

NN 0201

no 325
~~17~~

C

BASTAARD-NECROSE BIJ TARWE

J. G. TH. HERMSEN

Bibliotheek
der
Landbouw Hogeschool
WAGENINGEN

NN08201.325

STELLINGEN

I

Het aantal Ne_2 -carriers onder de cultuurrassen van *Triticum aestivum* is zowel in Europa als in Amerika veel groter dan het aantal Ne_1 -carriers. De oorzaak hiervan is de aanwezigheid van het Ne_2 -gen in enige belangrijke Europese landrassen.

Dit proefschrift

II

Bij het opstellen van een kruisingsprogramma behoeft de kweker necrotische kruisingscombinaties in het algemeen niet te vermijden.

Dit proefschrift

III

Necrotische kruisingen dienen door de kweker met extra zorg te worden behandeld.

Dit proefschrift

IV

De belangrijke resultaten, die met aneuploïden zijn verkregen, hebben ertoe geleid de betekenis ervan voor de praktische plantenveredeling te overschatten.

V

Hoewel de Japanse lijst van symbolen voor tarwegenen (1954) in bepaalde opzichten een verbetering inhoudt van de Amerikaanse (1946), had de publikatie ervan in de gegeven vorm beter achterwege kunnen blijven.

AUSEMCS, E. R., J. B. HARRINGTON, L. P. REITZ EN W. W. WORZELLA, *Jour. of the Amer. Soc. of Agron.* 38 (1946) 1082-1099.

Anonymus, *Wheat Information Service 1* (1954) 25-34.

VI

Er mag worden aangenomen, dat 'firing' niet op drie, maar op twee complementaire factoren berust.

McMILLAN, J. R. A., *Jour. of the Counc. for Scient. and Ind. Res.* 9 (1936) 283-296.

VII

In het Rapport der Commissie Fundamenteel Onderzoek in de Landbouw wordt ten onrechte de indruk gewekt, dat slechts hij, die gepromoveerd is, de naam wetenschappelijk onderzoeker verdient.

Rapport der Commissie Fundamenteel Onderzoek in de Landbouw, 8 februari 1961, pp. 18-19.

VIII

Het oordeel van VERVELDE over de oogstzekerheid van de gescheiden teelt van de componenten van een mengsel in vergelijking met die van de gemengde teelt van

dezelfde componenten berust op argumenten, die slechts voor bepaalde gevallen juist zijn. Het genoemde oordeel is daarom in zijn algemeenheid aanvechtbaar.

VERVELDE, G. J., Inaugurale rede, 29 maart 1962, pp. 8-9.

IX

De actieve muziekbeoefening levert, met name in het zuiden van Nederland, een belangrijke bijdrage tot het handhaven van de sociale bindingen in de dorpsamenleving.

X

Voor wetenschappelijke publikaties van internationaal belang dient één taal te worden gebezigd, die door alle nationaliteiten wordt aanvaard. Een neutrale taal (kunsttaal, dode taal) is te verkiezen boven een nationale, moderne taal (bijv. Engels).

ERRATA

<p>Inhoud, IX Inhoud</p> <p>p. 64, regel 11</p> <p>p. 69, bijschrift fig. 25 <i>caption fig. 25</i></p> <p>p. 76, bijschrift fig. 28 <i>caption fig. 28</i></p> <p>p. 79, bijschrift fig. 30 <i>caption fig. 30</i></p> <p>p. 81 en 82, bijschrift fig. 32 en 33</p> <p><i>p. 81, 82 and 83, captions figs. 32, 33 and 34</i></p>	<p>Discussie Samenvatting en nabeschouwing</p> <p>F1-planten</p> <p>tabel 36 <i>table 36</i></p> <p>tabel 38 <i>table 38</i></p> <p>en van <i>and of</i></p> <p>de stengellengte van <i>the stem length of</i></p>	<p>Lees: Read:</p> <p>Discussie en nabeschouwing Samenvatting</p> <p>planten</p> <p>tabel 34 <i>table 34</i></p> <p>tabel 36 <i>table 36</i></p> <p>en van de verdorde planten uit <i>and of the necrotic plants from</i></p> <p>de stengellengte van de verdorde planten uit <i>the stem length of the necrotic plants from</i></p>
--	--	--

BASTAARD-NECROSE BIJ TARWE

Dit proefschrift met stellingen van
JOHANNES GERARDUS THEODORUS HERMBEN,
landbouwkundig ingenieur,
geboren te Ottersum, 13 april 1924,
is goedgekeurd door de promotor,
Dr. Ir. J. C. DORST,
hoogleraar in de teelt en de veredeling
van de landbouwgewassen

*De Rector Magnificus
der Landbouwhogeschool,
W. F. EIJSVOOGEL.*

Wageningen, 10 mei 1962

BASTAARD-NECROSE BIJ TARWE

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS, IR. W. F. EIJSVOOGEL,
HOGLERAAR IN DE HYDRAULICA, DE BEVLOEIING,
DE WEG- EN WATERBOUWKUNDE EN DE
BOSBOUWARCHITECTUUR,
TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAAT
VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP VRIJDAG 15 JUNI 1962 TĒ 16 UUR

DOOR

J. G. TH. HERMSEN

CENTRUM VOOR

LANDBOUWPUBLIKATIES EN



LANDBOUWDOCUMENTATIE

WAGENINGEN 1962

Deze dissertatie verschijnt tevens als *Verslagen van Landbouwkundige Onderzoeken* nr. 68.5.

VOORWOORD

Gaarne wil ik in dit voorwoord dank betuigen aan allen, die op enigerlei wijze hebben bijgedragen tot de totstandkoming van deze dissertatie.

Hooggeleerde DORST, hooggeachte promotor, voor de ruime mate van vrijheid, die U mij hebt gegeven voor het volgen van eigen belangstelling, ben ik U zeer dankbaar. Veel tijd en moeite hebt U besteed aan de bestudering en bespreking van mijn dissertatie, waarbij Uw kritiek steeds vriendelijk en opbouwend was. Gaarne wil ik uitdrukking geven aan mijn erkentelijkheid jegens U en tevens aan mijn groot respect voor Uw persoonlijkheid.

Professor Ir. W. J. DEWEZ wil ik hier in eerbiedige dankbaarheid gedenken, niet alleen als leermeester, maar ook als degene, die mijn belangstelling heeft gewekt voor de studie aan de Landbouwhogeschool.

Ook U, hooggeleerde WILS, dank ik voor de stimulerende gesprekken, die mede hebben geleid tot het beëindigen van een begonnen loopbaan en het opbouwen van een nieuwe. Dit besluit is goed geweest, want mijn werk schenkt mij een grote voldoening.

Hooggeleerde PRAKKEN, Uw belangstelling voor mijn onderzoek en Uw bereidheid om, ondanks Uw overbezette tijd, Uw kritisch oog te laten gaan over het manuscript, heb ik ten eerste gewaardeerd.

Hooggeleerde OORT, hooggeleerde SCHUFFELEN, Uw heldere en boeiende colleges hebben veel bijgedragen tot mijn wetenschappelijke vorming.

Zeergeleerde DE HAAN, ik ben één van de velen, die Uw behulpzaamheid hebben ondervonden en van Uw grote ervaring hebben mogen profiteren. Het feit, dat ik, meer dan wie ook, Uw werkkamer heb gefrequenteerd, spreekt voor zich. Ik ben U grote dank verschuldigd.

Zeergeleerde FERWERDA, U ben ik erkentelijk voor Uw weloverwogen oordeel, gegeven in een kritiek stadium tijdens de bewerking van deze dissertatie.

Toen professor DORST mij in 1954 belastte met het onderzoek naar de betekenis van plasmatische erfelijkheid voor de plantenveredeling was jij het, zeergeleerde DANTUMA, die mij attent maakte op het verschijnsel van de necrose in tarwebastaarden. De vele allerprettigste contacten met jou en je medewerkers, de spontane hulpvaardigheid bij het verschaffen van materiaal en het afstaan van ruimte voor bepaalde experimenten, zijn voor mijn onderzoek van grote betekenis geweest.

Zeergeleerde VAN DER VEEN, je warme belangstelling voor mijn onderzoek en je heldere oordeel hebben mij tijdens onze vele gesprekken bijzonder gestimuleerd en verrijkt. Jouw sympathieke hulp en waardevolle kritiek na lezing van het manuscript zal ik niet gemakkelijk vergeten.

Weledelgestrenge TOXOPEUS jr., een woord van dank voor jouw assistentie bij het cytologisch onderzoek van de necrose is hier wel op zijn plaats.

Zeer erkentelijk ben ik voor de waardevolle inlichtingen, die ik van verschillende

kweekbedrijven heb mogen ontvangen. Deze zijn door de assimilatie met eigen gegevens bijzonder vruchtdragend geweest.

Een bijzonder woord van dank geldt de groep van mijn eigen medewerkers Mej. J. C. M. ALBERS en de heren J. WANINGE en W. D. J. VAN DER VLIET. De meeste kruisingen, die in dit proefschrift zijn genoemd, zijn door jullie uitgevoerd, vele cijfers zijn het resultaat van jullie zorgvuldige metingen en tellingen. De vele grafieken zijn door VAN DER VLIET en WANINGE met toewijding en accuratesse getekend, nadat zij vakkundig waren ingewijd in enige geheimen der tekenkunst door de heer M. J. VAN DER SCHELDE van het Laboratorium voor Entomologie, die ik hiervoor en voor de verleende gastvrijheid in zijn tekenkamer mijn welgemeende dank betuig.

Mijn dank geldt vervolgens hen, van wie ik verder hulp bij het gereed maken van dit proefschrift heb mogen ondervinden: Ir. D. J. MALTHA en Mr. A. RUTGERS voor hun belangrijke medewerking bij het persklaar maken van het manuscript, de heer N. G. UILENBURG voor de verzorging van de Engelse taal, Mej. Y. J. HEINSIUS voor de correctie van het Nederlands, de heren Ir. H. TOXOPEUS jr. en J. POST voor het maken van de foto's en de dames A. P. LOOIJEN en J. C. M. ALBERS voor het herscheppen van een soms moeilijk te ontraadselen geschrift in een fraai getikt manuscript.

Ten slotte heb ik behoefte aan een woord van oprechte dank aan mijn vrouw en ons beider ouders. Wat zij voor mij hebben betekend, is in dit voorwoord niet tot uitdrukking te brengen. Jij Els, hebt door je voortvarendheid het schijnbaar onmogelijke vaak mogelijk weten te maken. Je intense meelevens tijdens mijn studie in Wageningen en bij de bewerking van dit proefschrift zijn voor mij van onschatbare betekenis geweest.

INHOUD

INLEIDING		1
I	DE GENETISCHE OORZAKEN VAN NIET-LEVENSVATBARE EN VAN ZWAKKE BASTAARDEN	3
II	SYMPTOMATIEK VAN BASTAARD-NECROSE BIJ TARWE	7
1	Kwalitatieve beschrijving van de symptomen	7
2	Enige cytologische waarnemingen	7
3	Kwantitatieve beschouwing van de symptomen	9
III	BESPREKING VAN DE LITERATUUR OVER BASTAARD-NECROSE	12
1	Onderzoekingen van sterke necrose.	12
2	Onderzoekingen van matige necrose	14
3	Onderzoekingen van zwakke necrose	18
IV	MATERIAAL EN METHODIEK	22
1	Het uitgangsmateriaal	22
2	Methodiek	22
3	Het cytologisch onderzoek	27
4	De symbolisering van de complementaire necrose-genen van tarwe	27
V	ONDERZOEKINGEN OVER DE ERFELIJKE BASIS VAN BASTAARD-NECROSE	29
	Inleiding	29
A	De necrose-als-zodanig	29
A.1	Splitsingsverhoudingen	29
A.1.1	F_2 -populaties	29
A.1.2	Triple-kruisingen	35
A.1.3	Terugkruisingen	35
A.1.4	Kruisingen van normale F_2 -planten met een N_{e_1} - en een N_{e_2} -carrier	37
A.1.5	F_2 -populaties	37
A.2	'Firing' en progressieve necrose	45
A.3	Het genotYPE van tarwerassen, -selecties en -species	47
B	De variatie in de graad van necrose	51
	Inleiding	51
B.1	Verschillende vormen van de necrose-genen en hun localisatie.	53
B.1.1	Het gen N_{e_1}	53
B.1.2	Het gen N_{e_2}	60

B.1.3	Correlatie tussen de graad van necrose van F_1 's en van de hieruit ontstane F_2 's	64
B.2	Het doseringseffect van de necrose-genen.	65
B.2.1	Het gendoserings-effect en de maatstaf voor verdorringsgraad	66
B.2.2	Invloed van de expressiviteit der necrose-genen op het doseringseffect	69
B.3	Het effect van verschillende genetic backgrounds	73
	Inleiding	73
B.3.1	Verandering van de splitsingsverhoudingen	74
B.3.2	Vervaging van de grenzen tussen fenotype-klassen	77
B.3.3	De invloed van verschillende genetic backgrounds op het gendoserings-effect	79
VI	DE INVLOED VAN VERSCHILLENDE UITWENDIGE OMSTANDIGHEDEN OP DE VERDORRINGSVERSCIJNSELEN	85
	Inleiding	85
1	Invloed van milieu-variatiies op de verdorrings-symptomen	85
2	Invloed van verschillende uitwendige omstandigheden op de verdorringsgraad	86
2.1	F_1 's en F_2 -planten met verdorringsgraad 5-6	86
2.2	F_1 's en dubbelhomozygoten met verdorringsgraden 7 en 8	87
2.3	Matig-necrotische F_1 's (verdorringsgraden 4 en 5)	89
VII	BRONNEN VAN DE NECROSE-GENEN EN HUN VERSPREIDING IN HET RASSEN-SORTIMENT	92
	Inleiding	92
1	Het gen Ne_1	93
1.1	De carriers van het gen Ne_1^i	93
1.2	De bronnen van het gen Ne_1^m	93
1.3	De bronnen van het gen Ne_1^w	95
2	Het gen Ne_2	97
2.1	Rode Dikkop (Squarehead, Blé à épi carré)	97
2.2	Noé	100
2.3	Crimean	100
2.4	Mediterranean	102
2.5	Barleta	102
VIII	BASTAARD-NECROSE ALS PROBLEEM VOOR DE TARWEKWEKER	104
	Inleiding	104
1	Het vermijden van necrotische kruisingscombinaties	104
1.1	Niet uitvoeren van bepaalde kruisingen	104
1.2	Inschakeling van een non-carrier	105
1.3	Bestraling	106
1.4	Het benutten van rasonzuiverheid	106

2	Het overwinnen van de necrose	107
2.1	Matige necrose	107
2.2	Zwakke necrose	108
2.3	Sterke necrose	110
IX	DISCUSSIE	112
	SAMENVATTING EN NABESCHOUWING	119
	SUMMARY	120
	LITERATUUR	125
	FOTO'S	131
	BIJLAGE	

INLEIDING

In de monografie van EAST en JONES (1919) 'Inbreeding and outbreeding, their genetic and sociological significance' komt de volgende zin voor: 'In fact, we have found no record of intervarietal crosses where delicate or weak progeny resulted'. Volgens de schrijvers zou een boekdeel gevuld kunnen worden met alleen al een lijst van gevallen, waarin de F_1 van twee rassen even vitaal of vitaler was dan elk der ouderrassen.

Sinds 1919 is evenwel gebleken, dat kruising van rassen, onafhankelijk van de graad van verwantschap, in een aantal gevallen kan leiden tot verminderde groeikracht en zelfs tot letaliteit. STEBBINS (1950) en DOBZHANSKY (1951) duiden deze gevallen aan met de term 'hybrid weakness or inviability'.

'Hybrid weakness' is gevonden bij mens, dier en plant. In het plantenrijk komen velerlei vormen van het verschijnsel voor, waarvan de erfelijke grondslagen zeer uiteenlopen. Een van die vormen van 'hybrid weakness or inviability' is bastaard-necrose, die in de meeste gevallen een voortijdige dood van de planten tot gevolg heeft. Vooral bij *Triticum* is de bastaard-necrose uitvoerig onderzocht. Deze dissertatie tracht een bijdrage te leveren tot de oplossing van de problemen met betrekking tot de overerving en in het bijzonder van de problemen, die het verschijnsel voor de tarweveredeling meebrengt.

In Nederland is de bastaard-necrose bij tarwe, ook wel verdorring genoemd, pas de laatste 10 jaren actueel geworden. De Nederlandse tarwekwekers kenden het verschijnsel vóór 1950 in het algemeen niet, ofschoon reeds gedurende vele decennia het belangrijkste uitgangsmateriaal voor de tarweveredeling werd verkregen door het maken van kruisingen.

De oorzaak van het achterwege blijven der necrose was, dat het stel complementaire genen (N_{e_1} , N_{e_2}), waarop het verschijnsel berust, in het gebruikte materiaal niet compleet was. Terwijl het gen N_{e_2} vrij veel voorkwam, werd het gen N_{e_1} pas in 1949 geïntroduceerd met het zomertarweras Koga, dat in dat jaar in de 'Beschrijvende Rassenlijst voor Landbouwgewassen' werd opgenomen. In de jaren daarna nam het aantal rassen met het gen N_{e_1} voortdurend toe: Minister in 1951, Panter en Carpo in 1956, Felix in 1958 en Opal in 1960. Tegelijk hiermee nam ook het aantal Nederlandse kwekers toe, dat met deze verdorringsverschijnselen te maken kreeg, omdat nieuwe veelbelovende rassen gaarne als geniteur plegen te worden gebruikt. Daar verder de kruisingsprogramma's op vele kweekbedrijven wel eens vrij eenzijdig zijn opgebouwd, ging in sommige gevallen een groot gedeelte der nieuwe F_1 's aan de verdorringsverschijnselen ten onder.

Een onderzoek naar de genetische grondslagen der necrose, naar de verspreiding der necrose-genen in het wereldrassensortiment, maar ook naar de mogelijkheden tot beïnvloeding van necrotische F_1 's door uitwendige omstandigheden, zou dus voor de tarweveredeling belangrijke gegevens kunnen opleveren. Deze drie aspecten zijn

dan ook uitvoerig onderzocht en vormen de hoofdschotel van dit proefschrift.

In hoofdstuk I wordt de plaats bepaald, die de bastaard-necrose (in het vervolg ook 'complementaire necrose' genoemd, vanwege de genetische basis van 2 complementaire factoren) inneemt in de reeks van genetische mechanismen, die een letaal of semi-letaal effect teweeg kunnen brengen. Hoofdstuk II en III behandelen respectievelijk de symptomatick van en de literatuur over bastaard-necrose bij tarwe. Een overzicht van het onderzochte materiaal en een bespreking van de toegepaste werkwijzen geeft hoofdstuk IV. Tevens is in dit hoofdstuk een paragraaf opgenomen over de symbolisering van de genen voor necrose. Hoofdstuk V geeft, in het licht van de verkregen gegevens, een uitvoerige behandeling van de overerving van bastaard-necrose in tarwe. De invloed van uitwendige omstandigheden op de verdorringsverschijnselen komt in hoofdstuk VI aan de orde. In hoofdstuk VII volgt dan een uiteenzetting over de belangrijkste bronnen der necrose-genen bij tarwe, terwijl ook de wegen worden aangegeven, waarlangs deze genen in de 'carrier'-rassen* van thans zijn terecht gekomen. Bastaard-necrose als probleem voor de tarwekweker is het onderwerp van hoofdstuk VIII. Tenslotte volgt in hoofdstuk IX een discussie over de belangrijkste vraagpunten, die thans in onderzoek zijn of nog om nader onderzoek vragen.

