebben we reeds in meerdere gevallen van dihybridisme ontmoet. Van de 16 zygoten zijn er voorts maar 4 homozygoot voor de beide eenheidskenmerken. Zij zijn vertegenwoordigd door de vierkantjes in den diagonaal van links boven naar rechts beneden en een er van behoort tot elk der vier soorten, die zich verhouden als 9:3:3:1. Men ziet daaruit, dat de kans op het ontstaan van een vast overervende F_2 zygoot, die beide dominanten bezit 1 op de 9 is en op dat van een F_2 zygoot met één dominant 1 op de 3. Een F_2 generatie van dihybriden bestaat uit vier typen, te weten de twee onder vormen en twee soorten van nieuwe vormen. Van elk dezer vier

typen wordt een zeker aantal constant in deze generatie; het zal zich later onveranderd voortplanten zonder eenige teeltkeus. Ik behoef wel niet te wijzen op de groote beteekenis van dit feit voor hen, die nieuwe, vaste variëteiten willen kweken door middel van kruisingen.

Er zijn gevallen bekend van dihybriden, waarin blijkbaar complicaties optraden omdat de twee paren van factoren invloed op elkander uitoefenden. Proeven hebben uitgemaakt dat de grijze kleur van wilde konijnen dominant is over de zwarte en dat grijs zoowel als zwart dominant zijn over het wit van een albino. Kruist men een grijs konijn met een albino, dan is het heele kroost grijs. Teelt men dit onder elkander voort, dan geven deze F_1 dieren somtijds grijze, zwarte en albinos, in de verhouding 9:3:4. Dit laat zich zoo verklaren: De twee paren van kenmerken zijn hier 1^o. gekleurd (A) dominant over afwezigheid van kleur of albinisme (a) en 2^o. grijze kleur (B) dominant over zwarte (b). Het tweede diagram geeft de constitutie der F_2 generatie weer. De invloed, dien de kenmerken op elkander uitoefenen is deze, dat er onmogelijk een kleur kan ontstaan, zoo min zwart als grijs, als de kleurfactor (A) niet aanwezig is. Alle individuen, die voor a homozygoot zijn moeten albinos wezen. Albinos in het bezit van den factor B verschillen constitutioneel van die, waarin die factor afwezig is. Naar het uiterlijk zijn deze twee groepen echter niet van elkander te onderscheiden en bovendien brengen albinos, die men met elkander voortteelt, altijd uitsluitend weer albinos voort. Zoodra wordt evenwel niet de kleurfactor door een doelmatige kruising er in gebracht of het verschil tusschen de twee groepen komt aan het licht. Als men den albino, die homozygoot is voor de grijze kleur (a a B B) kruist men een zwart konijn, zijn alle nakomelingen (F_1) grijs. De voor grijs heterozygote albino (a a B b) geeft evenveel zwarte als grijze jongen en de voor zwart homozygote (a a b b) geeft alleen zwarte. Met den zwarten ouder wordt de kleurstoffactor ingevoerd. Die factor was wel degelijk aanwezig in den albino, maar hij kon niet zichtbaar worden omdat hij door het ontbreken van kleurstof verborgen werd. De invoering van dien factor brengt hem tot ontwikkeling. In plaats van de gewone verhouding 9:3:3:1 komt dan 9:3:4 (zie het diagram) want het is onmogelijk om de twee laatste termen uiterlijk van elkander te onderscheiden. Doelmatige kweekproeven brengen het feit aan het licht, dat de gewone splitsing van de factoren grijs en zwart geregeld plaats heeft onder het masker van albinisme.