* Met 'carrier'-rassen zijn in dit proefschrift bedoeld: rassen, die één van de complementaire genen voor necrose in dominante vorm bezitten.

I DE GENETISCHE OORZAKEN VAN NIET-LEVENSvatBARE EN VAN ZWakKE BASTAARDEN

Abnormaliteiten, die het gevolg zijn van de combinatie-door-kruising van bepaalde geslachten, soorten of rassen, kunnen optreden:

1. in elk ontwikkelingsstadium tijdens de diplophase d.w.z. tussen het ontstaan van het bastaard-embryo en het stadium van volwassen plant ('Hybrid inviability or weakness' STEBBINS, 1950, 1958; DOBZHANSKY, 1951);
2. tijdens de haplophase der bastaarden, hetgeen resulteert in gedeeltelijke of gehele steriliteit der F_1 -individuen ('hybrid sterility' STEBBINS, 1950, 1958; DOBZHANSKY, 1951);
3. in de F_2 en in de terugkruisingsgeneratie, waarbij de F_1 normaal is en volkomen fertiel ('hybrid breakdown' STEBBINS, 1950, 1958 en DOBZHANSKY, 1951).

De laatste twee gevallen van abnormale bastaarden zullen niet nader worden behandeld, terwijl ook de op 'hybrid weakness' gelijkende modificaties als gevolg van klimatologische, edaphische of pathologische factoren buiten beschouwing worden gelaten.

De bovengenoemde, genetisch bepaalde abnormaliteiten in de diplophase van de F_1 -bastaarden (punt 1) mag men toeschrijven aan 'disharmonie' van de idiotypen der ouders. Hierbij kan het voorkomen, dat het bastaard-embryo zich in het moederlijk weefsel, waarop het voor zijn ontwikkeling in het begin grotendeels is aangewezen, niet of niet normaal kan ontwikkelen (BRINK en COOPER, 1947), ofwel dat het genotype niet harmonieert met het plasmotype (MICHAELIS, 1954; CASPARI, 1948), ofwel dat er een disharmonie bestaat tussen de genotypen van de beide ouders. Alleen dit laatste geval is in verband met het te behandelen onderwerp van belang.

Disharmonie tussen de ouderlijke genotypen kan berusten op het niet bij elkaar passen van de genomen (verschillende chromosoom-aantallen en/of te weinig homologie der chromosomen), ofwel op een disharmonie tussen chromosomen als gevolg van structurele verschillen (deficienties, duplicaties, translocaties, inversies). Echter ook de werking of disharmonie van specifieke genen kan er de oorzaak van zijn, dat bastaarden zwak of niet-levensvatbaar zijn.

In de eerste plaats is er de schijnbaar monofactorieel overervende letaliteit in sommige soortsbastaarden, welke o.a. gevonden is bij *Crepis* (HOLLINGSHEAD, 1930), *Hutchinsia* (MELCHERS, 1939), *Nicotiana* (BRIEGER, 1929), *Epilobium* (LEHMANN, 1939). In deze en dergelijke gevallen tonen de gegevens alleen aan, dat twee vormen of rassen van een species onderling verschillen in één factor voor de levensvatbaarheid van hun bastaarden met een tweede species. Uit het vinden van zo'n monofactorieel verschil volgt geenszins, dat de letaliteit slechts op één gen berust. Het is integendeel waarschijnlijk dat in de tweede species één of meer genen aanwezig zijn, die complementair zijn ten opzichte van het gen in de eerste species. Dit laatste is in de genoemde voorbeelden echter niet aangetoond.

Vervolgens zijn er de voorbeelden van een abnormale ontwikkeling van ras-bastaarden van katoen, welke is toegeschreven aan een complementaire werking van allelen of pseudo-allelen.

- a. Het verschijnsel 'corky' (STEPHENS, 1946, 1950) bestaat in abnormaal sterke kurkvorming in de bastaard. De homozygote genotypen ck^xck^x , ck^yck^y en ook de heterozygoten $Ckck^x$ en $Ckck^y$ zijn normaal. Alleen de combinatie ck^xck^y geeft het 'corky' fenotype. Stephens postuleert hier dat ck^x en ck^y pseudo-allelen zijn.
- b. Het verschijnsel 'crumpled' (HUTCHINSON, 1932 en BHOLA NATH et al., 1943) bestaat in een onregelmatige ontwikkeling van vegetatieve knoppen en jonge bladeren. De genoemde onderzoekers schrijven het toe aan de werking van 2 complementaire hoofdgenen. STEPHENS (1950) toonde echter aan, dat de gevonden splitsingsverhoudingen en andere gegevens even goed of nog beter konden worden verklaard met complementaire allelie.
- c. Een ander verschijnsel bij katoen, nl. 'crinkled' (HARLAND, 1935; HUTCHINSON, 1946) bestaat in het ontbreken van groeicoördinatie van bladnerven en bladschijf. Een multiple allele reeks vormt de genetische basis. Een groep allelen van deze reeks bewerkt een achter blijven van de groei der bladnerven ten opzichte van de groei van het bladmoes, een andere groep allelen van dezelfde reeks veroorzaakt het achter blijven van de groei van het bladmoes ten opzichte van de groei der bladnerven. Combinatie van twee allelen, elk afkomstig uit een andere groep, geeft een normaler fenotype dan dat van de homozygote ouders, doordat de ene abnormaliteit de andere min of meer compenseert (HUTCHINSON, 1946). Hier is dus een gunstige complementaire allelenwerking aanwezig.

Van de complementaire allelie is het een kleine sprong naar de gevallen van bastaardabnormaliteit, die berusten op meer dan één gen. In sommige van deze gevallen zijn het aantal en de loci van deze genen moeilijk of niet vast te stellen. Soms echter berust de abnormaliteit op zeer specifieke genen, waarvan aantal en loci wel te bepalen zijn.

Wanneer we ons beperken tot de dominante genen, kunnen de volgende gevallen worden onderscheiden. De voorbeelden onder punt 1 tot en met 4 zijn ontleend aan citaten in HADORN (1955).

1. Elk der genen heeft een eigen abnormaal fenotype. Verenigd in de F_1 werken ze complementair in dien zin, dat een nieuw abnormaal fenotype ontstaat.
Voorbeeld: Bij *Drosophila melanogaster* geeft heterozygoot *Delta* ($D1$) een enigszins abnormale vleugeladering; heterozygoot *Minute* (M) geeft een langzamere ontwikkeling en kleinere borstelharen. Individuen met beide genen heterozygoot ($D1/+$, $M/+$) zijn letaal.
2. Enige genen geven elk hetzelfde abnormale fenotype. Combinatie der genen geeft hetzelfde fenotype, maar in sterkere mate (cumulatieve werking).
Voorbeeld: Bij muis geeft heterozygoot *Sd* (= *Darforth's short tail*) o.a. een verkorting van de staart; heterozygoot *T* (= *Brachyurie*) heeft ook dit fenotypische effect. De individuen met beide genen heterozygoot ($Sd/+$, $T/+$) vertonen een volledige reductie van de staart.
3. Soms vertonen genen met ieder een verschillend abnormaal fenotype noch een

complementaire noch een cumulatieve werking in de bastaard. De bastaard manifesteert zonder meer alle abnormaliteiten van beide ouders, die berusten op dominante genen.

Voorbeeld: de genen *A'* (gele kleur), *T* (korte staart), *W* (witbontheid) en *N* (naakt) bij de muis geven elk in heterozygote toestand een eigen abnormaal, maar vitaal fenotype; homozygoot werkt elk der genen letaal. Na combinatie van al deze genen heterozygoot in één individu, bleek, dat elk gen onafhankelijk van de andere genen, zijn specifieke abnormaliteit manifesteerde, terwijl het individu vitaal bleef.

4. Enige genen produceren ieder hetzelfde abnormale fenotype; combinatie in één individu geeft geen versterking van de abnormaliteit (geen complementaire noch cumulatieve werking). Vergelijk punt 2.

Voorbeeld: de *Minute*-mutanten bij *Drosophila melanogaster*.

5. Enige genen hebben afzonderlijk geen waarneembaar effect. Gecombineerd in de bastaard ontstaat een abnormaal fenotype. Dit is het geval van zuiver complementaire genenwerking.

Voorbeelden:

- a. Complementaire letaliteit bij rijst (OKA, 1956): van het 5e blad af treedt chlorophyl-gebrek en groeivertraging op, waarna de planten sterven.
- b. Complementaire vrouwelijke steriliteit bij *Sorghum* (CASADY et al., 1960).
- c. Complementaire 'red lethals' bij katoen (GERSTEL, 1954): bladeren roodachtig, planten kwijnend, tenslotte afvallende bladeren en bloemen, waarna ook de naakte stengels verdrogen.
- d. Complementaire letaliteit bij gerst (WIEBE, 1934): kort na de kieming van de korrels sterven de planten.
- e. Complementaire semi-letaliteit bij tomaat (SAWANT, 1956): 2 à 3 maanden na de zaai worden de zijstengels bleek en slap van de top naar de basis; dan verdrogen de bladeren en sterft de hele stengel af. De planten leveren nog wel zaad.
- f. Complementaire letaliteit bij *Vigna sinensis* (SAUNDERS, 1952): na een normale jeugdgroei treedt groeivertraging op, al of niet gepaard met verdorringsverschijnselen. Daarna sterven de planten vrij spoedig af.
- g. Complementaire groeiremming bij *Godetia whitneyi* (HIORTH, 1948): abnormale en vertraagde ontwikkeling van de F_1 -planten.
- h. Complementaire letaliteit en semi-letaliteit bij tarwe. Hiervan bestaan enige geheel verschillende vormen, die elk afzonderlijk doch ook in combinatie kunnen voorkomen (HERMSEN, nog niet gepubliceerd).

Het zijn:

1. Dwerggroei: reductie (in uiteenlopende mate) van de lengtegroei, sterke uitstoeling, vaak donkergroene kleur (overzichten: McMILLAN, 1937 en MORRISON, 1957).
2. Chlorose: opkomst en jeugdgroei normaal, waarna chlorotische en gele verkleuring der bladeren, gepaard gaande met een typische roodkleuring; depressie zeer uiteenlopend (SACHS, 1953; HERMSEN, 1959 en 1960). Dit type abnormaliteit is tot nu toe alleen gevonden in kruisingen met *Triticum macha* var. *subletshchumicum*. Zie ook IX, 1.

3. Necrose: Zie beschrijving in II.

Elk van deze drie verschijnselen is door schrijver dezes uitvoerig onderzocht. De inhoud van dit proefschrift is echter beperkt tot de necrose, zoals uit de inleiding reeds blijkt.

II SYMPTOMATIEK VAN BASTAARD-NECROSE BIJ TARWE

1. KWALITATIEVE BESCHRIJVING VAN DE SYMPTOMEN

Opkomst en jeugdgroei van F_1 -planten met het genotype voor necrose zijn geheel normaal. De eerste symptomen kunnen, afhankelijk van de aard der kruising, in elk groeistadium van de plant van het 1-2 bladstadium af optreden en wel op de bladschijven en later op de bladscheden. Stengels en aren zijn meestal nog groen, als bladschijven en -scheden reeds dood zijn.

Deze eerste duidelijk waarneembare symptomen bestaan uit matgroene of lichtgroene vlekjes (*mottling*, WELLS, 1960), die geleidelijk toenemen in grootte en aantal, totdat ze samenvloeien en grotere plekken of zones vormen. De kleurveranderingen, die intussen optreden, zijn in sommige F_1 's groen \rightarrow matgroen \rightarrow bruin (verdord). Vele van deze F_1 's zijn letaal (produceren geen zaad). In andere F_1 's verandert de kleur van groen \rightarrow lichtgroen \rightarrow geel \rightarrow bruinachtig geel \rightarrow bruin. In deze F_1 's is tot nu toe nog geen letaliteit gevonden. De gele overgangszone is in bepaalde kruisingen zo overheersend dat hun fenotype wel is aangeduid als *yellowing* (LUPTRON, 1961). Tussen de F_1 's met overwegend gele symptomen en F_1 's zonder gele tussenkleur komen allerlei overgangen voor.

Genoemde kleurveranderingen weerspiegelen de degeneratie van het chlorophyll-apparaat in de mesophyl-cellen en het geleidelijk afsterven van het bladweefsel (II, 2).

In de meeste kruisingen breiden de symptomen zich uit van de top naar de basis van het blad en van het oudste naar de jongere bladeren: de symptomen volgen de groei van de plant. CALDWELL en COMPTON (1938, 1943) spreken daarom van *progressive necrosis*. Deze progressie is het duidelijkst, wanneer de symptomen reeds verschijnen als de planten nog klein zijn. In F_1 's, die geheel normaal blijven tot het in-aar-schieten of nog langer, treden de symptomen vaak op alle bladeren tegelijk en ook meer verdeeld over de hele bladschijf op. In sommige van deze bastaarden is het jongste blad zelfs het eerst necrotisch. McMILLAN (1936) spreekt in dit geval van *firing*. De abnormale necrose en de normale afrijpingsverschijnselen zijn dan vaak moeilijk te onderscheiden.

Uitwendige omstandigheden zijn bij dit alles eveneens van betekenis: zo wordt de intensiteit van de geelkleuring, de breedte van de gele zone, maar ook het al of niet optreden van 'firing' mede door het milieu bepaald (VI, 1).

2. ENIGE CYTOLOGISCHE WAARNEMINGEN

Om een indruk te krijgen van de veranderingen in de cellen van het blad ten gevolge van de bastaard-necrose werden enige dwarscoupes van normale en zieke weefsels onder het microscoop bekeken en gefotografeerd.

Voor het onderzochte materiaal en de gevolgde methode zij hier verwezen naar hoofdstuk IV.

De foto's 1 tot en met 4 zijn beelden van een blad van Koga x Canad. 3842, waarop geen gele kleur voorkwam, maar alleen de kleuren normaal groen, matgroen en bruin. De glanzend groene basis van het blad bevatte normale mesophyl-cellen, gevuld met wandstandige, grote, groene chloroplasten, die door de ligging tegen elkaar vaak wat hoekig van vorm waren (foto 1). De eerste abnormaliteit is, dat de celinhoud zich losmaakt van de celwanden, terwijl de chloroplasten wat kleiner worden (foto 2, langgerekte cel). Spoedig volgt dan een samenklontering van de celinhoud tot een groenachtige massa, waarin de omtrekken der chloroplasten nog vaag zichtbaar zijn (foto 3): dit is het beeld van de cellen in het matgroene weefsel. De celwanden zijn dan nog intact. Het verdwijnen van de glans van het blad is waarschijnlijk het gevolg van het verlies van de turgor der mesophyl-cellen. In de eindphase (bruin, necrotisch weefsel) bestaat de celinhoud uit hoekige klompjes, waarin van chloroplasten bijna niets meer te bespeuren is. De celwanden zijn nu ook dood en scheuren heel gemakkelijk stuk, ook bij uiterst voorzichtig snijden (foto 4):

De foto's 5 tot en met 9 zijn beelden van een blad van Koga x Zanda, dat typische symptomen van *vergeling* vertoonde. De bladbasis was in hoofdzaak lichtgroen met hier en daar wat donkergroen. De meeste mesophyl-cellen van de bladbasis bevatten lichtgroene chloroplasten, die kleiner waren dan normaal. Foto 5 vertoont rechts 2 cellen met normale chloroplasten (pijl-tjes), foto 6 (zelfde beeld, maar andere instelling) vertoont links een groep cellen met kleine chloroplasten. Foto 7 geeft 3 cellen uit hetzelfde weefsel, waarvan de grootte van de chloroplasten ook gereduceerd is (vgl. de normale cellen van foto 1).

In de gele tot geelgroene zone van het blad overheeft het beeld van cellen met zeer kleine, zeer lichtgroene chloroplasten (foto 8). Van cel tot cel treedt een variatie op in de grootte der chloroplasten; binnen éénzelfde cel zijn ze echter vrij uniform.

In het geelbruine weefsel komen ook nog cellen voor met kleine verspreid liggende chloroplasten, maar de cellen met groenachtig-oranjebruine klompjes overheersen het beeld. De omtrekken der kleine chloroplasten zijn nog vaag waarneembaar (foto 9, midden beneden); vergelijk de groenere + grotere klompjes op foto 4.

In het bruine, necrotische weefsel overheersen eveneens de cellen met oranjebruine klompjes. Merkwaardig is echter, dat in niet aangesneden cellen vrij frequent kogelronde, scherp begrensde bolletjes voorkomen, die in een soort Brownse beweging zijn, soms als een druiventrosje aan elkaar geklit, soms ook in een groepje los van elkaar (foto 9, cel geheel rechts in het midden). De grootte van deze bolletjes is vaak in een cel vrij uniform, maar cellen met grote en kleinere bij elkaar komen ook voor, zoals in foto 9 (2e cel van rechts, midden) zichtbaar is (onscherp).

Het kenmerkende verschil tussen necrose via matgroene verkleuring en necrose via gele verkleuring is wel, dat in het eerste geval de samenklontering van de celinhoud reeds begint, als de grootte der chloroplasten nog weinig gereduceerd is, terwijl in het tweede geval de chloroplasten eerst zeer klein worden en dan pas kleine klompjes of trosjes vormen.

Tot slot nog enige opmerkingen.

1. In vergeelde bladeren van rassen (dus zonder het genotype voor necrose) werden

beelden gevonden, die in grote lijnen overeenkwamen met wat hierboven voor 'yellowing' is beschreven.

2. Aangezien de symptomen op de bladeren als vlekjes beginnen, kan men in één dwarscoupe van een blad vaak alle stadia van degeneratie der chloroplasten waarnemen.
3. Met het kleiner worden van de chloroplasten gaat een verbleken van de groene kleur gepaard.
4. Waarschijnlijk onder invloed van veranderde weersomstandigheden komt soms op één blad zowel matgroen als geel weefsel voor. De cytologische beelden komen dan overeen met de hierboven beschrevene.

3. KWANTITATIEVE BESCHOUWING VAN DE SYMPTOMEN

Zoals in paragraaf 1 reeds is meegedeeld, kan het ontwikkelingsstadium der F_1 -planten, waarin de eerste symptomen zichtbaar worden (door HADORN, 1955, *phenokritische Phase* genoemd), sterk variëren. Er zijn F_1 's, die al in het 1-2 bladstadium beginnen te verdorren. Daartegenover staan de F_1 's, die, ondanks hun genotype voor necrose, gedurende hun hele ontwikkeling fenotypisch normaal blijven. Tussen deze beide uitersten komen alle overgangen voor. Deze grote variatie wordt vrijwel geheel bepaald door de aard der kruising, d.w.z. door het genotype der ouders (hoofdstuk V).

Min of meer parallel met de 'phenokritische Phase' loopt de z.g. *effektiv-letale Phase* (HADORN, 1955) d.i. het groeistadium, waarin de dood der planten intreedt: zie foto 10. F_1 's, die reeds in het 1-2 bladstadium beginnen te verdorren, sterven in het algemeen in het 3-5 bladstadium af, zonder vorming van zijspuiten. Deze zeer sterke verdoringsgraad wordt in dit proefschrift met het cijfer 8 aangeduid. F_1 's, waarin de eerste symptomen in het 2-4 bladstadium verschijnen, vormen meestal nog enige zijspuiten. Sommige van deze F_1 's blijven in het uitstoelingsstadium steken (verdoringsgraad 7), andere brengen het nog tot de vorming van enige loze aartjes (verdoringsgraad 6). De F_1 's, waarin de eerste symptomen bij het begin van de uitstoeling verschijnen, zijn in het algemeen in staat om althans aan de hoofdstengels een volledig bladapparaat te vormen. Ook worden noodrijpe korrels geproduceerd, waarbij de planten mede profiteren van de omstandigheid, dat stengels en aren veel langer groen blijven dan de bladeren.

Naarmate de eerste symptomen later verschijnen, is het assimilerend oppervlak der planten gedurende hun ontwikkeling groter en tevens blijft er tot in een later ontwikkelingsstadium bladgroen aanwezig. Hierdoor ontstaan meer stengels met aren, meer aren met korrels en meer korrels per aar, terwijl het 1000-korrelgewicht toeneemt (verdoringsgraad 5, 4, 3 en 2). Dit wordt gedemonstreerd door figuur 1, waarin van 15 verdorde Koga- F_1 's de gemiddelden van de 'phenokritische Phase' (in dagen na opkomst) en het 1000-korrelgewicht (in g) zijn weergegeven. De F_1 's (elk bestaande uit 4 planten) werden in 1961 opgekweekt in potten. De correlatie tussen beide genoemde eigenschappen was in dit experiment zeer significant.

FIG. 1. Gemiddeld 1000-korrelgewicht (x—x) en 'phenokritische Phase' (•---•) van 15 F_1 's van kruisingen tussen Koga (Ne_1) en de Ne_2 -carriers op de abscis.

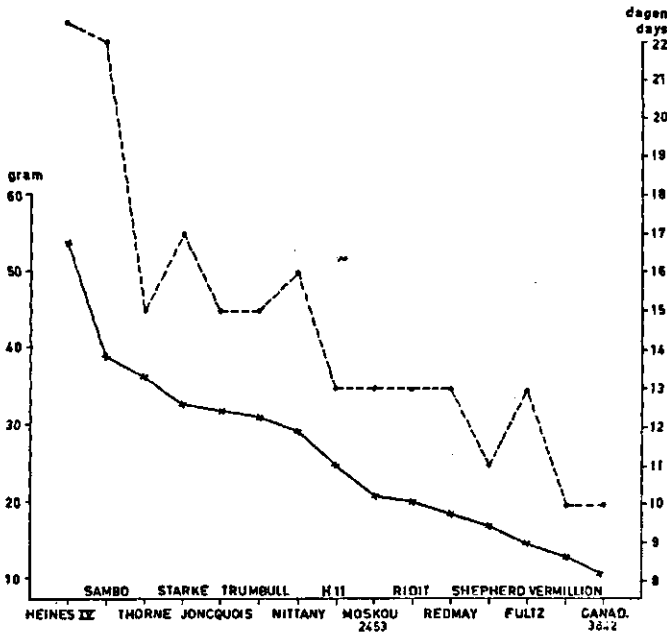


FIG. 1. Average 1000 grain weight (gram) and 'phenokritische Phase' (number of days after emergence, when the first symptoms appear) of 15 necrotic F_1 's of crosses between Koga (Ne_1) and the Ne_2 -carriers on the absciss. All F_1 's (each 4 plants) were raised in pots in 1961.

x—x = 1000 grain weights; •---• = days after emergence.

De zwakste graad van necrose, die kon worden waargenomen, doordat de F_1 's tussen beide ouders in waren uitgeplant, bestaat slechts uit gele en verdorde bladpunten, die ongeveer ten tijde van het in-aar-schieten voor het eerst zichtbaar worden. De F_1 's met deze zwakke symptomen ondervinden geen meetbaar nadelige invloed van de necrose (verdorringsgraad 1).

Toch zijn deze zwak-necrotische F_1 's niet de laatste in de reeks F_1 's met het genotype voor necrose. De rij wordt nl. gesloten door een groep F_1 's, die, hoewel zij het genotype voor necrose bezitten, geen symptomen vertonen (verdorringsgraad 0).

Tabel 1 geeft een samenvattend overzicht van de criteria voor de verschillende verdorringsgraden.

Omtrent de cijfers in kolom 1 van tabel 1 moet worden opgemerkt, dat elk cijfer een traject van verdorringsgraden omvat. Zo sluit graad 8 wel alle F_1 's in, die zonder zijspruit afsterven, maar in deze groep F_1 's bestaat nog een duidelijke variatie wat betreft de tijd van afsterven. Zo treedt binnen graad 7 een variatie op in het aantal zijspruiten, binnen graad 6 in het aantal aartjes, binnen de graden 5, 4 en 3 een vrij-

TABEL 1. Overzicht van de criteria (*) voor de verdorringsgraden 0 tot en met 8. Laatste kolom: percentage van het oppervlak van de jongste twee bladeren, dat in stadium 10.5 (schaal van FERKES) symptomen vertoont. Voor de termen 'phenokritische Phase' en 'effektiv-letale Phase' zie tekst.

Verdorrings- graad <i>Necrosis grade</i>	'Phenokritische Phase'	'Effektiv-letale Phase'	1000-korrel- gewicht <i>1000 grain weight</i>	Zie opschrift der tabel <i>See caption of tabel</i>
0	geen symptomen <i>no symptoms</i>	normale afrijping <i>normal ripening</i>	normaal <i>normal</i>	0*
1	volwassen plant <i>full growth</i>	normale afrijping <i>normal ripening</i>	normaal <i>normal</i>	0-25*
2	in-aar-schieten <i>heading</i>	vrijwel normale afrijping <i>almost normal ripening</i>	vrijwel normaal <i>almost normal</i>	25-75*
3	schieten <i>shooting</i>	volwassen plant, wat noodrijp <i>full growth, somewhat premature</i>	> 30*	75-100
4	uitstoeling <i>tillering</i>	volwassen plant, noodrijp <i>full growth, premature</i>	15-30*	ca. 100
5	begin uitstoeling <i>begin tillering</i>	gereduceerd aantal aren, latere aren loos, kleine korrels <i>reduced numbers of ears, later ears empty, small kernels</i>	< 15*	100
6	2-3 bladeren <i>2-3 leaves</i>	weinig aren, alle loos* <i>few ears, all empty*</i>	—	100
7	2 bladeren <i>2 leaves</i>	geen aren, enige zijspuiten* <i>no ears, some tillers*</i>	—	100
8	1-2 bladeren <i>1-2 leaves</i>	één spruit, 3-6 bladeren* <i>one sprout, 3-6 leaves*</i>	—	100

TABEL 1. Survey of the criteria (*) for the necrosis grades 0 to 8 inclusive. Last column: symptom-bearing part (in %) of the youngest two leaves at the end of the heading stage.

wel continue variatie in 1000-korrelgewicht, terwijl binnen graad 2 en 1 het percentage necrotisch bladoppervlak varieert. Ook graad 0 bevat een traject en wel van verschillende potentiële verdorringsgraden, welke o.a. tot uiting kunnen komen in de F₂-generatie (V, B.2 en V, B.3.1).

Uit het voorgaande volgt, dat het aantal cijfers voor verdorringsgraad ad libitum zou kunnen worden uitgebreid. Hier komt nog bij, dat er van jaar tot jaar schommelingen in de verdorringsgraad optreden (VI, 2), die het algemene beeld wel niet verstoren, maar die toch een verschuiving van bepaalde kruisingen naar de naast hogere of naast lagere gradering kunnen bewerken.

III BESPREKING VAN DE LITERATUUR OVER BASTAARD-NECROSE

Ter wille van de overzichtelijkheid, zijn de onderzoeken over complementaire necrose geordend naar de in de F_1 -generatie voorkomende verdorringsgraden en wel aldus:

1. Onderzoeken van sterke necrose (verdorringsgraad F_1 's 6-8).
2. Onderzoeken van matige necrose (verdorringsgraad F_1 's 3-6).
3. Onderzoeken van zwakke necrose (verdorringsgraad F_1 's 0-3).

De hierbij betrokken kruisingen worden in het vervolg aangeduid als resp. sterk-, matig- en zwak-necrotische kruisingen.

Deze indeling is ook in de volgende hoofdstukken toegepast, omdat de 3 categorieën hun eigen karakteristieke problemen bieden, zowel ten aanzien van de genetische analyse (V) alsook voor de tarwe-veredeling (VIII).

1. ONDERZOEKINGEN VAN STERKE NECROSE

De Amerikaanse onderzoekers CALDWELL en COMPTON (1938, 1943), HEYNE, WIEBE en PAINTER (1943), HEBERT en MIDDLETON (1955, 1958), HEYNE (1958) en de Australische onderzoeker PUGSLEY (1958) hebben een reeks gevallen onderzocht van wat zij noemen 'progressive lethal necrosis of seedlings'. Aangetoond werd, dat het verschijnsel beruiste op 2 dominante complementaire factoren, Le en Le_2 (CALDWELL en COMPTON, 1943 en HEYNE, WIEBE en PAINTER, 1943).

De onderzochte rassen zijn met de door de auteurs gegeven genotypen vermeld in tabel 2.

Alle F_1 's met het genotype $LeLe_2le_2$ zijn letaal (verdorringsgraden 7 en 8). Deze 'constancy of lethality' (CALDWELL en COMPTON, 1943) wordt voornamelijk veroorzaakt door de omstandigheid, dat het gen Le een sterke expressiviteit bezit, doch is mede het gevolg van te weinig variatie in de groep Le_2 -rassen, zoals in het volgende nog zal blijken.

Ook in Europa is het sterk-necrotische fenotype door verscheidene onderzoekers en kwekers gevonden (DANTUMA, 1960; LUPTON, 1960; FEEKES, 1959, 1961; MARTIN, 1961; REEKERS, 1960; ZEEMAN, 1960 en HERMSEN, 1959 en 1960). De oorzaak hiervan was vooral het frequent gebruik van het wintertarweras Felix en zusterselecties van dit ras (GB 102 en GB 103) als geniteurs bij het veredelingswerk. Tabel 3 geeft een indeling volgens genotype van de onderzochte rassen en selecties.

Sterke necrose werd ook gevonden door DEKAPRELEVICH (1930) in kruisingen tussen 4 lijnen van *Triticum vulgare velutinum* enerzijds en *T. durum hordeiforme*, *T. durum*

TABEL 2. Indeling in genotype-klassen van de rassen en lijnen, die door de hierboven genoemde auteurs zijn onderzocht.

<i>LeLe₁le₂</i>	<i>leleLe₂Le₃</i>		<i>lelele₁le₂</i>
Big Club	American Banner	Honor	Chancellor
Marquillo	Atlas 66	Michigan Amber	Cheyenne
Ponca	Blackhull	Minhardi	CI 11682
Quanah	Chiefkan	Nittany	F.H. 27
<i>T. durum</i> PI 94587	Clarkan	Poole	Gladden
	Converse	Purdue nr. 1	HH 55
	Dawson	Red Chief	Kawvale
	F.H. 16	Rudy	Leap CI 6958
	Fulcaster	Shepherd	Michigan Wonder
	Fulhard	Thorne	Minturki
	Fultz	Trumbull	Oro
	Harvest Queen	Wabash	Poso
			Purkof
			Tenmarq

TABEL 2. Genotypic classification of the varieties and lines examined by the above mentioned authors.

TABEL 3. Overzicht van de rassen en selecties, die betrokken waren bij de letale F_1 's van de in de tekst genoemde Europese onderzoekers. De aanduiding der genotypen is ontleend aan HERMSEN (1960).

<i>A₂A₃bb</i>	<i>aaBB</i>		
Big Club	Admonter Früh	Hector	Noé
Felix	Atlas 66	Heines VII	Nord Desprez
GB 102	Balajacerkov	Heines 476	Plantahof
GB 103	Cappelle	Hesbignon	Renfort
Lichti 125	Carstens VIII	Holdfast	Riebesel 47/51
Marquillo	Eroica	Joncquois	Sambo
Ponca	Flamingo	Koga II	Shepherd
Quanah	H 11	Marchal	Skandia II
	H 30	Mendel	Stal
	H 57	Merlin	Starke
	H 100	Michigan Amber	Stella
	H 101	Minhardi	Thorne
	H 102		Vilmorin 27

TABEL 3. Survey of the varieties and selections used in the lethal F_1 's produced by European research workers. The indication of the genotypes is from HERMSEN (1960).

coeruleascens, *T. polonicum villosum*, *T. monococcum* en enkele lijnen van *T. vulgare erythro-spermum* anderzijds. Een genetische analyse werd hier niet uitgevoerd.

Tenslotte is door BOYD (1961) sterke necrose gevonden in bastaarden van rassen van *T. durum* onderling, namelijk van Iumillo met de rassen Mindum, Carleton en Giza. Aangezien de *Le*-carrier Marquillo (zie tabel 2) stamt uit de kruising Marquis

(non-carrier) x Iumillo, mag worden aangenomen dat Iumillo het gen *Le* bezit en de Mindum-groep het gen *Le₂*. Deze genen liggen in de genomen A en B van *Triticum* (zie V, B.1).

2. ONDERZOEKINGEN VAN MATIGE NECROSE

Matige necrose (graden 3-6 in de F_1) is voornamelijk gevonden en onderzocht door Europese onderzoekers en kwekers (DEKAPRELEVICH, 1930; KOSTYUCHENKO, 1936; DANTUMA, 1954-1960; HERMSEN, 1957, 1959, 1960; WHITEHOUSE, 1959; SCHMALZ, 1959; FEEKES, 1959-1961; SCHULZE, 1960; OEHLER, 1960; POCHARD, 1960; MARTIN, 1961).

De oudste, aan de schrijver bekende publikatie over complementaire necrose (DEKAPRELEVICH, 1930) vermeldt 44 kruisingen tussen 4 lijnen van *Triticum vulgare* var. *velutinum* enerzijds en in totaal 22 rassen van *Triticum vulgare*, *spelta*, *compactum*, *durum*, *polonicum*, *turgidum*, *timopheevi* en *monococcum* anderzijds. Veertien F_1 's waren sterk-necrotisch (vorige paragraaf), 14 F_1 's met *vulgare*-rassen en met *Triticum compactum* var. *erinaceum* waren matig-necrotisch en 16 F_1 's normaal. De matig-necrotische F_1 's vertoonden aanzienlijke verschillen in graad van necrose, hetgeen ook tot uiting kwam in de F_2 's, waarin het percentage letale planten varieerde van 1 tot 40 à 50 %. Splitsingsverhoudingen werden niet vermeld, omdat deze volgens de auteur wegens te kleine F_2 -populaties geen bepaalde conclusies zouden toelaten. Wel komt DEKAPRELEVICH tot de slotsom, dat de letaliteit of semi-letaliteit ontstaat door de vereniging van twee willekeurige genen, die ieder voor zich geen nadelig effect uitoefenen.

KOSTYUCHENKO (1936) vond onder de 16 door hem bestudeerde matig-necrotische F_1 's eveneens aanzienlijke verschillen in verdoringsgraad. In de drie onderzochte F_2 's werden alle gradaties gevonden van 'nahezu normal kornbildenden bis schon im Moment des Keimens absterbenden Pflanzen'. Dat sommige F_2 -individuen reeds op het moment van kiemen zouden sterven, leidt KOSTYUCHENKO af uit het duidelijk tekort aan verdorde F_2 -planten, dat hij vond (tabel 4). Deze conclusie is niet juist, omdat er geen direct verband bestaat tussen het opkomstpercentage en het genotype voor necrose: lagere opkomstpercentages treden pas bij zeer lage 1000-korrelgewichten op en hebben dan weinig of geen invloed op de splitsingsverhoudingen (SCHMALZ, 1959; HERMSEN, 1960). Wel is komen vast te staan, dat in dergelijke F_2 's de dubbelhomozygoten (*LLTT*) als jonge kiemplantjes afsterven. De stoffelijke resten van deze plantjes kunnen bij slechts eenmaal bepalen der splitsingsverhoudingen gemakkelijk over het hoofd worden gezien en zijn soms zelfs niet meer waar te nemen (weersomstandigheden, schoffelen). De gegeven splitsingsverhoudingen van KOSTYUCHENKO komen blijkens tabel 4 dan ook overeen met de verhouding 8 : 7 in plaats van 9 : 7.

KOSTYUCHENKO vond verder, dat de rassen Prelude, Yeoman II en Nowinka in elk der 3 mogelijke F_1 -combinaties verdorring gaven ('necrosis triangle', HERMSEN, 1959

TABEL 4. Splitsingsverhoudingen verdord: normaal in de F_2 van drie matig-necrotische F_1 's (KOSTYUCHENKO, 1936).

Kruisingen <i>Crosses</i>	Splitsingsverhoudingen verdord: normaal <i>Segregation ratios necrotic: normal</i>		
	Gevonden <i>Observed</i>	Verwacht op basis van <i>Expected on the basis of</i>	
		8:7	9:7
Djurabl x Nowinka	212:195	217:190	229:178
DS 2152 Schweden x Nowinka	370:330	373:327	394:306
Yeoman II x Nowinka	588:507	584:511	616:479

TABLE 4. *Segregation ratios necrotic: normal in the F_2 of three moderately necrotic F_1 's (KOSTYUCHENKO, 1936).*

en 1960). Door HERMSEN kon dit niet worden bevestigd. Prelude x Nowinka bleek steeds geheel normaal te zijn, zowel in de F_1 als in de F_2 . Gezien de nauwe verwantschap tussen Prelude en Nowinka (VII, 1.2) zou men à priori ook een normale F_1 verwachten. Mogelijk heeft KOSTYUCHENKO met andere lijnen uit deze rassen gekruist.

De genoemde verdorringsdriehoek en de grote verschillen in verdorringsgraad der F_1 's wijzen volgens KOSTYUCHENKO op het bestaan van meer dan één vorm van elk der complementaire factoren L en T . Of auteur hier denkt aan multiple allelen of aan onafhankelijke loci blijkt niet uit zijn publikatie.

Tabel 5 geeft een overzicht van de rassen die betrokken zijn bij de necrotische F_1 's. De aanduiding der necrose-genen is gebaseerd op de gegevens en de verklaring hiervoor van KOSTYUCHENKO.

TABEL 5. Overzicht van de door KOSTYUCHENKO onderzochte rassen en selecties.

L_1 -carriers	Carrier van $L_2 + T_2$	L_2 -carrier	T_1 -carriers
Prelude Lijn q (uit Prelude x Tulun)	Nowinka	caesium 0111	Yeoman II Standart Grenadier II Balanganka Djurabl DS 2183 Deutschland DS 2152 Schweden

TABLE 5. *Survey of the varieties and selections studied by KOSTYUCHENKO. Designation of necrosis genes based on data and explanation given by KOSTYUCHENKO.*

De volgende LT -combinaties geven necrose: L_1T_1 , L_1T_2 , L_2T_1 en L_2T_2 . De F_1 's met de LT -combinaties L_2T_1 en L_2T_2 zijn normaal.