Een nog sprekender voorbeeld van het op elkander inwerken van verschillende factoren hebben wij bij de pronkerwt. Alle tegenwoor-

dig bekende witte soorten zijn bij zelfbestuiving constant wit, maar toch krijgt men van een kruising van twee witte somtijds roode en geen witte hybriden en ook wel eens de bonte hybriden, die in Engeland »painted ladies« heeten. De eerste vorm komt overeen met een soort, die in het wild op Sicilië is te vinden en van de bonte wordt door oudere schrijvers ook melding gemaakt als wilde variëteit; het is niet bekend of zij nog bestaat. Beide gevallen zijn op te vatten als een terugslag. Voor 't gemak bepalen wij ons tot de roode soort. De verklaring is niet ver te zoeken. Wij staan hier voor een geval van dihybridisme, waarin elke ouder homozygoot is voor de aanwezigheid van een der twee factoren en voor de afwezigheid van de andere twee. Er ontstaat alleen kleur, als beide factoren in den zygoot voorkomen. A stelt de aanwezigheid, a de afwezigheid van den eenen factor voor; B en b doen hetzelfde van den anderen. Onderstaand schema laat ons zien hoe de tweede (F_2) generatie zal zijn. In 9 vierkantjes zijn A en B beide aanwezig, in de 7 andere zijn zij een van beide of beide afwezig. Van elke 16 planten zouden er dus 9 rood en 7 wit moeten zijn. De proef bewijst, dat dit werkelijk het geval is. De verhouding 9:7 is in de werkelijkheid de gewone 9:3:3:1 maar de vormen der drie laatste termen zijn niet van elkander te onderscheiden.

AA BB	AA Bb	Aa BB	Aa Bb
AA bB	AA bb	Aa bB	Aa bb
aA BB	aA Bb	aa BB	aa Bb
aA bB	aA bb	aa bB	aa bb

Wat er gebeurt met de pronkerwten, werpt een helder licht op een heel gewoon verschijnsel, waarvoor de natuuronderzoekers al lang

met de handen in het haar zitten, namelijk *het terugslaan* na een kruising. Om rood of paars te kunnen zijn moet de pronkerwt beide factoren bevatten, anders kan de plant geen kleur vertoonen. Valt een dezer factoren uit haar constitutie weg, dan moet zij wit zijn, en ongetwijfeld zijn de witte variëteiten op die manier ontstaan. Kruist men een witte pronkerwt, die den eenen factor mist, met een witte, waarin de andere ontbreekt, dan zal het kroost beide complementaire factoren hebben, die voor de vorming van kleur noodig zijn en derhalve terugslaan tot den voorouderlijken gekleurden vorm. Zoo is het ook met de albinos van konijnen, die met zwarten uitsluitend grijze jongen krijgen. De zwarte zijn gekleurde vormen, waarin de factor grijs ontbreekt en de albinos zijn grijze waarin de factor voor kleurstof niet aanwezig is. De kruising brengt deze twee factoren weer bij elkander en daarom is het kroost grijs; het slaat terug tot den wilden vorm. Op grond van deze, proefondervindelijk vaststaande, feiten kunnen wij nu het terugslaan zoo omschrijven: het is eenvoudig een regelmatig verschijnsel, veroorzaakt door het bijeenkomen van factoren, die behooren tot twee zelfstandige, maar bij elkander hoorende, elkander aanvullende (allelomorphe) paren van kenmerken, die bij het ontstaan der variëteiten van elkander gescheiden zijn, of elkanders complement verloren hebben.

Nu komt echter de terugslag niet altijd voor in de eerste generatie na de kruising. De wilde Bankakip, waarvan waarschijnlijk alle huisrassen afstammen, heeft een enkelvoudigen kam. Wij zagen boven, dat een kruising tusschen »roos«- en »erwt«-kammen, in de F_2 generatie, »walnoot«-, »roos«-, »erwt«- en enkelvoudige kammen oplevert, in de verhouding 9 : 3 : 3 : 1. Wij moeten aannemen dat »roos«- en »erwt«-kam elk naast den factor enkelvoudig nog een tweeden factor bevatten, en dat de terugslag plaats heeft als deze twee factoren niet samenkomen. Daar in beide gevallen de aanwezigheid van een factor domineert over zijn afwezigheid ligt het voor de hand, dat de terugslag pas voor kan komen in de tweede generatie.