De eerste resultaten van eigen onderzoek omtrent complementaire necrose (HERMSEN, 1957) komen in grote lijnen overeen met die van KOSTYUCHENKO. In tabel 6

staan de onderzochte rassen met hun genotype vermeld. Het ras Minister bleek achteraf het genotype *AAbb* te bezitten met een vorm van het *A*-gen, dat een geringe expressiviteit bezit (HERMSEN, 1960).

TABEL 6. Overzicht (uit HERMSEN, 1957) van enige rassen, ingedeeld volgens hun genotype. Voor het ras Minister: zie tekst.

<i>AAbb</i>	<i>aaBB</i>	<i>aabb</i>
Koga	H 11	<i>T. spelta recens</i>
Eskischir 220-39	Heines VII	Sukkula
Mus	Heines 476	Carstens VI
	Mendel	Werla
	<i>T. spelta</i> lijn 10	(Minister)
	Plantahof	

TABEL 6. Survey (from HERMSEN, 1957) of the varieties tested. The variety Minister later appeared to carry a gene *A* with small expressivity.

De variatie in verdorringsgraad van verschillende F_1 's met een gemeenschappelijke ouder werd gedemonstreerd aan verscheidene quantitative eigenschappen van deze F_1 's (stengellengte, aarlengte, halmgetal, 1000-korrelgewicht). De verdorringsgraad van de verdorde F_2 -planten varieerde van 8 tot ongeveer 4. Voor de verschillen in verdorringsgraad tussen F_1 's en binnen elke F_2 werd een gemeenschappelijke oorzaak gepostuleerd: 'certain genes (modifiers) which differ in the varieties used and which segregate in the F_2 in different combinations influence the effect of the two complementary genes'. Deze verklaring is na onderzoek van meer generaties en van meer materiaal gebleken zeer onvolledig te zijn (HERMSEN, 1960).

In 1959 verscheen van SCHMALZ een vrij uitvoerige publikatie over zijn onderzoek aan 84 matig-necrotische F_1 's, aan 20 verschillende F_2 's en voorts aan F_3 's van de kruising Garnet x Svalöf 0987. Tabel 7 geeft een overzicht van de door SCHMALZ (1959) onderzochte rassen en selecties, ingedeeld naar hun genotype.

Op grond van de graad van verdorring van 22 verschillende F_1 's, gemeten door middel van het 1000-korrelgewicht, viel de groep der *aaBB*-rassen 1 tot en met 10 in 2 (of 3) subgroepen uiteen. SCHMALZ verklaart dit, door aan te nemen, dat in de 10 betrokken *aaBB*-rassen 2 of 3 verschillende allelen van het gen *B* voorkomen. Ook van het gen *A* zouden in de *AAbb*-rassen 1 tot met 4 twee niet sterk verschillende allelen voorkomen.

In de F_2 's vond SCHMALZ steeds de verhouding 9 necrotisch : 7 normaal, al was het aantal necrotische planten in het algemeen iets te laag. De schrijver merkt op, dat dit niet het gevolg is van sterfte in het embryo-stadium, aangezien de nakomelingen van de sterkst verdorde F_1 's de beste overeenstemming gaven met 9 : 7. In een aan het artikel toegevoegde opmerking deelt SCHMALZ mee, dat in 8 F_2 's, die later werden geanalyseerd, dit te kort aan verdorde planten niet was opgetreden. Wel vond SCHMALZ binnen elke F_2 steeds grote verschillen in verdorringsgraad.

TABEL 7. Overzicht van de door SCHMALZ (1959) onderzochte rassen en selecties, ingedeeld in 3 genotype-klassen.

<i>AAbb</i>	<i>aaBB</i>	<i>aabb</i>
Ras 12272	Saumur	Bastard II
Garnet	Koga II	Werla
Stamm 16010/52	Svalöf 0987	Carstens V
Selectie uit Criewener 104	Strubes roter Schlanstedter	Carstens VI
Koga	Hadmerslebener IV	Criewener 104
Attila	Salzmünder Standard	Qualitas
Markgraf	Mutant S1a uit Hadm. IV	Basalt
	Mutant S1b uit Hadm. IV	Tassilo
	Rimp. früher Bastard	Taca
	Selectie uit Rimp. früher Bastard	Zapf's Neuzucht
	Heines VII	Teutonen
	Carstens VIII	Caepa
	Hohenwettersb. begrannter Dickkopf	Lichtis Früh
	Hohenwettersb. Braun	Weender
	Stamm Dornburg 412	NOS Nordgau
	Alemannen	Peko
	Blaue Dame	Diana
	Franken II	Pantser III
	Banco	Dankowska Selekcynja
	Grüne Dame	Ostka Kazimierska
	Minhardi	Wysokolitewka Sztynnosloma
	Pawnee 2687	Comanche
		Wichita
		Reward
		Thatcher

TABEL 7. Genotypic classification of the varieties and selections examined by SCHMALZ (1959).

Deze auteur denkt reeds aan een gendoserings-effect als mogelijke oorzaak hiervan en wel op grond van het gegeven, dat alle F_2 -populaties van Garnet x Svalöf 0987 splitsten in 9 : 7, zodat dus slechts de dubbel-heterozygote F_2 -planten (gendosis 2) een nakomelingschap hadden geproduceerd en niet de enkelheterozygote (gendosis 3) noch de *AABB*-planten (gendosis 4).

In 1960 werden door HERMSEN enige resultaten van quantitative onderzoeken van bastaard-necrose gepubliceerd. Aangetoond werd, dat verschillende vormen der necrose-genen de hoofdoorzaak zijn van de zeer grote verschillen in verdoringsgraad van necrotische F_1 's en voorts, dat een gendoserings-effect der necrose-genen de grote variatie in verdoringsgraad binnen de F_2 van matig-necrotische kruisingen bewerkstelligt. Tenslotte werd ook aannemelijk gemaakt, dat er behalve de complementaire necrose-genen nog andere genen ('modifiers') in tarwe voorkomen, die invloed kunnen uitoefenen op de verdoringsgraad.

Recente eigen gegevens werpen nieuw licht op deze problemen, welke in V, B nog uitvoerig aan de orde komen.

3. ONDERZOEKINGEN VAN ZWAKKE NECROSE

Zwak-necrotische F_1 's zijn gevonden in Australië (McMILLAN, 1936), de Verenigde Staten (HEYNE, 1958, 1960; GEORGE, 1959), maar vooral in West-Europa (DANTUMA, 1955; HERMSEN, 1959, 1960; ZEEMAN, 1957; LUPTON, 1960, 1961; KUSATZ, 1960; FEEKES, 1959, 1960; REEKERS, 1960; MARTIN, 1961).

De F_1 's van deze categorie omvatten de verdorringsgraden 0-3.

Opmerking. Uit dit laatste volgt, dat in de F_1 's van sommige zwak-necrotische kruisingen fenotypisch normale planten voorkomen met het genotype voor necrose. In hoofdstuk V zal blijken, dat het percentage van deze schijnbaar normale planten kan variëren van 0-25 % van het totale aantal. Dit percentage hangt in de eerste plaats samen met de verdorringsgraad der F_1 's, maar de uitwendige omstandigheden en mogelijk ook verschillende genetic backgrounds kunnen hierop eveneens van invloed zijn (V, B.3.1). Voor het vinden van de genotypische splitsingsverhoudingen in populaties van zwak-necrotische kruisingen moet derhalve worden nagegaan, of in de nakomelingschappen van de fenotypisch normale planten een splitsing optreedt. Deze correctie van de fenotypische splitsingsverhoudingen is nodig gebleken voor alle kruisingen, waarvan de verdorringsgraad in de F_1 0, 1 of 2 bedraagt.

De oudste publikatie over zwakke necrose is van McMILLAN (1936). McMILLAN duidt het door hem gevonden verschijnsel aan met 'firing' en op grond van de gegeven beschrijving werd het door HERMSEN (1959, 1961) nog beschouwd als een afwijkend verdorringstype, dat evenwel genetisch verwant was met de andere gevallen van complementaire necrose. Resultaten van recente onderzoeken (V, A.2) maken het echter waarschijnlijk, dat 'firing' een zwakke vorm is van bastaardnecrose en ook door dezelfde twee complementaire genen wordt bepaald. De gegevens van McMILLAN schijnen met deze opvatting in strijd te zijn. Daarom volgt nu een kritische bespreking van McMILLAN's publikatie.

TABEL 8. Indeling volgens genotype van de door McMILLAN (1936) onderzochte rassen. Voor Colorado nr. 50 zie tekst.

<i>fafa FbFb FcFc</i>	<i>FaFa fbfb fcfc</i>	<i>fafa; fb en/of fc recessief</i> <i>fafa; fb and/or fc recessive</i>
Shepherd	Cadia	Bomen
	Cleveland	Caliph
	Federation	Canberra
	Bena	Dicklow
	Bobin	Jonathan
	Tuela	Thew
	Turvey	Waratah
	Wandilla	
	Yandilla King	
	(Colorado nr. 50)	

TABLE 8. Genotypic classification of 18 varieties examined by McMILLAN (1936).

Tabel 8 geeft een overzicht van de 18 door McMILLAN (1936) onderzochte rassen, ingedeeld volgens hun genotype voor 'firing'.

Resultaten van McMILLAN:

a. Alleen de bastaarden van Shepherd met de 10 rassen uit de tweede genotype-klasse vertoonden het 'firing'-fenotype. Of de 10 'fired' F_1 's al dan niet verschilden in verdorringsgraad, deelt de schrijver niet mee.

b. In de F_2 's vond McMILLAN een vrij grote variatie onder de 'fired' planten nl. van klein en aarloos tot fenotypisch normaal. McMILLAN schrijft dit toe aan de invloed van 'modifying factors' of van uitwendige omstandigheden.

Van de 14 F_2 's gaven er 13 volgens McMILLAN een betrouwbare splitsingsverhouding van 27 'fired' : 37 normaal. De F_2 van Shepherd x Colorado nr. 50 gaf een verhouding, die beter met 9 : 7 overeenkwam.

Sommige F_2 -planten met het genotype voor 'firing' waren fenotypisch normaal. Een correctie der F_2 -verhoudingen aan de hand van de resultaten met F_2 's was daardoor nodig. Deze is door McMILLAN slechts toegepast voor 3 van de 14 kruisingen en bovendien onvolledig, omdat slechts ongeveer 20 % van de fenotypisch normale F_2 -planten werden nageteeld. Verder gebruikte McMILLAN een zelfde correctiefactor voor de 3 genoemde kruisingen. Dit is alleen verantwoord, indien de F_1 's een overeenkomstige verdorringsgraad bezitten. Het percentage schijnbaar normale F_2 -planten is nl. des te groter, naarmate de verdorringsgraad der F_1 geringer is (zie ook bovenstaande opmerking).

Van de 11 F_2 's, waarop geen correctie werd toegepast, vertoonden er desondanks nog 10 een teveel aan 'fired' planten. Na correctie was deze min of meer systematische afwijking nog opvallender geweest en zouden de splitsingsverhoudingen zijn verschoven in de richting van 1 : 1 of zelfs van 9 : 7.

De gegeven splitsingsverhoudingen der F_2 's vormen dus een zwak fundament voor de hypothese van 3 complementaire genen voor 'firing'.

c. De drie F_1 's van Shepherd met resp. Cadia, Cleveland en Federation werden elk teruggekruist met de beide ouderrassen. In de terugkruisingen met Shepherd (2 dominante genen) was een 1 : 1-verhouding te verwachten; in de terugkruisingen met resp. Cadia, Cleveland en Federation (alle drie 1 dominant gen) kon men 1 'fired' : 3 normaal verwachten. De gevonden verhoudingen weken in de beide Cleveland-kruisingen significant af van de verwachte verhoudingen. Een verklaring hiervoor kon niet worden gegeven. De resultaten met de overige 4 kruisingen waren in overeenstemming met de hypothese.

Voor geen van de terugkruisingspopulaties werd echter een correctie van de splitsingsverhoudingen toegepast, ofschoon op grond van de hypothese van 3 complementaire factoren moet worden aangenomen, dat in de drie terugkruisingspopulaties met Shepherd 25 %, en in die met de rassen Cadia, Cleveland en Federation zelfs 50 % der planten met het genotype voor 'firing' triple-heterozygoot is (tabel 9). Nu omvat, als gevolg van het gendoserings-effect, juist de triple-heterozygote groep de best ontwikkelde en dus ook de schijnbaar-normale planten.

In de F_3 , waar McMILLAN wel een correctie nodig achtte, bedraagt het percentage triple-heterozygoten 29,6%, dus ruim 20% minder dan in de laatstgenoemde terugkruisingspopulaties.

Ook de terugkruisingen geven daarom weinig houvast voor de hypothese van McMILLAN.

- d. Tenslotte zijn er dan nog de resultaten met F_3 's van de kruisingen Shepherd x resp. Cadia, Cleveland en Federation. Op grond van de hypothese van 3 complementaire factoren zijn de te verwachten splitsingsverhoudingen 27 : 37, 9 : 7, 3 : 1 en 1 : 0 en wel resp. $8 \times$, $12 \times$, $6 \times$ en $1 \times$ op de 27 F_3 -populaties. De gevonden frequenties der verschillende verhoudingen bleken volgens McMILLAN voldoende overeen te stemmen met de verwachte frequenties. Zoals blijkt uit figuur 2, werd zelfs in het gunstigste geval – Cadia x Shepherd – een vrijwel continue reeks splitsingsverhoudingen gevonden. Verder bestonden 10 van de 27 F_3 's uit minder dan 20 individuen, terwijl drie van de vijf 27 : 37- F_3 's resp. 4, 5 en 8 planten omvatten, hetgeen een rationele indeling bij een der splitsingsverhoudingen zeer moeilijk, zo niet onmogelijk maakt.

Bovendien menen wij ook hier de juistheid van de toegepaste correctie op de splitsingsverhoudingen in twijfel te moeten trekken. McMILLAN gebruikt voor alle F_3 -populaties een zelfde correctiefactor, welke hij berekende uit het aantal splitsende populaties, dat voorkwam onder de nakomelingschappen van in totaal 100 willekeurig gekozen normale planten uit alle splitsende F_3 -populaties.

Blijkens tabel 9 bevatten alleen de 27 : 37- F_3 's triple-heterozygoten. Daarom kunnen in deze F_3 's de meeste schijnbaar-normale planten worden verwacht en veel minder of zelfs geen in de 9 : 7- en 3 : 1- F_3 's. Hieruit volgt, dat het toepassen van een zelfde correctie-factor voor alle splitsende F_3 -populaties niet juist is.

Uit het bovenstaande blijkt, dat ook de resultaten met de F_3 -generatie weinig-overtuigende argumenten opleveren voor de hypothese van 3 complementaire genen voor 'firing'.

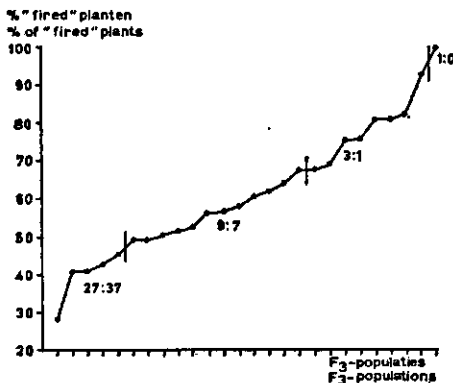


FIG. 2. Percentage 'fired' planten in 26 F_3 -populaties van Cadia x Shepherd (volgens gegevens van McMILLAN, 1936)

FIG. 2. Percentage of 'fired' plants in 26 F_3 -populations of Cadia x Shepherd (according to the data from McMILLAN, 1936)

TABEL 9. Theoretische verdeling van de 'firing'-genotypen (gendoses) op basis van 3 complementaire genen in resp. 3:1-, 9:7- en 27:37- F_2 's en in twee terugkruisingspopulaties (1:1 en 1:3).

Splitsingsverhoudingen <i>Segregation ratios</i>	Percentage van de 'fired' planten met een gendosis van <i>Percentage of the 'fired' plants with a gene dosage of</i>			
	3	4	5	6
nocr.:norm.				
3: 1	0	0	66,7	33,3
9: 7	0	44,4	44,4	11,2
27:37	29,6	44,4	22,2	3,7
1: 1	25,0	50,0	25,0	0
1: 3	50,0	50,0	0	0

TABLE 9. *Theoretical distribution of the 'firing'-genotypes (gene dosages) on the basis of 3 complementary factors in F_2 - (ratios 3:1, 9:7 and 27:37) and backcross-populations (ratios 1:1 and 1:3).*

Ook door GEORGE (1959) en HEYNE (1958, 1961) werd het 'firing'-fenotype gevonden in enige raskruisingen. GEORGE vond het in kruisingen van Orfed en Federation met Rio en Wasatch. HEYNE vond herhaaldelijk 'firing'- F_1 's in kruisingen tussen Ponca-selecties en Aniversario-Pawnee enerzijds en enige lijnen uit samengestelde kruisingen anderzijds. In de F_2 trad volgens de laatste auteur de verhouding 9 : 7 op, hetgeen met de resultaten van McMILLAN niet in overeenstemming schijnt te zijn. In V, A.2 komt het 'firing'-probleem naar aanleiding van eigen onderzoekingen opnieuw aan de orde.

Door HERMSEN (1960) zijn alle in dit hoofdstuk besproken gevallen van bastaardnecrose (met uitzondering van 'firing'), uitgebreid met resultaten van eigen onderzoekingen, in één systeem ondergebracht. Dit was mogelijk, doordat kon worden aangetoond, dat de genetische basis van de zwak-, matig- en sterk-necrotische kruisingen niet principieel verschilde en voorts dat de genen Le (CALDWELL en COMPTON, 1943), L (KOSTYUCHENKO, 1936) en A (HERMSEN, 1957 en SCHMALZ, 1959) complementaire necrose teweeg brachten met elk der genen Le_1 (CALDWELL en COMPTON, 1943), T (KOSTYUCHENKO, 1936) en B (HERMSEN, 1957 en SCHMALZ, 1959). Het totaal der necrotische kruisingen omvatte zodoende alle verdorringsgraden van 0 tot en met 8.

IV MATERIAAL EN METHODIEK

1. HET UITGANGSMATERIAAL

Bij de onderzoeken over complementaire necrose waren de in tabel 27 opgenomen rassen, selecties en species betrokken. Een overzicht van het aantal onderzochte tarwes, ingedeeld naar het land van herkomst en naar Instituten en Kweekbedrijven, van welke het zaad werd ontvangen, wordt gegeven resp. in tabel 10 en tabel 11. De overgrote meerderheid van dit materiaal bestaat uit rassen van *Triticum aestivum*. Daarnaast komen voor *Triticum macha* (3 rassen), *Triticum spelta* (4 rassen), *Triticum compactum* (4 rassen), *Triticum sphaerococcum* (1 ras), *Triticum durum* (10 rassen) en *Triticum dicoccum* (4 rassen).

In totaal werden tot 1962 met bovengenoemd materiaal meer dan 3000 kruisingen uitgevoerd voor het onderzoek van necrose, chlorose en dwerggroei in tarwebastaarden.

2. METHODIEK

De F_1 -korrels werden, tegelijk met korrels van de ouder-rassen, gezaaid in kleine stekpotjes en later op het veld geplant tussen de beide ouders in.