De beroemde proef van Darwin, die in de tweede generatie uit de kruising van een zwarte met een witte duif een blauwe rotsduif verkreeg, is waarschijnlijk op dezelfde wijze te verklaren. Het blauw is aanwezig in de zwarte duif maar komt niet aan het licht omdat zwart domineert, behalve in een zygoot, waarin zwart ontbreekt. Dat kan alleen gebeuren in de tweede generatie.

De hereeniging van kenmerken bij dubbele bastaarden (dihybride-

den) doet, zooals wij zagen, in de tweede bastaardgeneratie nieuwigheden ontstaan. Daarom is het den bloemkweeker te doen en op dit gebied kan de man der practijk veel leeren uit de nieuwere wetenschap der erfelijkheid. Gesteld, hij bezit twee variëteiten, elk met een gewenscht kenmerk en hij wil nu die kenmerken bijeenbrengen in een derden vorm. Hij moet dan niet teleurgesteld zijn als hij, na de eerste kruising, ziet dat geen der bastaarden iets heeft van het ideaal dat hij zich had gesteld, want bij een volgende generatie zal hij zijn wensch vervuld zien. Zoo kan hij een hooge groene en een lage gele erwt hebben en een lage groene erwt willen kweeken. Hij volvoert een kruising en er ontstaan alleen hooge gele. Op het eerste gezicht is hij verder van zijn doel af dan ooit, want de bastaarden die hij gewonnen heeft verschillen nog meer van de plant die hij wenscht, dan de ouders, waarmee hij begon. Als hij nu echter het zaad van deze eerste generatie uitzet, kan hij vast rekenen op het verschijnen van lage groene erwten. Daar nu zoowel »laag« als »groen« recessief zijn kan hij er zeker van zijn, dat de lage groene in het vervolg vast en onveranderd voort zullen telen.

De lage groene zijn terstond vast en zullen geen hooge, ook geen gele voortbrengen. Hoe meer de eerste bastaard verschilt van den vorm dien men zoekt, des te meer kans bestaat er, dat die vorm, als hij in de tweede generatie voor den dag komt, zuiver voort zal telen.

Alle kweekers weten echter wel, dat het vast maken van de gewonnen verscheidenheid niet altijd zoo gemakkelijk is, als bij het bovenstaande voorbeeld. Gesteld dat wij van dezelfde ouders uitgaan, maar nu een hooge gele erwt begeeren. Wij zagen, dat alle bastaarden van de eerste generatie zoo zijn, maar zij telen niet zuiver voort. Toch zal de meerderheid van het kroost, 9 op de 16, hoog en geel zijn. Door het zaad hiervan te gebruiken voor het verder kweeken, met toepassing van teeltkeus, hoopt de kweeker dezen vorm vast te maken. Hierbij doet hij nu maar al te vaak overbodig werk, dat de kennis der wet van MENDEL hem zou hebben bespaard. Op 't oog zijn al die hooge gele gelijk en het spreekt vanzelf dat men het zaad van alle planten bij elkander doet. Toch kan dit de oorzaak zijn van een mislukking of op zijn best van een groote vertraging. Van de 16 planten is er een, maar ook niet meer dan een, dadelijk vast; de andere moeten wegens hun aard verschillende vormen opleveren. Oogst de kweeker het zaad *van iedere plant afzonderlijk*, dan zal hij onmiddellijk vinden wat hij zocht.

Het is eene dwaling, dat er een lange reeks van generaties noodig

is om een nieuwe variëteit vast te maken. Zij ontstond vrij natuurlijk uit de meening dat planten en dieren, die in uiterlijk niet van elkander verschillen, bij het kweken ook dezelfde eigenschappen moesten vertoonen. Wij weten nu, dat dit niet noodig is; de proeven van MENDEL hebben ons bekend gemaakt met feiten, die noodzakelijke wijzigingen moeten brengen in de werkwijze der kweekers. Wij moeten natuurlijk letten op twee dingen. Vooreerst komen alle mogelijke vormen, die kunnen ontstaan door de kruising van twee vaste gewassen, aan het licht in de tweede generatie, als men er ten minste genoeg heeft gekweekt. Twee generaties zijn voldoende om de nieuwe variëteit te winnen en vast te maken en een enkele generatie meer kan volstaan om uit te maken welke individu vast is.

Nu komen voorwerpen met alle denkbare en mogelijke nieuwe combinaties van de kenmerken, die bij een kruising voorhanden zijn, in een bepaalde getalverhouding voor in de tweede generatie; de oorspronkelijke ouderlijke vormen moeten daar dus ook bij zijn. Een kruising wordt, zooals men weet, vaak gedaan om een krachtiger kroost te verkrijgen. Toch ziet een kweker vaak tegen zulk een kruising op, omdat hij bang is, dat de gewenschte vereeniging van kenmerken bij zijn oorspronkelijk gewas er door verloren zal gaan. Ook in dit opzicht kan de ontdekking van MENDEL hem gerust stellen. In drie generaties kan hij immers de ouderlijke vormen opnieuw verkrijgen en dan met de vermeerderde kracht, die van de kruising het gevolg is.

Zulke overwegingen nopen ons vanzelf tot de vraag: Wat beteekent de uitdrukking *raszuiver*? Naar welken maatstaf hebben wij de raszuiverheid te beoordeelen? Tot kort geleden was het antwoord, dat dit alleen afhangt van den stamboom van het individu; dat een vorm meer of minder raszuiver was voor een of ander kenmerk, als hij op een langere of kortere reeks van voorouders kon bogen, die dat kenmerk bezaten. Thans moet onze maatstaf een heel andere zijn. Een plant of een dier is raszuiver voor een of ander kenmerk, als het ontstaan is door de vereeniging van twee gameten, die beide dat kenmerk bezitten. De enkelvoudige kam, ontstaan uit de paring van »walnoten«, die zelf weer de vrucht zijn eener paring van »roos« met »erwt«, is even raszuiver, als de »enkelvoudigen« uit een zuiver enkelvoudig voorgeslacht. Uit een kruising van een zwart met een wit konijn worden in de tweede generatie grijze konijnen geboren, die even standvastig voorttellen als grijze konijnen van onberispelijk zuiveren oorsprong. De stamboom heeft waarde als een aanwijzing van zuiverheid, maar de raszuivere vorm kan, en zal ook niet zelden,

ontstaan uit een alles behalve zuiveren stam. Een raszuivere vorm kan dat zijn wegens zijn afstamming, maar ook en evengoed ondanks zijn afstamming. Alleen de gameet en niets anders is het, die de zuiverheid van het ras beslist.

Voordat wij afstappen van de dihybriden moge nog iets worden gezegd van een verschijnsel, dat een belofte voor de toekomst inhoudt. Bij de hybriden, die tot nu toe ter sprake kwamen, gedroegen de paren van kenmerken, ten opzichte van hun splitsing, zich geheel vrij en onafhankelijk. Soms nu heeft er ook wel een soort van verbinding plaats van de leden der verschillende paren. Bij de pronkerwt is paars dominant over rood en een opgerichte vlag over een gewelfde. Een plant, heterozygoot voor deze twee paren, moet derhalve opgericht en paars zijn; hadden wij hier te doen met regelmatige dihybriden, dan moest haar kroost bestaan uit 9 opgericht paars, 3 gewelfd paars, 3 opgericht rood en een gewelfd rood. Feitelijk vinden wij van 16 nakomelingen 8 opgericht paars, 4 gewelfd paars en 4 opgericht rood. Bij voortzetting van de kweekproef blijkt, dat de opgerichte paarse planten altijd gewelfde en roode opleveren, terwijl de gewelfde paarse en de opgerichte roode zuiver voorttellen. In de F_2 generatie staan de paarse tot de roode en de opgerichte tot de gewelfde, als 3 : 1, maar de gewelfde is vast vereenigd met de paarse en komt in deze kweekfels nooit voor in verbinding met rood.