Regelmatig werden de F_1 's beoordeeld en vergeleken met de ouders. Zodra de lengtegroei was voltooid, werd van ouders en F_1 's de stengellengte gemeten en wel van elke plant de lengte van de langste halm tot aan de aarspil. Indien een F_1 zaad produceerde, werden ook de 1000-korrelgewichten van alle F_1 -planten bepaald. Werd geen zaad geproduceerd, dan vormde het bereikte eindstadium de basis ter vergelijking van verschillende F_1 's. Van de meeste zwak-necrotische F_1 's werd in stadium 10.5 het percentage van het oppervlak der jongste twee bladeren, dat symptomen vertoonde, geschat (op oudere bladeren komen in genoemd stadium los van de complementaire necrose, vaak necrotische en zieke plekken voor).

De F_2 's van normale F_1 's werden rechtstreeks op het veld gezaaid en beoordeeld op het voorkomen van necrose. De F_2 's van necrotische F_1 's werden – meestal samen met de ouders – in kistjes gezaaid (48 planten per kistje) en later op het veld uitgeplant. De opkomst is dan uitstekend, terwijl op het veld geen open plaatsen voorkomen. De plantafstand was 10 cm, de rij-afstand 25 cm, de lengte der rijen 1,60 m. Een zeer goede opkomst en regelmatige afstanden tussen de planten, zonder open plaatsen, zijn onmisbaar voor de tellingen en de kwantitatieve waarnemingen, vooral wegens het voorkomen van letale planten in de meeste splitsende populaties.

De meeste F_3 's (en volgende generaties) van necrotische planten werden eveneens in kistjes gezaaid (zonder ouders) en later op het veld uitgeplant op dezelfde wijze als de F_2 's.

De eerste beoordeling van de planten uit de splitsende generaties op verdorrings-symptomen had meestal plaats tijdens het uitstoelingsstadium, de tweede beoordeling

TABEL 10. Aantal onderzochte winter- en zomertarwes, gegroepeerd volgens het land van herkomst

Land van herkomst <i>Country of origin</i>	Aantal tarwes <i>Number of wheats</i>		
	Winter <i>Winter</i>	Zomer <i>Spring</i>	Totaal <i>Total</i>
Verenigde Staten / <i>U.S.A.</i>	77	20	97
Duitsland / <i>Germany</i>	70	27	97
Frankrijk / <i>France</i>	57	9	66
Zweden / <i>Sweden</i>	21	7	28
Nederland / <i>The Netherlands</i>	28	0	28
Rusland / <i>Russia</i>	8	15	23
Canada / <i>Canada</i>	5	17	22
België / <i>Belgium</i>	19	2	21
Australië / <i>Australia</i>	0	13	13
Zwitserland / <i>Switzerland</i>	7	6	13
Argentinië / <i>Argentina</i>	8	4	12
Italië / <i>Italy</i>	9	2	11
Engeland / <i>England</i>	9	0	9
Egypte / <i>Egypt</i>	3	6	9
Oostenrijk / <i>Austria</i>	4	0	4
Finland / <i>Finland</i>	4	0	4
Denemarken / <i>Denmark</i>	3	0	3
Polen / <i>Poland</i>	3	0	3
India / <i>India</i>	0	2	2
Turkije / <i>Turkey</i>	2	0	2
China / <i>China</i>	1	1	2
Joegoslavië / <i>Yugo-Slavia</i>	2	0	2
Nieuw Zeeland / <i>New Zealand</i>	0	1	1
Brazilië / <i>Brasil</i>	1	0	1
Israël / <i>Israel</i>	0	1	1
Japan / <i>Japan</i>	1	0	1
Chili / <i>Chile</i>	0	1	1
Afghanistan / <i>Afghanistan</i>	1	0	1
Hongarije / <i>Hungary</i>	0	1	1
Uruguay / <i>Uruguay</i>	0	1	1
Onbekend / <i>Unknown</i>	0	6	6
Totaal / <i>Total</i>	342	142	484

TABLE 10. *Number of winter and spring wheats tested. Grouping according to country of origin.*

geschiedde bij het einde van de lengte-groei, waarbij dan tegelijkertijd de stengel-lengte werd gemeten. Van de zwak-necrotische kruisingen werden de splitsende generaties ook nog tijdens het schietstadium beoordeeld.

Omdat geen of slechts zeer zwakke symptomen aanwezig waren op vele dubbel-heterozygote planten uit sommige matig-necrotische en de meeste zwak-necrotische kruisingen, was hier een beoordeling van de nakomelingschappen nodig om de genotypische splitsingsverhoudingen vast te stellen. Daartoe werden van elke plant 2 rijen van 1,60 m rechtstreeks op het veld uitgezaaid. De voor necrose splitsende populaties

TABEL 11. Aantal winter- en zomertarwes, ontvangen van de in kolom 1 genoemde Instituten en Veredelingsbedrijven. Van sommige rassen werd meer dan één herkomst onderzocht.

Instituten en Veredelingsbedrijven* <i>Institutes and Breeding Stations*</i>	Aantal tarwes <i>Number of wheats</i>		
	Winter <i>Winter</i>	Zomer <i>Spring</i>	Totaal <i>Total</i>
<i>Nederland / The Netherlands</i>			
Stichting voor Plantenveredeling, Wageningen	120	50	170
Instituut voor Rassenonderzoek, Wageningen	18	5	23
Veredelingsbedrijf Geertsema, Groningen	15	1	16
Mansholt's Veredelingsbedrijf, Groningen	0	2	2
Landbouwbureau Wiersum, Groningen	1	0	1
<i>Verenigde Staten / U.S.A.</i>			
World Collection of Small Grains, Beltsville	72	38	110
Cereal Crops Res. Branch, A.R.S., Pendleton	3	1	4
Agric. Exp. Stat., Div. of Bot., Purdue Univ., Lafayette	3	0	3
<i>Duitsland / Germany</i>			
Institut für Pflanzenzüchtung, Hohenthurm	30	7	37
Institut für Kulturpflanzenforschung, Gatersleben	16	1	17
Max-Planck Institut, Köln-Vogelsang	6	5	11
<i>Nieuw Zeeland / New Zealand</i>			
Crop Research Div., D.S.I.R., Christchurch	7	31	38
<i>Frankrijk / France</i>			
Ets. Vilmorin-Andrieux, Verrières-le-Buisson	21	0	21
Stat. Centr. d'Am. des Pl. et de Génét., Versailles	8	3	11
Dr. P. Bormans, Montfort l'Amaury	2	0	2
Ets. Tourneur Frères, Coulommiers	2	0	2
Ets. Ch. Lafite, Reims	1	0	1
<i>Australië / Australia</i>			
School of Agriculture, Univ. of Sydney	1	22	23
Agr. Res. Institute, Wagga-Wagga	2	4	6
<i>België / Belgium</i>			
Stat. de Rech. pour l'Am. des Pl. de Gr. Cult., Gembloux	15	6	21
<i>Zweden / Sweden</i>			
Swedish Seed Association, Svalöf	10	2	12
Plant Breed. Inst. Weibullsholm, Landskrona	6	0	6
<i>Zwitserland / Switzerland</i>			
Federal Agric. Res. Stat., Lausanne	8	8	16
<i>Canada / Canada</i>			
Dept. of Pl. Sci., Univ. of Manitoba, Winnipeg	1	8	9
Dept. of Pl. Sci., Univ. of Alberta, Edmonton	0	1	1
Genet. and Pl. Breed. Res. Inst., Ottawa	0	1	1
Transporteren / <i>Transportation</i>	368	196	564

* Op deze plaats zeggen wij dank aan alle onderzoekers en kwekers, die ons door het verschaffen van materiaal behulpzaam zijn geweest.

* *The author wishes to thank all investigators and breeders who have provided him with material.*

Vervolg / *Continued*

Instituten en Veredelingsbedrijven <i>Institutes and Breeding Stations</i>	Aantal tarwes <i>Number of wheats</i>		
	Winter <i>Winter</i>	Zomer <i>Spring</i>	Totaal <i>Total</i>
Transport / <i>Transport</i>	368	196	564
Engeland / <i>England</i>			
Nat. Inst. of Agric. Bot., Cambridge	9	0	9
Plant Breeding Institute, Cambridge	2	0	2
Rusland / <i>Russia</i>			
All Union Institute of Pl. Industry, Leningrad	5	5	10
Argentinië / <i>Argentina</i>			
Instituto de Fitotecnia, Castelar	0	7	7
Italië / <i>Italy</i>			
Inst. di Allev. veget. per la Cerealicoltura, Bologna	3	0	3
India / <i>India</i>			
Wheat Breeding Station, Durgapura	0	2	2
Oostenrijk / <i>Austria</i>			
Getreidezuchtstation, Reichersberg	2	0	2
Turkije / <i>Turkey</i>			
Plant Improvement Station, Eskişehir	1	0	1
Totaal / <i>Total</i>	390	210	600

TABLE 11. *Number of winter and spring wheats obtained from the Institutes and Plant Breeding Stations mentioned in column 1. Of some varieties more than one stock was tested.*

(moederplant met het genotype voor necrose) waren zodoende duidelijk te onderscheiden van de geheel normale populaties (moederplant ook genotypisch normaal). In totaal werden van 53 zwak-necrotische kruisingen 4200 nakomelingschappen van F_2 -planten en 2600 nakomelingschappen van F_3 -planten op deze wijze beoordeeld.

De resultaten van metingen van de stengellengte in splitsende populaties werden weergegeven in cumulatieve frequentiecurven van het type van figuur 15 (pag. 56) en in normale frequentiecurven (eveneens in fig. 15). Deze curven geven een goed beeld van het verloop van de verdorringsgraad in de populatie, omdat voor matig-necrotische kruisingen de stengellengte een adaequate maat is voor de verdorringsgraad, indien de ouderrassen niet zeer verschillen in hoogte en indien tevens geen sterke heterosis of transgressie aanwezig is (HERMSEN, 1960).

Voor de splitsende populaties van de meeste zwak-necrotische kruisingen is echter de stengellengte als maat voor de verdorringsgraad ongeschikt gebleken. Hiervoor is het 1000-korrelgewicht met succes benut, omdat het 1000-korrelgewicht sterker reageert op de kleinere verschillen in verdorringsgraad die in splitsende populaties van deze kruisingen voorkomen. Dit blijkt uit de figuren 23 en 24 (pag. 67 en 68).

Lange reeksen splitsingsverhoudingen verdord : normaal, zijn in deze dissertatie (V, A) grafisch weergegeven en wel op z.g. binomiaal-waarschijnlijkheidspapier: fig. 3

t/m 13, pag. 30 e.v. Dit werd in 1946 ontworpen door MOSTELLER en TUKEY. De nu volgende beschrijving is in grote lijnen ontleend aan FERGUSON (1956).

Het grafiek-papier vertoont op beide assen een vierkantswortel-schaalverdeling, d.w.z. de afstand van een punt op een as tot de oorsprong is de vierkantswortel van de aangegeven waarde. Elke verhouding verdord: normaal kan worden weergegeven door een punt met als horizontale coördinaat het aantal verdorde planten en als verticale coördinaat het aantal normale planten. De rechte lijn, waarop voor alle populatie-grootten de theoretisch verwachte verhouding is gelegen, wordt 'split' (MOSTELLER en TUKEY) of 'verdelingslijn' (FERGUSON, 1960) genoemd. Deze lijn gaat door de oorsprong. De lengten van de boogjes tussen de punten en de verdelingslijn zijn ongeveer normaal verdeeld met een gemiddelde van 0 en een standaardafwijking (in absolute maatstaf) van $\frac{1}{2}$, onafhankelijk van de grootte der populatie. In de grafiek is dit de helft van de afstand tussen de oorsprong en punt 1 op een as. Op het originele papier is $\sigma = 5,08$ mm. Tekent men twee rechte lijnen aan weerszijden van en evenwijdig aan de verdelingslijn op een afstand van $1,96 \sigma = 10,0$ mm, dan kan verwacht worden, dat 95 % der verhoudingen binnen deze lijnen en 5 % er buiten zullen liggen.

Door een empirisch gevonden modificatie (MOSTELLER en TUKEY) – het optellen van $\frac{1}{2}$ bij elke coördinaat – konden de schattingen van de zeer grote of zeer kleine verhoudingen (in de buurt van 1 : 0 of 0 : 1) worden verbeterd. Een verhouding wordt nu uitgezet als een rechthoekige driehoek.

De top van de rechte hoek heeft de gevonden aantallen als coördinaten; de rechthoekszijden bedragen 1 schaal-eenheid in de positieve richtingen der assen. Ter toetsing van een hypothese wordt de afstand van een verhouding tot de verdelingslijn gemeten als de kortste afstand van de driehoek tot de verdelingslijn. Het midden van de hypothenusa is het punt, dat met het oog op bovengenoemde modificatie de beste schatting geeft van de verhouding. Voor grote populaties zal de driehoek vrijwel tot een lijntje of een punt zijn gereduceerd.

Een bepaalde verhouding is niet in overeenstemming met een bepaalde hypothese ($P < 0,05$), indien de hele driehoek buiten de evenwijdige lijnen is gelegen. In hoofdstuk V wordt een reeks gevonden splitsingsverhoudingen in overeenstemming geacht met een bepaalde hypothese, indien:

1. de verhouding van de totalen der beide fenotype-klassen in overeenstemming is ($P > 0,05$) met de theoretische verhouding;
2. boven en onder de verdelingslijn evenveel verhoudingen liggen ($P_{1,1} > 0,05$);
3. het aantal verhoudingen buiten de bovengenoemde evenwijdige lijnen niet significant afwijkt van 5 % van het totale aantal.

De correlaties in dit proefschrift zijn berekend volgens SPEARMAN (rang-correlatiecoëfficiënt).

3 HET CYTOLOGISCH ONDERZOEK

Onderzocht werden dwarscoupes in water van:

- a. gezonde bladeren van de rassen Koga, Sambo, Kharkov en van *Triticum macha* var. *subletshchumicum*,
- b. gele bladeren van de rassen Kharkov en Plantahof,
- c. 6 chlorotische F_1 's van kruisingen met *Triticum macha*,
- d. 4 matig-necrotische F_1 's, en wel 2 F_1 's met gele overgangskleur (Koga x Zanda en Koga x Heines IV) en 2 F_1 's met matgroene overgangskleur (Koga x Shepherd en Koga x Canad. 3842),
- e. 2 zwak-necrotische F_1 's (met geelkleuring) nl. Minister x Purdue nr. 1 en Blédor x Shepherd.

Na voorbereidende proeven met alcohol, chroomzuur, verschillende concentraties suikeroplossing en water werden verder alleen water-preparaten gemaakt, omdat ook met deze techniek goede beelden werden verkregen.

4. DE SYMBOLISERING VAN DE COMPLEMENTAIRE NECROSE-GENEN VAN TARWE

Ter aanduiding van de complementaire necrose-genen van tarwe zijn in de literatuur verschillende symbolen gebruikt. Tabel 12 geeft hiervan een overzicht.

Geen van de in de tabel genoemde symbolen is in overeenstemming met de regels voor nomenclatuur en symbolisering van genen in tarwe, die zowel door het Ameri-

TABEL 12. Symbolen van de complementaire necrose-genen en aanduidingen voor het fenotype, zoals deze zijn gebruikt of voorgesteld in de literatuur.

Jaar	Auteur	Toegepaste of voorgestelde symbolen	Aanduiding fenotype
<i>Year</i>	<i>Author</i>	<i>Symbols used or proposed</i>	<i>Designation of phenotype</i>
1936	KOSTYUCHENKO	<i>L, T</i>	premature perishing
1936	McMILLAN	<i>Fa, Fb, Fc</i>	firing
1943	CALDWELL en COMPTON	<i>Le, Le₂</i>	progressive necrosis
1943	HEYNE, WIERE en PAINTER	<i>Le, Le₂</i>	progressive necrosis
1946	AUSEMUS et al.	basic symbol <i>F</i>	firing
1946	AUSEMUS et al.	basic symbol <i>Ls</i>	lethal seedling
1954	Nat. Comm. of Genet. and Breed. of the Japan Sci. Council	basic symbol <i>Le</i>	lethal seedling
1957	HERMSEN	<i>A, B</i>	semi-lethality
1959	SCHMALZ	<i>A, B</i>	Subvitalität
1959	HERMSEN	<i>N_A, N_B, N_D</i>	progressive necrosis
1960	TSUNEWAKI	<i>Le₁₂, Le₃</i>	lethality

TABLE 12. Symbols for the genes of hybrid necrosis in wheat as used or proposed in the literature with the authors' designation of the phenotype.

kaanse als het Japanse 'Committee for Nomenclature and Symbolization of Genetic Factors in Wheat' zijn aanbevolen.

Het symbool *Le* (van 'lethality') geeft niet het meest opvallende fenotypisch effect (necrose) weer; bovendien komt in veel necrotische kruisingscombinaties in het geheel geen letaliteit voor (HERMSEN, 1960 en dit proefschrift).

Het symbool *F* houdt enkel verband met het 'firing'-verdorringsstype, dat alleen in de dubbelheterozygoten van bepaalde zwak-necrotische kruisingen voorkomt.

De gensymbolen *A* en *B* kunnen worden verward met de algemeen aanvaarde aanduiding van de tarwe-genomen. Voorts is het gebruik van twee symbolen voor genen, die één eigenschap bepalen (HERMSEN, SCHMALZ, KOSTYUCHENKO), niet in overeenstemming met de aanbevelingen van bovengenoemde commissies.

Het symbool *N*, dat door HERMSEN (1959) is voorgesteld, was reeds door AUSEMUS et al. (1946) aanbevolen voor nematodereactie.

In 1961 stelde HERMSEN voor om uitsluitend het basis-symbool *Ne* (van necrose) te gebruiken. Dit symbool is in overeenstemming met de regels voor nomenclatuur en symbolisering van genen in tarwe. Door TSUNEWAKI en KIHARA (1961) is dit symbool overgenomen.

Het complementaire karakter van de necrose-genen kan worden aangeduid met de cijfers 1 en 2 (Ne_1 , Ne_2) zoals door TSUNEWAKI en KIHARA (1961) is gedaan. Voor de verschillende allelen van Ne_1 en Ne_2 zullen in dit proefschrift de aanduidingen *w* (weak), *m* (moderate) en *s* (strong) worden gebruikt, aldus: Ne_1^w , Ne_1^m , Ne_1^s , etc.

De in de literatuur gebruikte benamingen van het necrose-fenotype 'yellowing' (LUPTON), 'firing' (MCMILLAN), 'mottling' (WELLS), 'progressive necrosis' (CALDWELL en COMPTON), 'lethality' (TSUNEWAKI), 'Subvitalität' (SCHMALZ), 'premature perishing' (KOSTYUCHENKO) geven alle slechts bepaalde aspecten van het fenotype weer (zie II, 1) en/of gelden slechts voor bepaalde kruisingen. In dit proefschrift worden voor het fenotype daarom de meer algemene termen 'bastaard-necrose' of 'complementaire necrose' gebruikt.

V ONDERZOEKINGEN OVER DE ERFELIJKE BASIS VAN BASTAARD-NECROSE

INLEIDING

In deel A van dit hoofdstuk komt de overerving van de necrose-als-zodanig aan de orde. In deel B worden de genetische oorzaken nagegaan van de variatie in verdoringsgraad.