Het komt ook voor, dat de verbinding niet volkomen is. Bij de pronkerwt komen twee soorten van stuifmeelkorrels voor, langwerpige en ronde, en gene zijn dominant over deze. In families met beide soorten en met paarse en roode bloemen staat voor elk paar kenmerken de dominant tot de recessief als 3 : 1. Nu zou men verwachten, dat er driemaal zooveel paarse langwerpige als paarse ronde waren maar in de werkelijkheid komt er maar 1 paarse ronde voor tegen 12 paarse langwerpige. Het te kort aan ronde stuifmeelkorrels in paarse bloemen wordt opgewogen door de roode, waarin de ronde staan tot de lange als ruim 3 : 1.

Er bestaat dus een verbinding van langwerpige met paars en van rond met rood, maar de verbinding is niet volkomen. Tot nu toe is er op dit gebied nog niet veel gedaan en heerscht nog veel duisternis op menig punt. Toch is het verschijnsel voor de wetenschap van groot gewicht en hoogstwaarschijnlijk zal later, als het beter onderzocht is, blijken dat dit veel licht zal verspreiden over den bouw van de kiemcellen.

Wij hebben nu een inzicht in de feiten, die door MENDEL en anderen aan het licht zijn gebracht en tevens in de verklaring, die er van gegeven wordt. Zal dat alles invloed moeten hebben op onze voorstellingen van den aard en van den oorsprong der levende wezens? Het antwoord is beslist ja! De ontwikkeling der levende wereld is een onaanastbaar feit. Aan den invloed der natuurlijke teeltkeus valt niet te twijfelen. Over den aard der variaties waarmee deze teeltkeus werkt loopen de meeningen echter sterk uiteen. Ook in dit opzicht hebben de ontdekkingen van MENDEL geen nieuw licht doen schijnen. Niettemin moeten zij grooten invloed uitoefenen op onze opvattingen van het aandeel, dat verschillende vormen van variaties hebben gehad op het ontwikkelingsproces. Om dit duidelijk te maken moeten wij in het kort de geschiedenis nagaan. Voor meer dan 50 jaren begreep DARWIN al, dat het vraagstuk van het ontstaan der soorten innig samenhangt met den aard der variaties. De ontwikkeling van nieuwe soorten berust op de werking der natuurlijke teeltkeus op de variaties, die bij alle levende wezens voorkomen. Vormen, die beter passen bij hun omgeving, overwinnen in den strijd om het bestaan; minder geschikt zijn in het nadeel en loopen gevaar om ten onder te gaan in de mededinging met beter toegeruste soortgenooten. De overwinnaars krijgen jongen, die ten deele de variatie in sterkeren graad vertoonen en voor een deel minder sterk. De natuurlijke teeltkeus »zeeft« de eerste uit en zij worden de ouders der volgende generatie. Zoo gaat het, geslacht na geslacht. Het proces werkt ophoepend of accumulatief. Door de natuurlijke teeltkeus worden kleine variaties geleidelijk uitgewerkt tot soortverschillen en ten slotte erfelijk vast gemaakt.

Ongetwijfeld heeft DARWIN geweten, dat er ook groote afwijkingen in eens en kant en klaar, plotseling kunnen ontstaan; hij zelf noemt er voorbeelden van op. Hij kan echter aan zulke variaties geen waarde toekennen voor het ontstaan van nieuwe soorten, omdat zij zoo zelden voorkomen en omdat zij door kruising met den ouderlijken vorm weldra weer weggewerkt moesten worden.¹⁾ Hij meende, dat de natuurlijke teeltkeus van kleine variaties en zij alleen nieuwe soorten voort kon brengen. Dit was veertig jaren lang de overheerschende meening. Wel mocht zich nu en dan eenige twijfel uiten, maar pas betrekkelijk kort geleden heeft BATESON aangetoond, dat zulke sprongvariaties volstrekt niet zoo zeldzaam zijn, en de

¹⁾ Bij de beschrijving van den Anconaram deelt hij echter zelf mee, dat de kenmerken volkomen vast zijn en zuiver overerven. Ref.

mening geuit, dat zij een groote rol spelen bij het ontstaan van soorten.

Nog later heeft HUGO DE VRIES nadrukkelijk de aandacht gevestigd op dit gezichtspunt. Hij toont aan dat de term variatie gebruikt wordt voor verschijnsels van zeer uiteenlopenden aard. Er bestaan variaties die zich plotseling voordoen, discontinu zijn. DE VRIES noemt ze *mutaties*.

De daardoor ontstane nieuwe vormen, mutanten, zijn scherp van den stamvorm te onderscheiden en de verschillen zijn erfelijk. De mutatie kan dominant zijn over den stamvorm, zooals bijv. de »roos« kam bij hoenders, die ongetwijfeld door een mutatie uit den enkelvoudigen kam is ontstaan. Ook kan de mutatie recessief zijn, zooals de witte varieteit van de pronkerwt. De omvang der mutatie kan groot en in het ooglopend zijn of betrekkelijk gering. Hoe dit ook zij, haar overerving blijkt volmaakt onder de wet der splitsing van de gameten te vallen.

Een andere door DE VRIES gevonden soort van varieteit is wat hij »altijd sportende« varieteit (of middel- en halfwassen) noemt. Het gewone leeuwebekje *Antirrhinum majus* is daarvan een voorbeeld. Er bestaat een varieteit van met bloemen, die op de gele grondkleur rood gestreept zijn. Die gestreepte varieteit laat zich niet vast maken. Zij krijgt altijd, meestal weinig, nakomelingen, die rood zijn. Door teeltkeus kan men het zoover brengen, dat 90 pCt. van het kroost gestreept is. Het gelukte DE VRIES nooit een zuiver rood of gestreept kweeksel te winnen. Ongetwijfeld zijn die altijd sportende varieteiten van een samengestelden aard. Toch, zoover zich op laat maken uit de mededeelingen van DE VRIES, sluiten zijn proeven de mogelijkheid niet uit, dat er zuivere rassen van gestreepte en niet gestreepte rassen bestaan. Het lijkt niet onmogelijk dat men, door meer aandacht te schenken aan het kroost van elke plant op zich zelf, een kweeksel van roode bloemen zou kunnen winnen, die geen gestreepte en van gestreepte, die geen roode vormen voortbrengen. De splitsing kan alleen plaats hebben bij zuiverheid van de gameten en alleen proefondervindelijk kan uitgemaakt worden, of die bij de kleur der bloemen van het leeuwebekje bestaat.

Eindelijk moeten wij met DE VRIES nog een derde soort van variaties zien: de fluktueerende of schommelende. Zij komen steeds en overal voor. Geen twee voorwerpen eener soort zijn volmaakt gelijk. De hooge erwt vormt een bepaald ras en de lage erwt ook. Waarschijnlijk is de lage plotseling, als mutatie, uit de hooge ontstaan. Toen zij eenmaal bestond, was zij ook vast erfelijk. Dat is een