Deel A behandelt de volgende onderwerpen:

1. Mag een genetische basis van 2 complementaire dominante genen worden aangenomen, zowel voor de zwakke, de matige als voor de sterke necrose?
2. Wordt 'firing' door dezelfde genen bepaald als 'progressive necrosis'?
3. Overzicht van alle onderzochte rassen, selecties en species, die zijn getoetst op hun genotype voor necrose.

Deel B omvat hoofdzakelijk quantitative onderzoeken, die nieuwe gegevens hebben opgeleverd over de verschillen in expressiviteit der necrose-genen (en allelen), het gendoserings-effect, de invloed van de 'genetic background' en over de samenwerking van deze factoren.

A DE NECROSE-ALS-ZODANIG

A.1 SPLITSINGSVERHOUDINGEN

Een genetische basis van 2 complementaire factoren, zowel voor zwakke, matige als sterke necrose, wordt aangetoond door de splitsingsverhoudingen in de F_2 -generatie (A.1.1), in triple-kruisingen (A.1.2) en terugkruisingen (A.1.3) en in F_3 -populaties (A.1.5). In A.1.4 komen de necrose-geotypen aan de orde van de normale F_2 -planten van een matig- en een sterk-necrotische kruising.

Lange reeksen splitsingsverhoudingen zijn ter wille van de overzichtelijkheid grafisch weergegeven en wel op binomiaal-waarschijnlijkheidspapier, dat in hoofdstuk IV uitvoerig is beschreven. Voor het aflezen van de splitsingsverhoudingen is een transparant met schaalverdeling als bijlage toegevoegd. De top van de rechte hoek van elk der driehoekjes heeft als coördinaten het aantal verdorde en normale planten van een populatie.

A.1.1 F_2 -populaties

In de figuren 3, 4 en 5 zijn grafisch de gevonden splitsingsverhoudingen in de F_2 -generatie weergegeven en wel in figuur 3 van 47 F_2 -populaties van 16 verschillende matig-necrotische kruisingen met Koga als gemeenschappelijke ouder; in figuur 4

van 34 F_2 -populaties van 12 verschillende matig-necrotische kruisingen met *caesium 0111* als gemeenschappelijke ouder en in figuur 5 van 53 F_2 -populaties van 27 verschillende zwak-necrotische kruisingen en wel 14 met Minister, 11 met Panter en 2 met Funo als gemeenschappelijke ouder.

De gevonden (fenotypische) splitsingsverhoudingen in de F_2 van zwak-necrotische kruisingen varieerden van 5 : 11 (alle dubbelheterozygoten fenotypisch normaal) tot 9 : 7, afhankelijk van de expressiviteit van de betrokken necrose-genen. Dit blijkt uit tabel 36 en fig. 28 (pag. 75 en 76). De genotypische splitsingsverhoudingen konden in deze kruisingen dan ook pas definitief worden bepaald na beoordeling van de nakomelingen van alle fenotypisch normale of twijfelachtig-necrotische F_2 -planten.

FIG. 3. Splitsingsverhoudingen verdord (abscis): normaal (ordinaat) in 47 F_2 's van 16 verschillende kruisingen met het ras Koga als gemeenschappelijke ouder. Matige necrose.

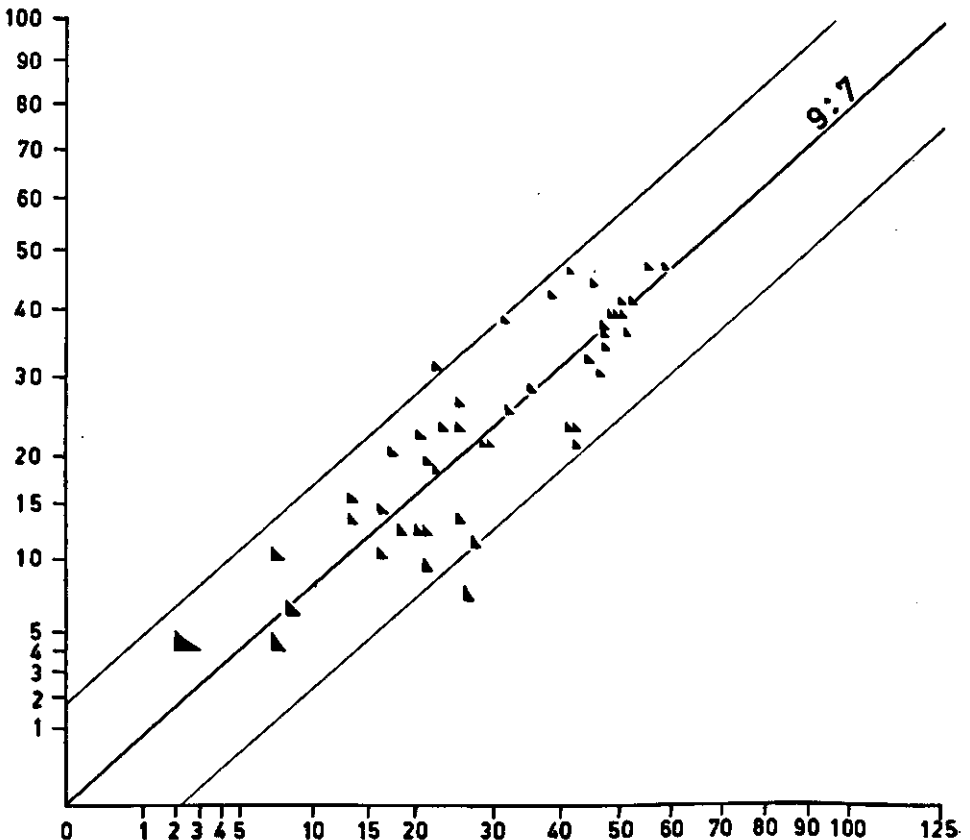


FIG. 3. Segregation ratios necrotic (abscis): normal (ordinaat) in 47 F_2 's of 16 different crosses with the variety Koga as a common parent. Moderate necrosis.

FIG. 4. Splitsingsverhoudingen verdord (abscis): normaal (ordinaat) in 34 F_2 's van 12 verschillende kruisingen met het ras *caesium 0111* als gemeenschappelijke ouder. Matige necrose.

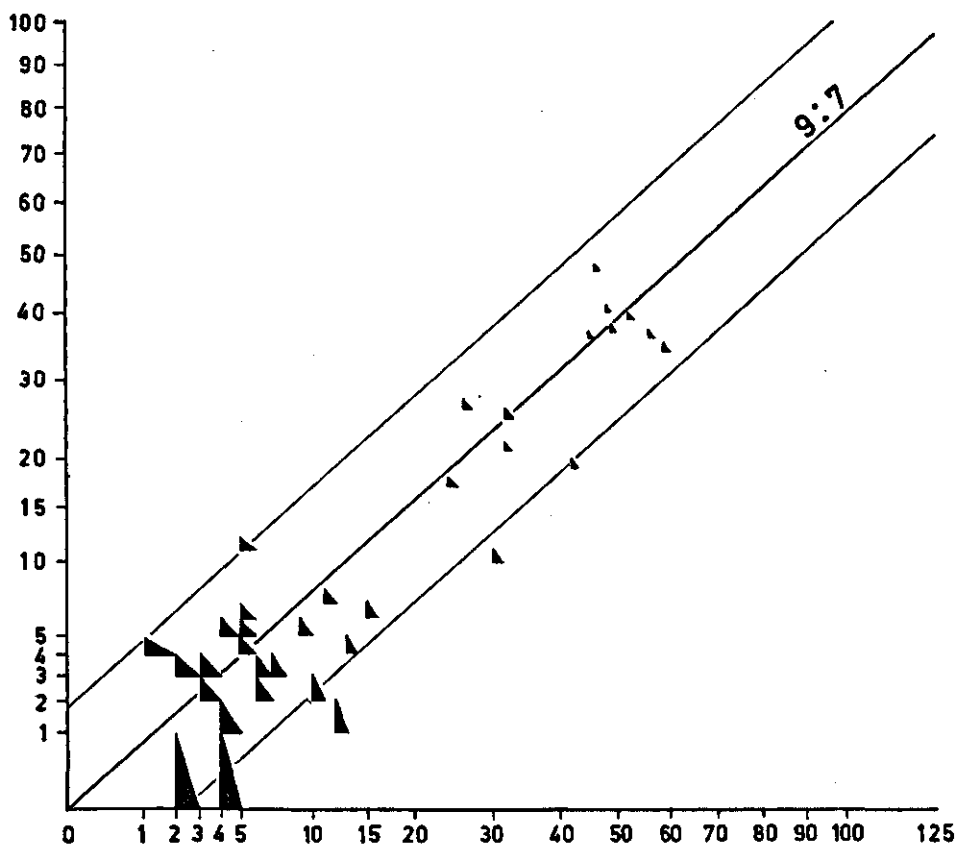


FIG. 4. Segregation ratios necrotic (abscis): normal (ordinate) in 34 F_2 's from 12 different crosses with the variety *caesium 0111* as a common parent. Moderate necrosis.

Tabel 13 geeft de ligging van de verhoudingen ten opzichte van de 9 : 7-lijn in de figuren 3, 4 en 5, alsmede het totale aantal necrotische en normale planten.

Uit tabel 13 volgt, dat de verhoudingen gelijkelijk aan weerszijden van de 9 : 7-lijn zijn verdeeld ($P_{1:1} = 0,80-0,70$ en $P_{het.} = 0,20$) en dat het aantal significant afwijkende verhoudingen ($P < 0,05$) overeenkomt met het verwachte aantal van 6,7 (= 5%). Bovendien blijkt, dat de verhouding van het totaal verdorde en normale planten van elk der 3 groepen F_2 's beantwoordt aan de verwachte 9 : 7-verhouding. Deze gegevens tonen aan, dat zowel in matig- als zwak-necrotische kruisingen de necrose-als-zodanig op twee complementaire factoren berust.

Ofschoon sterk-necrotische F_1 's onder normale omstandigheden steeds letaal zijn, is

FIG. 5. Splitsingsverhoudingen verdord (abscis): normaal (ordinaat) in 52 F_2 's van 27 verschillende kruisingen en wel 14 met het ras Minister, 11 met Panter en 2 met Funo als gemeenschappelijke ouder. Zwakke necrose.

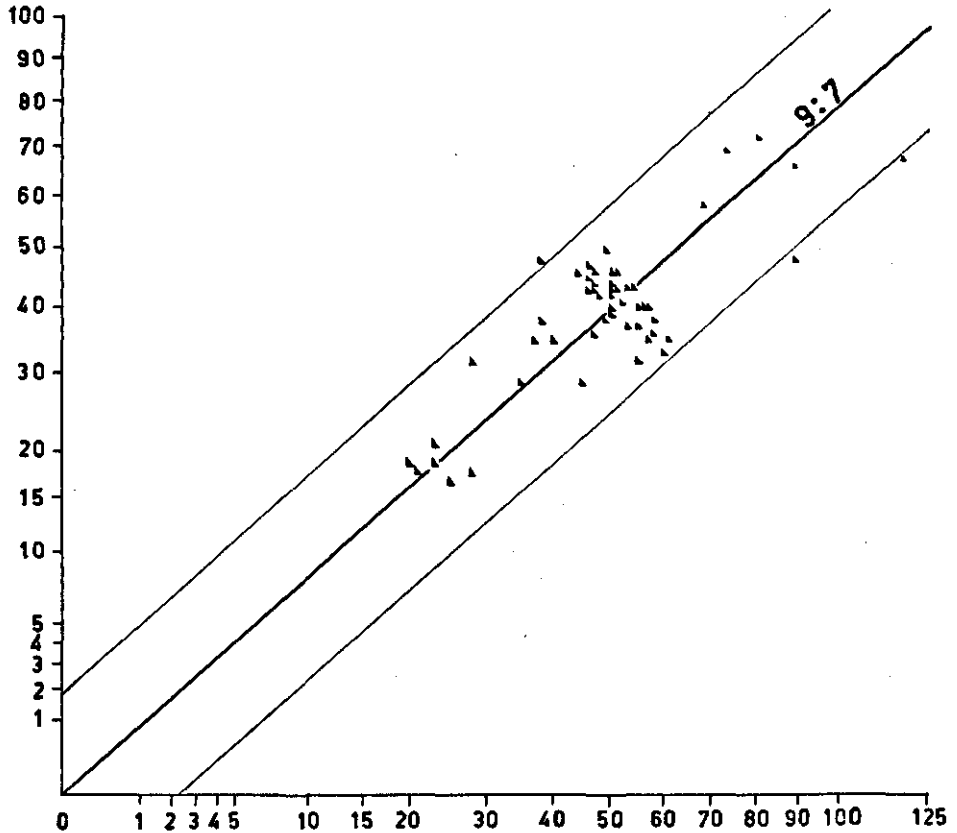


FIG. 5. Segregation ratios necrotic (absciss): normal (ordinate) in 52 F_2 's from 27 different crosses of which 14 with the variety Minister, 11 with Panter and 2 with Funo as a common parent. Weak necrosis.

TABEL 13. Ligging van de verhoudingen ten opzichte van de 9:7-lijn in de figuren 3, 4 en 5 en totaal aantal necrotische en normale F_2 -planten.

Figuur Figure	Aantal verhoudingen Number of ratios				Totaal aantal F_2 -planten Total number of F_2 -plants		
	< 9:7	= 9:7	> 9:7	met $P > 0,05$ with $P > 0,05$	necr.	norm.	$P_{9:7}$
3	26	0	21	2	1467	1164	0,70-0,50
4	13	0	21	2	668	464	0,10-0,05
5	30	1	21	2	2619	2040	0,98-0,95
/ Totaal / Total	69	1	63	6	4754	3668	

TABLE 13. Distribution of the ratios in regard to the 9:7-line and total number of necrotic and normal F_2 -plants in the figures 3, 4 and 5.

het mogelijk gebleken om door kunstmatige opkweek sommige van deze F_1 's tot zaadzetting te brengen (HERMSEN, 1960 en hoofdstuk VI). Van enkele van deze kruisingen zijn reeds F_2 's onderzocht. Tabel 14 geeft de gevonden splitsingsverhoudingen; deze blijken te corresponderen met de verwachte verhouding ($P_{s:7} = 0,95-0,90$ en $P_{het} = 0,70-0,50$). Deze resultaten steunen de opvatting, dat ook in sterk-necrotische kruisingen de necrose-als-zodanig door 2 complementaire factoren wordt bepaald.

FIG. 6. Splitsingsverhoudingen verdord (abscis): normaal (ordinaat) in triple-kruisingen van het type (Ne_1 -carrier \times non-carrier) \times Ne_2 -carrier (fig. 6) en van het type (Ne_2 -carrier \times non-carrier) \times Ne_1 -carrier (fig. 7, pag. 34); $Ne_1 \times Ne_2$ letaal. Gegevens van CALDWELL en COMPTON (1943), HEYNE, WIEBE en PAINTER (1943) en HERMSEN.

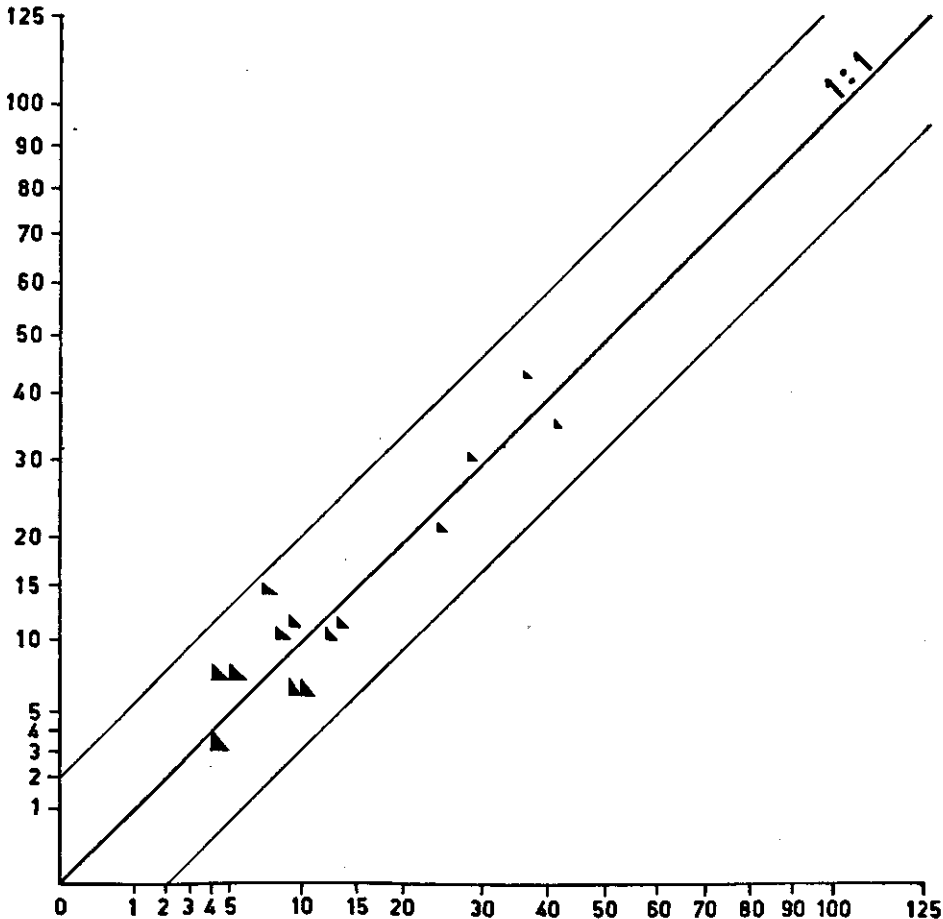


FIG. 6. Segregation ratios necrotic (abscis): normal (ordinate) in triple crosses of the type (Ne_1 -carrier \times non-carrier) \times Ne_2 -carrier (fig. 6) and (Ne_2 -carrier \times non-carrier) \times Ne_1 -carrier (fig. 7, p. 34); $Ne_1 \times Ne_2$ lethal. Data from CALDWELL and COMPTON (1943), HEYNE, WIEBE and PAINTER (1943) and HERMSEN.

TABEL 14. Splittingsverhoudingen in de F_2 van enige sterk-necrotische kruisingen.

Kruisingen <i>Crosses</i>	Splittingsverhouding <i>Segregation ratio</i>	
	necr.	norm.
Atlas 66 x Marquillo	24	16
Atlas 66 x Big Club	11	12
Big Club x Plantahof	5	3
H 100 x Felix	104	80
Totaal / Total	144	111

TABLE 14. Segregation ratios in the F_2 from some strongly necrotic crosses.

FIG. 7. Zie bijschrift bij fig. 6 op pag. 33.