eigenschap van mutaties. Toch zijn alle lage erwten niet even hoog. Zij zijn onderhevig aan schommelende variaties, waarschijnlijk in verband met de omgeving van iedere plant op zich zelf. Wat meer mest, minder onkruid om zich heen, beter vrijwaren tegen ziekten en nog veel andere zaken kunnen er toe bijdragen, dat de eene plant hooger opgroeit dan een andere. Maar de hierdoor ontstane variaties zijn, zooals wij weten, niet erfelijk. Geen kweeker met eenige ervaring zal er aan denken om uit een dwergvorm een blijvend hooger ras te winnen door de bemesting. Toch wordt algemeen aangenomen, dat een zorgvuldige keus van schommelende variaties soms tot een verbetering van een ras kan leiden. Dit is echter in strijd met het bovenstaande. Waarschijnlijk is de zaak zoo gelegen, dat men geheel verschillende verschijnsels voor fluctueerende variaties heeft aangezien. Ongetwijfeld komen er onder zoogenoemde fluctuaties in de werkelijkheid ook kleine mutaties voor, die niet van de omgeving afhangen. Het is zeer moeilijk om die twee van elkander te onderscheiden. Alleen een zorgvuldig en moeizaam onderzoek kan ons hier den weg wijzen en op het oogenblik hebben wij dat het meest noodig. In hoofdzaak staat de zaak op 't oogenblik zoo: De erfelijkheid van mutaties staat boven allen twijfel vast en voor een overgaan van fluctuaties bestaan geen bewijzen. Het ligt daarom voor de hand, dat wij de mutatie voor den voornaamsten, zoo niet den eenigen grondslag van de evolutie houden. De groote dienst, dien MENDEL in dit opzicht aan dezen tak van wetenschap heeft bewezen, is het door hem geleverde bewijs, dat een mutatie, als zij er eenmaal is, niet licht door kruising met den oorspronkelijken vorm wegge werkt kan worden, tenzij zij schadelijk is voor de soort. Wij weten nu, dat er discontinuïteit, sprongen, bestaan in de overerving zoo goed als in de variabiliteit. Het nieuwe kenmerk, dat ontstaat als mutatie, heeft zijn vertegenwoordiger in den gameet. Als dit er eens is, kan alleen teeltkeus het weer wegwerken. Daarom heeft de ontdekking van MENDEL feitelijk een verandering gebracht in onze voorstelling van het ontwikkelingsproces.

De kleine schommelende variaties, gevolgen van de omgeving, vormen niet het materiaal waarmee de teeltkeus werkt. Er bestaat geen onbetwistbaar bewijs, dat zij ooit versterkt en opgewerkt worden tot een soortkenmerk. Hooge erwten schommelen sterk in de afmetingen, maar geen geleidelijke teeltkeus van de laagste zal er ooit in slagen om er een vast dwergras uit te kweken. Men kan haar groei belemmeren, zoodat zij het voorkomen krijgen van dwergen, maar zoodra de buitengewone omstandigheden ophouden komt haar ware

aard weer voor den dag. Wie de tuinbouwkundige literatuur doorloopt zal dadelijk zien, dat een tuinman zijn variëteiten verbetert door de keus van, vaak zeer kleine, mutaties. De evolutie geschiedt door de teeltkeus van zulke mutaties. Als er geen mutaties zijn is er ook geen ontwikkeling mogelijk. Hoe en waarom zulke mutaties ontstaan, dat is op 't oogenblik de groote vraag van de biologie. Ons doel is slechts aan te toonen dat zij bestaan en na te gaan hoe die wetenschap de gangbare voorstelling moet wijzigen.

Onze opvatting van het individu begint een goed omlijnende gedaante aan te nemen. In plaats van het vage, niet te omschrijven iets, waardoor wij, bij gebrek aan beter, het eene individu van het andere moesten onderscheiden, hebben wij nu een scherp omlijnend maatstaf in het eenheidskenmerk. Ieder individu is een complex van eenheidskenmerken en iedere persoonlijkheid is de uitdrukking van een bijzondere vereeniging of groep van zulke kenmerken. De factoren, die den grondslag van deze kenmerken uitmaken, werken wel op elkander in, maar gedragen zich bij de overerving toch als onafhankelijke dingen. Daarom kunnen wij de erfelijkheid opvatten als een soort van ontleding, die ons in staat stelt tot een oordeel over het aantal en over den aard van de eenheidskenmerken, die het individu samenstellen. De verschijnsels van de erfelijkheid doen ons vele herkenningmiddelen aan de hand, die ons, als wij ze goed lezen, de constitutie van het levende wezen kunnen openbaren. In die constitutie ligt voor ons de sleutel van zijn gedrag, van wat het kan, wat het niet kan, van wat het kan worden en van wat het voort kan brengen.

Het is met den bioloog onzer dagen als het voor honderd jaren was met den scheikundige, toen DALTON de wet der standvastige verhoudingen vaststelde. In beide gevallen was het hoofdfeit de ondeelbaarheid of zelfstandigheid, hier die van het atoom, daar die van de variaties der levende wezens. De overweldigende bovenbouw van de nieuwere scheikunde is door een helder inzicht in dit beginsel en na een langen tijd van zwaar analytisch werk, opgetrokken op den grondslag van het atoom. Niet anders zal het gaan met de kennis van de levende natuur. Wel zal hier uitteraard het analytisch onderzoek langer duren, want het te onderzoeken materiaal is veel ingewikkelder en proeven op levende wezens eischen veel meer tijd. Anders toch dan de chemicus is de bioloog gebonden aan tijd en seizoen. Desondanks zijn de dingen, die in de weinige laatste jaren tot stand zijn gebracht, ons er borg voor, dat wij vol verwachting den tijd te gemoet mogen zien, waarin de wetenschap van het leven de

niet onwaardige mededingster zal zijn van die der levenlooze natuur.

Een paar woorden over de algemeene beteekenis der voorstellingen, ontstaan uit de ontdekking van MENDEL, zijn hier nog op hun plaats. Voor de practijk is haar toepassing van groote beteekenis. De beginselen van de erfelijkheid maken den voornaamsten grondslag uit van het veredelen; en alles, wat nieuw licht werpt op deze nog zoo duistere dingen, moet grooten invloed uitoefenen op dit belangrijke bedrijf. Het weinige, dat nu al bekend is, kan den kweeker een min of meer zekeren weg afbakenen. Tot nu toe berustte zijn wijze van werken bijna geheel op ervaring en was zij hoogst omslachtig. Hij teelt met elkander voort, wat hem grond geeft om te verwachten wat hij wenscht. Uit het talrijke kroost daarvan kiest hij er enkele uit, die het dichtst bij zijn verwachting komen. De rest, de overgrootte meerderheid, doet hij weg. Vele zijn geroepen, weinige worden uitverkoren. Het is waar, soms wordt het doel, waarnaar hij streeft, een constante vorm, bereikt, maar nooit zonder een onnoodige verspilling. De ontdekking van MENDEL moet hier een groote verandering in brengen. Als hij eenmaal inzicht heeft in het scherp gestelde probleem; als hij een heldere voorstelling heeft van eenheidskenmerken en van de wijze waarop zij overerven, dan zal de kweeker zijn doel veel vlugger en zekerder bereiken, met aanzienlijke besparing van tijd en van grondstoffen. Betrekkelijk weinig voorwerpen zullen volstaan voor een voorloopig analytisch onderzoek. Is dit afgeloopen dan kan hij met groote aantallen werken en zeker zijn van een goeden uitslag. Hij weet dan waar het om gaat. Het bezit van een overerfelijk kenmerk, gewenscht of niet, is niet langer uitsluitend een kwestie van aantal. Of het individu bezit het, of het bezit het niet. Het is vertegenwoordigd in zijn gameten of het komt daarin niet voor. Als dit door een kweekproef uitgemaakt is, is de weg volkomen afgebakend. De kweeker kan dan synthetisch te werk gaan en de plant of het dier, dat hij verlangt, kenmerk voor kenmerk opbouwen. De eenige grenzen, die hem gesteld zijn, trekt de natuur in de variabiliteit van de levende wezens. Die kan hij leeren kennen door eenvoudige waarneming en door proeven; zoo zal hij zich tijd en werk, besteed aan pogingen om het onmogelijke te bereiken, sparen. Hij zal het raadsel hebben opgelost van de blauwe Spaansche hoenders.

Maart 1909.