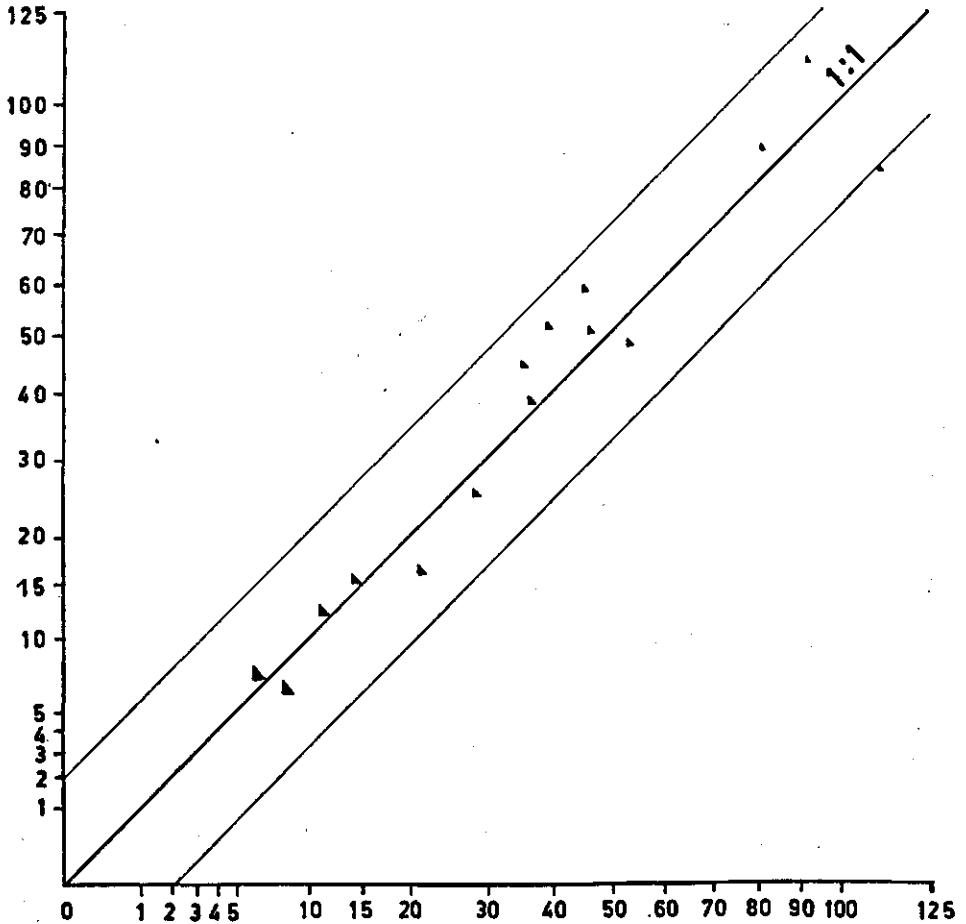


FIG. 7. See caption under fig. 6 (p. 33).

A.1.2 Triple-kruisingen

CALDWELL en COMPTON (1943) en HEYNE, WIEBE en PAINTER (1943) hebben getracht de genetische basis vast te stellen van sterke necrose ('progressive lethal necrosis') door het uitvoeren van triple-kruisingen van het type (Ne_1 -carrier x non-carrier) x Ne_2 -carrier en (Ne_2 -carrier x non-carrier) x Ne_1 -carrier. Met een 9 : 7-verhouding in de door zelfbestuiving verkregen F_2 -generatie correspondeert een 1 : 1-verhouding in deze triple-kruisingen. De gevonden verhoudingen zijn grafisch weergegeven in figuur 6 en 7.

In totaal liggen in de figuren 6 en 7 zeventien verhoudingen boven de 1 : 1-lijn en twaalf er onder ($P_{1:1} = 0,50-0,30$), terwijl één verhouding significant van 1 : 1 afwijkt (verwachte aantal is 1,4). De verhouding van de totalen van de verdorpe en van de normale planten van de figuren 6 en 7 is resp. 218 : 214 ($P_{1:1} = 0,90-0,80$) en 626 : 651 ($P_{1:1} = 0,50-0,30$). Al deze gegevens zijn dus in overeenstemming met de verwachting op basis van 2 complementaire genen voor necrose.

A.1.3 Terugkruisingen

Ook in terugkruisingen (BC_1) moet op basis van twee complementaire genen de verhouding 1 verdord : 1 normaal verwacht worden. Uit tabel 15 blijkt, dat de gevonden verhoudingen overeenstemmen met 1 : 1 ($P_{1:1} = 0,90-0,80$, $P_{het.} = 0,70-0,50$). De verhoudingen in de bovenste 4 terugkruisingen (zwakke necrose) konden pas worden bepaald na beoordeling van de nakomelingschap van de BC_1 -planten.

TABEL 15. Splitsingsverhoudingen in enige terugkruisingen en in één triple-kruising van hetzelfde type.

Ne_1 -carriers: Minister, Panter, Mus, Eskişehir 220-39.

Ne_2 -carriers: Plantahof, Riebesel, Mendel, Heines 476, Spelt lijn 10.

Kruisingen <i>Crosses</i>	Splitsingsverhoudingen <i>Segregation ratios</i>		χ^2
	necr.	norm.	
Panter x (Plantahof x Panter)	29	31	0,07
Plantahof x (Plantahof x Panter)	48	36	1,71
Minister x (Riebesel x Minister)	56	65	0,67
Riebesel x (Riebesel x Minister)	33	40	0,67
(Esk. 220-39 x Spelt lijn 10) x Spelt lijn 10	2	3	—
(Spelt lijn 10 x Esk. 220-39) x Spelt lijn 10	7	5	0,33
(Spelt lijn 10 x Esk. 220-39) x Esk. 220-39	6	3	1,00
Mendel x (Mus x Heines 476)	60	61	0,01
Totaal / Total	241	244	

TABEL 15. *Segregation ratios in some BC 1-populations and in one triple cross of the same type. The upper 4 ratios (involving weak necrosis) could not be determined before scoring the progenies of the BC 1-planis.*

TABEL 16. Splitsingsverhoudingen in kruisingen van 13 normale F_2 -planten uit de matig-necrotische kruising Koga \times Heines VII met Koga (Ne_1 -carrier) en H11 of Yeoman (Ne_2 -carriers).

F_2 -plant-nrs. F_2 -plant nos.	Splitsingsverhoudingen na kruising met <i>Segregation ratios after crossing with</i>				Genotype van de F_2 -planten <i>Genotype of F_2-plants</i>
	Ne_1 -carrier		Ne_2 -carrier		
	necr.	norm.	necr.	norm.	
8	0	9	9	0	$Ne_1Ne_1 ne_2ne_2$
10	—	—	12	0	$Ne_1Ne_1 ne_2ne_2$
2	0	3	4	6	$Ne_1ne_1 ne_2ne_2$
4	0	6	11	16	$Ne_1ne_1 ne_2ne_2$
6	0	10	3	6	$Ne_1ne_1 ne_2ne_2$
9	0	9	6	2	$Ne_1ne_1 ne_2ne_2$
11	—	—	17	15	$Ne_1ne_1 ne_2ne_2$
1	2	2	0	9	$ne_1ne_1 Ne_2ne_2$
5	1	5	0	29	$ne_1ne_1 Ne_2ne_2$
7	4	3	0	14	$ne_1ne_1 Ne_2ne_2$
13	6	0	—	—	$ne_1ne_1 Ne_2Ne_2$
3	0	5	0	15	$ne_1ne_1 ne_2ne_2$
12	0	4	0	5	$ne_1ne_1 ne_2ne_2$

TABEL 16. *Segregation ratios in crosses of 13 normal F_2 -plants from the moderately necrotic cross Koga \times Heines VII with Koga (Ne_1 -carrier) and H 11 or Yeoman (Ne_2 -carriers).*

TABEL 17. Splitsingsverhoudingen in de terugkruisingen van 13 normale F_2 -planten van Atlas 66 \times Marquillo met elk van beide ouders.

F_2 -plant-nrs. F_2 -plant nos.	Splitsingsverhoudingen na kruising met <i>Segregation ratios after crossing with</i>				Genotype van de F_2 -planten <i>Genotype of F_2-plants</i>
	Ne_1 -carrier		Ne_2 -carrier		
	necr.	norm.	necr.	norm.	
10	0	8	18	0	$Ne_1Ne_1 ne_2ne_2$
12	—	—	11	0	$Ne_1Ne_1 ne_2ne_2$
1	0	11	5	2	$Ne_1ne_1 ne_2ne_2$
13	0	6	4	6	$Ne_1ne_1 ne_2ne_2$
6	2	1	0	16	$ne_1ne_1 Ne_2ne_2$
8	6	10	0	16	$ne_1ne_1 Ne_2ne_2$
9	4	10	0	9	$ne_1ne_1 Ne_2ne_2$
2	7	0	0	5	$ne_1ne_1 Ne_2Ne_2$
11	5	0	0	33	$ne_1ne_1 Ne_2Ne_2$
3	0	12	0	25	$ne_1ne_1 ne_2ne_2$
4	0	13	0	14	$ne_1ne_1 ne_2ne_2$
5	0	15	0	16	$ne_1ne_1 ne_2ne_2$
7	0	16	0	12	$ne_1ne_1 ne_2ne_2$

TABEL 17. *Segregation ratios in the backcrosses of 13 normal F_2 -plants from the artificially raised, strongly necrotic cross Atlas 66 \times Marquillo with either of the parents Marquillo (Ne_1 -carrier) and Atlas 66 (Ne_2 -carrier).*

A.1.4 Kruisingen van normale F_2 -planten met een Ne_1 - en een Ne_2 -carrier

Tabel 16 en 17 geven de resultaten van kruisingen van 13 groene F_2 -planten van resp. Koga x Heines VII (matige necrose) en van Atlas 66 x Marquillo (sterke necrose) met een Ne_1 - en een Ne_2 -carrier. De normaliter letale F_1 van Atlas 66 x Marquillo werd onder kunstmatige omstandigheden tot zaadzetting gebracht.

Uit tabel 16 en 17 blijkt, dat de normale F_2 -planten de genotypen bezitten, die op grond van 2 complementaire factoren voor necrose konden worden verwacht. De gevonden en verwachte frequenties van elk der genotypen zijn samengevat in tabel 18.

TABLE 18. Gevonden en verwachte frequenties van de genotypen van normale planten in de F_2 van Koga x Heines VII en van Atlas 66 x Marquillo.

Genotype van normale F_2 -planten <i>Genotype of normal F_2-plants</i>	Frequenties van de genotypen <i>Frequencies of the genotypes</i>			
	Koga x Heines VII		Atlas 66 x Marquillo	
	Gevonden <i>Observed</i>	Verwacht <i>Calculated</i>	Gevonden <i>Observed</i>	Verwacht <i>Calculated</i>
$Ne_1Ne_1 ne_1ne_2$	2	1,9	2	1,9
$Ne_1ne_1 ne_2ne_2$	5	3,7	2	3,7
$ne_1ne_1 Ne_2ne_2$	3	3,7	3	3,7
$ne_1ne_1 Ne_2Ne_2$	1	1,9	2	1,9
$ne_1ne_1 ne_2ne_2$	2	1,9	4	1,9

TABLE 18. Observed and calculated frequencies of the genotype of normal plants from the F_2 of Koga x Heines VII and of Atlas 66 x Marquillo.

A.1.5 F_2 -populaties

Indien geen letaliteit optreedt, is op grond van 2 complementaire factoren voor necrose theoretisch te verwachten,

1. dat normale F_2 -planten alleen normale nakomelingen produceren.
2. dat in de F_2 's van elke 9 verdorde F_2 -planten viermaal de verhouding 9 : 7, viermaal 3 : 1 en éénmaal 1 : 0 optreedt.

Ad. 1. Van enige matig-necrotische kruisingen werd een deel der normale F_2 -planten ingehuld en na de oogst met de niet-ingehulde normale F_2 -planten op het veld uitgezaaid. Een beoordeling op het optreden van necrotische planten in de verkregen F_2 's leverde de in tabel 19 gegeven resultaten op.

Uit tabel 19 blijkt, dat normale F_2 -planten van matig-necrotische kruisingen slechts normale nakomelingen produceren. De 11 verdorde planten in de nakomelingschap van sommige niet-ingehulde F_2 -planten zijn waarschijnlijk toe te schrijven aan spontane kruisbevruchting.

TABLE 19. Aantal verdorde planten in de nakomelingschappen van 144 ingehulde en 396 niet-ge- hulde normale F_2 -planten van enige matig-necrotische kruisingen.

Kruisingen <i>Crosses</i>	F_2 -planten ingehuld <i>F₂-plants bagged</i>			F_2 -planten niet-ingehuld <i>F₂-plants non-bagged</i>		
	Aantal F_2 's	Totaal aantal F_2 - planten	Aantal verdorde F_2 - planten	Aantal F_2 's	Totaal aantal F_2 - planten	Aantal verdorde F_2 - planten
	<i>Number of F₂'s</i>	<i>Total number of F₂- plants</i>	<i>Number of necrotic F₂-plants</i>	<i>Number of F₂'s</i>	<i>Total number of F₂- plants</i>	<i>Number of necrotic F₂-plants</i>
Koga × H 11	14	432	0	38	1992	2
H 11 × Koga	13	445	0	24	1381	1
Koga × Heines 476	17	749	0	33	1746	0
Heines 476 × Koga	12	527	0	43	2160	1
Koga × Heines VII	10	431	0	35	1829	0
Heines VII × Koga	19	719	0	40	1881	1
Koga × Mendel	14	660	0	39	1982	1
Mendel × Koga	10	411	0	35	1694	5
Esk. 220-39 × Heines VII	15	270	0	38	1993	0
Heines VII × Esk. 220-39	11	167	0	38	1783	0
Esk. 220-39 × Spelt lijn 10	4	66	0	7	286	0
Spelt lijn 10 × Esk. 220-39	5	44	0	26	1187	0
Totaal / Total	144	4921	0	396	19914	11

TABLE 19. *Number of necrotic plants in the progenies of 144 bagged and 396 non-bagged normal F_2 -plants from some moderately necrotic crosses.*

TABLE 20. Frequenties van de 3 te verwachten splitsingsverhoudingen in de nakomelingschappen van verdorde F_2 -planten van 4 reciproke, matig-necrotische kruisingen.

Kruisingen <i>Crosses</i>	Frequentie van de ver- houdingen <i>Frequency of the ratios</i>			% der necr. F_2 -planten met korrels <i>% of necr. F_2-plants producing seed</i>
	9:7	3:1	1:0	
Eskişehir 220-39 × Spelt lijn 10	9	0	0	39,1
Spelt lijn 10 × Eskişehir 220-39	18	0	0	37,5
Koga × H 11	22	0	0	35,5
H 11 × Koga	30	2	0	48,5
Eskişehir 220-39 × Heines VII	10	1	0	47,8
Heines VII × Eskişehir 220-39	11	4	0	65,2
Koga × Heines 476	12	5	0	94,4
Heines 476 × Koga	9	6	0	71,4

TABLE 20. *Frequencies of the 3 expected segregation ratios in the progenies of necrotic F_2 -plants of 4 reciprocal; moderately necrotic crosses.*

FIG. 8. Splitsingsverhoudingen verdord (abscis): normaal (ordinaat) in F_2 's van de reciproke kruisingen Eskişehir 220-39 \times *T. spelta* lijn 10 (fig. 8), Koga \times H 11 (fig. 9, pag. 40), Eskişehir 220-39 \times Heines VII (fig. 10, pag. 41) en Koga \times Heines 476 (fig. 11, pag. 42). Reciproken in de figuren niet verschillend aangeduid.

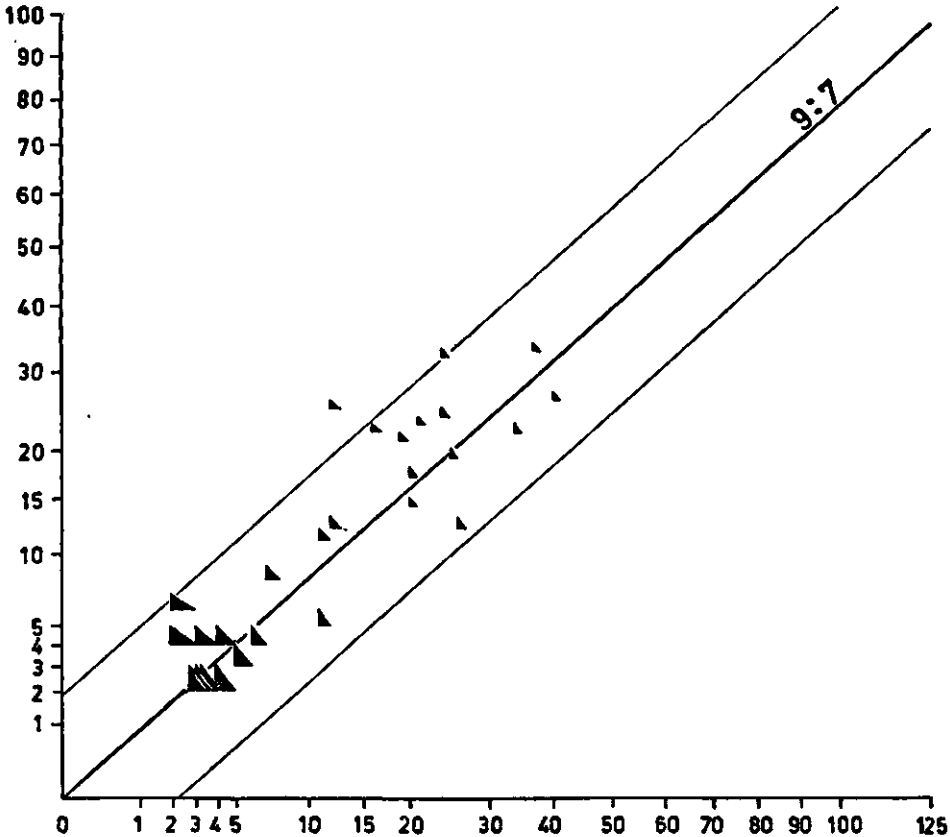


FIG. 8. Segregation ratios necrotic (absciss): normal (ordinate) in F_2 's of the reciprocal crosses Eskişehir 220-39 \times *T. spelta* line 10 (fig. 8), Koga \times H 11 (fig. 9, p. 40), Eskişehir 220-39 \times Heines VII (fig. 10, p. 41) and Koga \times Heines 476 (fig. 11, p. 41). Reciprocals indicated by the same signs.

Ad. 2. De frequenties der splitsingsverhoudingen, die in de F_2 's van matig-necrotische kruisingen worden gevonden, zijn voornamelijk afhankelijk van het effect der gendosering (HERMSEN, 1960), doordat onder normale uitwendige omstandigheden de dubbelhomozygoten (gendosis 4) steeds letaal zijn, de dubbelheterozygoten (dosis 2) qua necrose-graad vrijwel met de F_1 -planten overeenkomen en de enkelheterozygoten (dosis 3) in sommige kruisingen alle letaal zijn, in andere kruisingen voor een klein deel zaad produceren en in weer andere kruisingen voor het merendeel zaad produceren. Dit betekent, dat in de F_2 's geen 1 : 0-verhoudingen zijn te ver-

FIG. 9. Zie bijschrift bij fig. 8 op pag. 39.

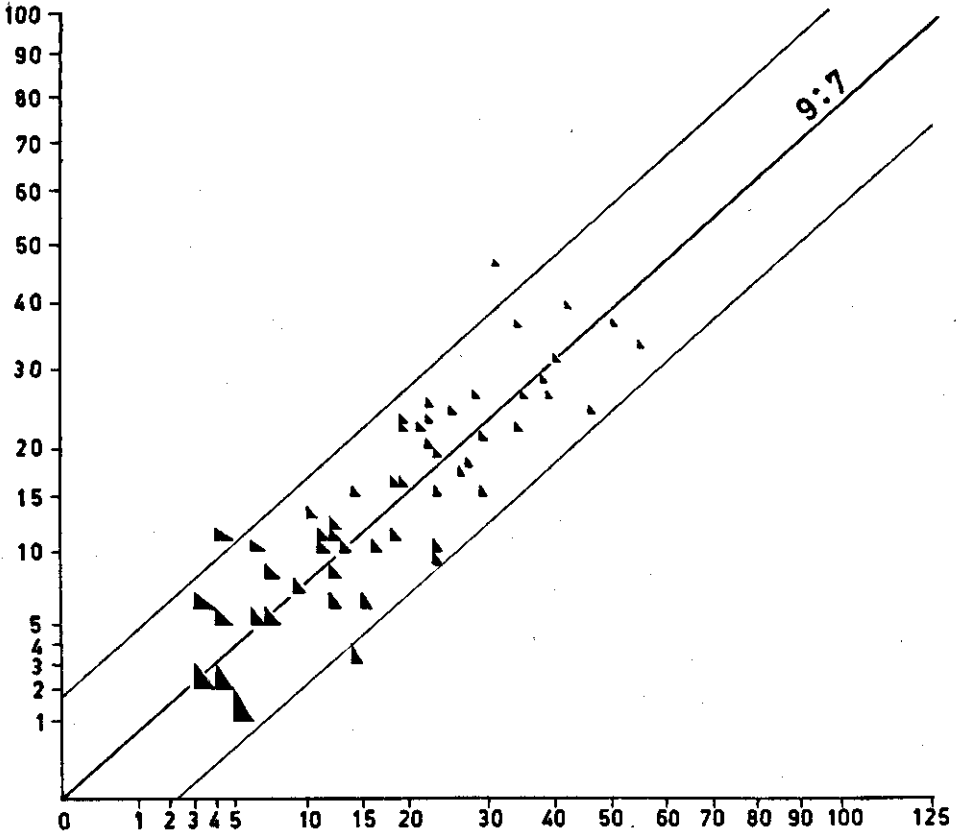


FIG. 9. See caption under fig. 8 (p. 39).

wachten en dat 3 : 1-verhoudingen alléén voorkomen, indien meer dan $\frac{4}{9}$ deel (= 44,4%) der necrotische F_2 -planten zaad produceert.

Tabel 20 geeft van 4 reciproke matig-necrotische kruisingen de in de F_2 -generatie gevonden frequenties van de splitsingsverhoudingen 9 : 7, 3 : 1 en 1 : 0, alsmede het % der verdorde F_2 -planten, dat zaad produceerde. De 9 : 7- en 3 : 1- F_2 's konden, behalve aan de splitsingsverhoudingen, meestal ook worden onderscheiden aan het verloop van de verdoringsgraad in de populatie. Waar de verhouding twijfelachtig was, kon door het bepalen van de splitsingsverhoudingen in de volgende generatie de juiste verhouding in de F_2 worden vastgesteld.

De gevonden frequenties zijn in overeenstemming met de verwachtingen. In de figuren 8, 9, 10 en 11 worden de gevonden splitsingsverhoudingen in de in tabel 20 genoemde F_2 's grafisch weergegeven.

In tabel 21 zijn de gegevens over de ligging der verhoudingen ten opzichte van de 9 : 7-lijn samengevat.

TABEL 21. Ligging van de verhoudingen ten opzichte van de 9:7-lijn in de figuren 8 tot en met 11.

Figuur <i>Figure</i>	Aantal verhoudingen <i>Number of ratios</i>				
	< 9:7	= 9:7	> 9:7	met $P > 0,05$ <i>with $P > 0.05$</i>	met $P < 0,05$ <i>with $P < 0.05$</i>
8	15	0	12	26	1
9	26	1	27	51	3
10	10	0	16	25	1
11	9	1	22	24	8

TABEL 21. *Distribution of the ratios around the 9:7-split in the figures 8 to 11 inclusive.*

FIG. 10. Zie bijschrift bij fig. 8 op pag. 39.

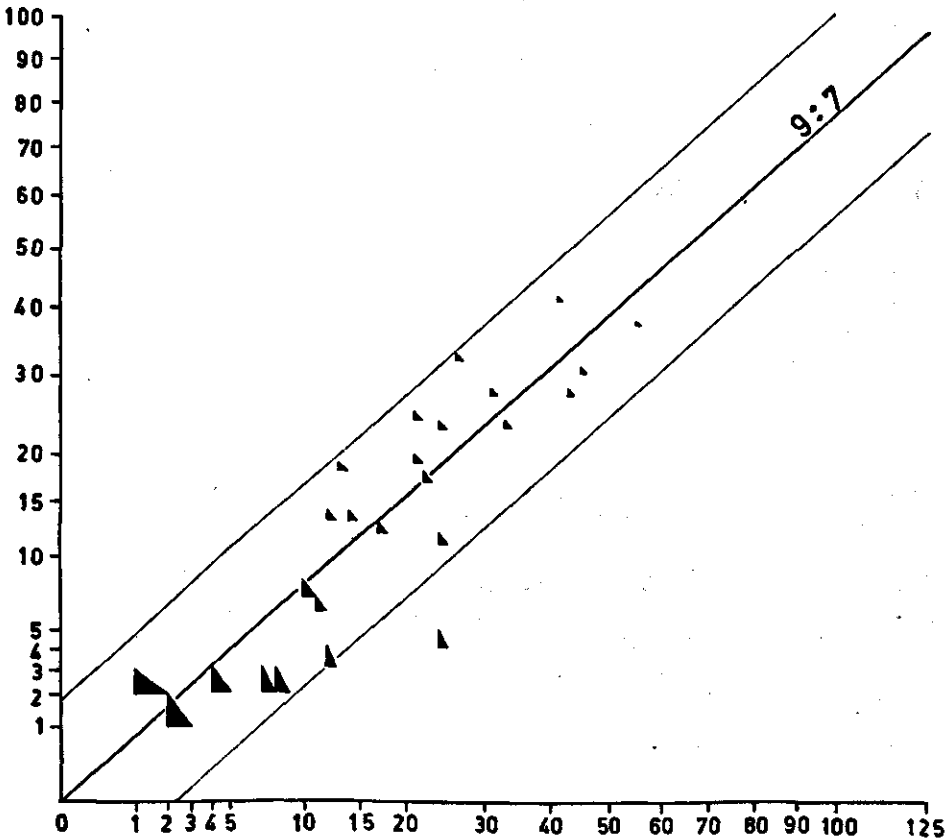


FIG. 10. See caption under fig. 8 (p. 39).

FIG. 11. Zie bijschrift bij fig. 8 op pag. 39.

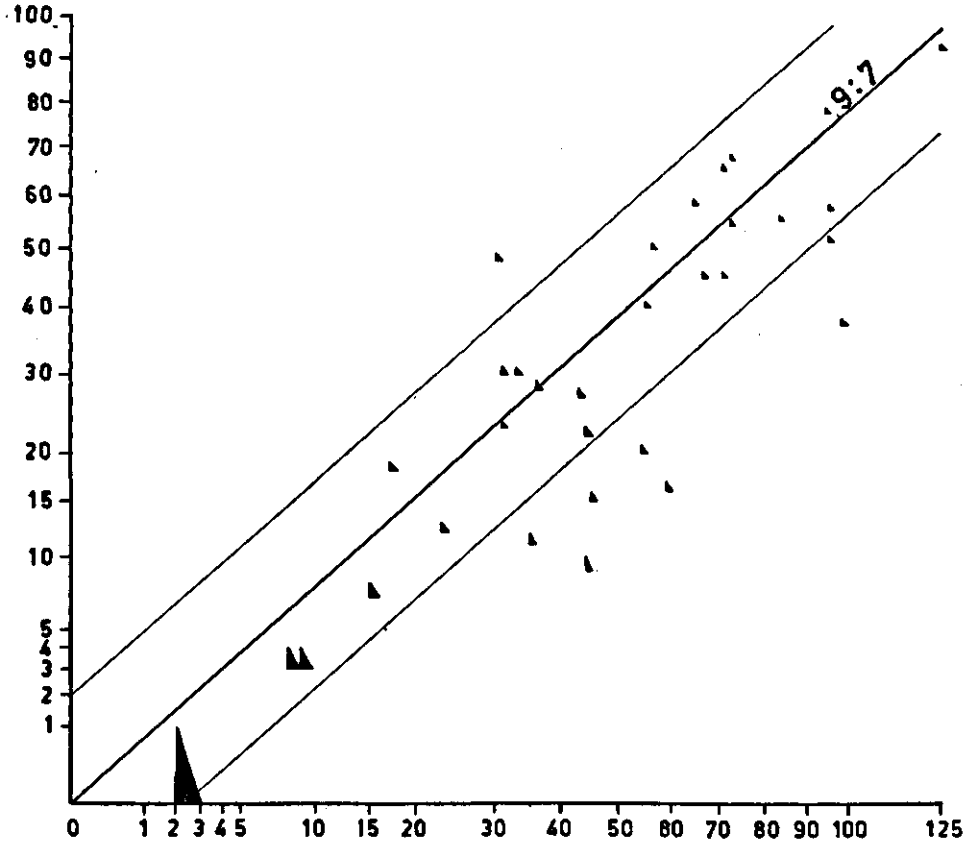


FIG. 11. See caption under fig. 8 (p. 39).

De splitsingsverhoudingen in de F_2 's van Koga \times Heines 476 (fig. 11) wijken af van die der overige kruisingen: het aantal verhoudingen boven en onder de 9 : 7-lijn bedraagt resp. 9 en 22 ($P_{1:1} < 0,01$) en het aantal significant van 9 : 7 afwijkende splitsingsverhoudingen is 8, terwijl er 1,6 konden worden verwacht, indien alleen 9 : 7-verhoudingen zouden voorkomen. Voorts liggen van deze 8 verhoudingen er 1 boven en 7 onder de 9 : 7-lijn.

De afwijkingen van de kruising Eskişehir \times Heines VII (fig. 10) zijn minder opvallend, omdat minder 3 : 1-populaties voorkomen en omdat deze 3 : 1-populaties in het algemeen klein zijn.

Van de zwak-necrotische kruisingen leveren de genotypisch verdorde F_2 -planten met gendosis 2 en 3 alle zaad; de dubbelhomozygoten (dosis 4) in sommige kruisingen eveneens (Riebesel \times Minister), in andere kruisingen voor een deel (Canad. 3842 \times

TABEL 22. Frequenties van de 3 te verwachten splitsingsverhoudingen in de F_2 's van genotypisch verdorde F_2 -planten van 3 zwak-necrotische kruisingen.

Kruisingen <i>Crosses</i>	Frequentie der verhoudingen <i>Frequency of the ratios</i>				% van de necrot. F_2 - planten met zaad <i>% of the necr. F_2-plants producing seed</i>
	9:7	3:1	1:0		
			F_2 -pl. zaad <i>F_2-pl. seed</i>	Waarsch. 1:0 <i>Probably 1:0</i> F_2 -pl. geen zaad <i>F_2-pl. no seed</i>	
Canad. 3842 × Funo	27	21	1	3	94,3
Riebesel × Minister	26	31	8	0	100
Plantahof × Minister	11	18	4	1	96,4
Totaal/Total	64	70	13	4	

TABLE 22. Frequencies of the 3 expected ratios in the F_2 's of genotypically necrotic F_2 -plants from 3 weakly necrotic crosses.

FIG. 12 Genotypische splitsingsverhoudingen verdord (abscis): normaal (ordinaat) in de F_2 's van de zwak-necrotische kruisingen Canad. 3842 × Funo (fig. 12) en Riebesel × Minister (fig. 13, pag. 44).

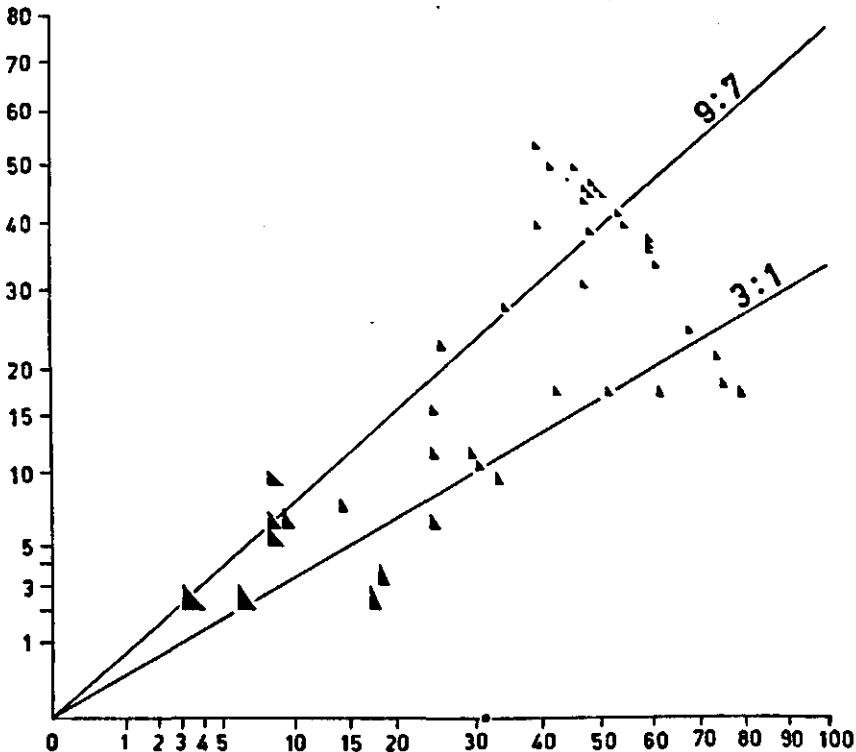


FIG. 12. Genotypic segregation ratios necrotic (abscis): normal (ordinate) in the F_2 's of the weakly necrotic crosses Canad. 3842 × Funo (fig. 12) and Riebesel × Minister (fig. 13, p. 44).

Funoo, Plantahof x Minister). Dit betekent, dat gelijke frequenties van 9 : 7- en 3 : 1- verhoudingen zijn te verwachten met daarnaast ook 1 : 0. De genotypische splitsingsverhoudingen in de F_2 -populaties konden eerst worden bepaald na het beoordelen van de pl.m. 2600 nakomelingschappen der fenotypisch normale F_2 -planten. Tabel 22. De gevonden frequenties beantwoorden aan de verwachting op basis van 2 complementaire factoren ($P_{4:4:1} = 0,90-0,80$; $P_{het.} = 0,20-0,10$).

In de figuren 12 en 13 zijn de genotypische splitsingsverhoudingen weergegeven in de F_2 's van de zwak-necrotische kruisingen Canad. 3842 x Funoo en Riebesel x Minister. Van de laatste kruising werden om technische redenen per F_2 maximaal slechts 48 korrels uitgezaaid, vandaar de concentratie der verhoudingen in figuur 13, die uiteraard slechts als punten konden worden weergegeven.

In tabel 23 zijn de gegevens over de ligging der verhoudingen ten opzichte van de 9 : 7- en de 3 : 1-lijn samengevat. De verwachting is, dat, afgezien van de 1 : 0- F_2 's, het aantal verhoudingen boven de 9 : 7-lijn, tussen beide verdeelingslijnen en beneden de 3 : 1-lijn zich bij benadering verhouden als 1 : 2 : 1.

FIG. 13. Zie bijschrift bij fig. 12 op pag. 43.

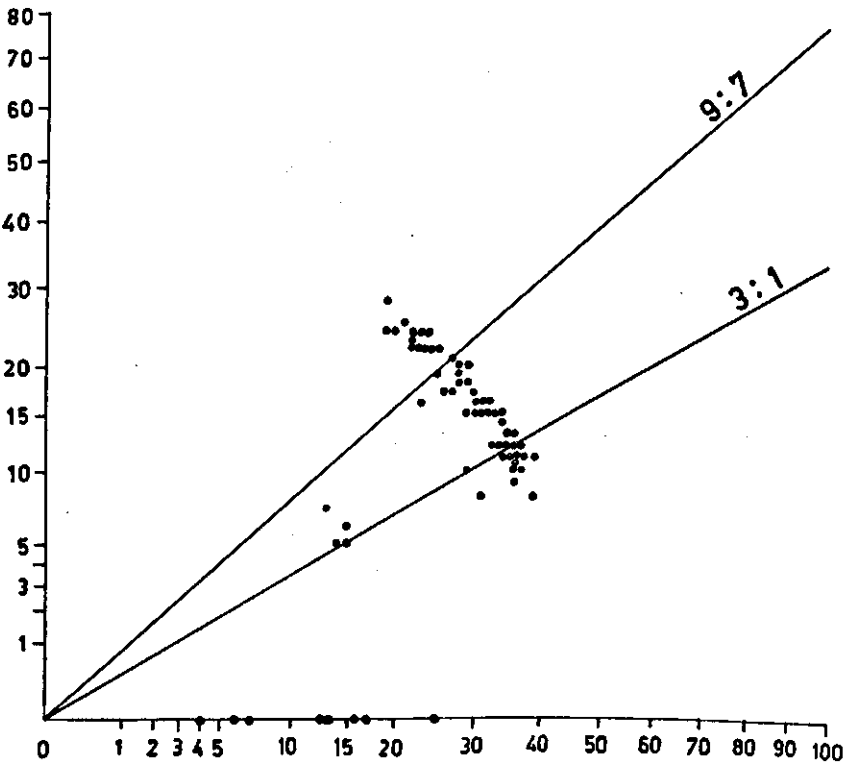


FIG. 13. See caption under fig. 12 (p. 43).

Uit tabel 23 blijkt, dat deze verhouding inderdaad optreedt: $P_{1:2:1}$ is voor de beide kruisingen respectievelijk 0,30-0,20 en 0,90-0,80, zodat ook deze gegevens de hypothese van 2 complementaire factoren voor necrose steunen.

TABEL 23. Ligging van de verhoudingen in fig. 12 en 13 ten opzichte van de 9:7- en de 3:1-lijn.

Figuur <i>Figure</i>	Aantal verhoudingen <i>Number of ratios</i>					
	< 9:7	= 9:7	tussen 9:7- en 3:1-lijn <i>between 9:7- and 3:1-split</i>	= 3:1	> 3:1	= 1:0
12	14	0	17	3	8	1
13	13	1	29	2	12	8
Totaal/ <i>Total</i>	27	1	46	5	20	9

TABLE 23. *Distribution of the ratios around the 9:7- and the 3:1- split in figs. 12 and 13.*

De resultaten, vermeld in A.1.1 tot en met A.1.5, zijn alle in overeenstemming met de hypothese, dat zowel zwakke, matige als sterke necrose in tarwebastaarden berust op 2 complementaire factoren.

Alvorens een overzicht te geven van alle rassen, waarvan het necrose-genotype bekend is, moet nog één probleem worden besproken en wel het verband tussen 'firing' (McMILLAN, 1936) en 'progressive necrosis' (CALDWELL en COMPTON, 1943).

A.2 'FIRING' EN PROGRESSIEVE NECROSE

In een vroegere publikatie (HERMSEN, 1959) werd 'firing' als afzonderlijk verdorrings-type gesteld tegenover progressieve necrose, omdat volgens de in de literatuur gegeven beschrijvingen de uitbreiding der symptomen min of meer in tegengestelde richting zou verlopen en wel bij 'firing' van het jongste naar oudere bladeren en bij progressieve necrose van het oudste naar jongere bladeren. Inmiddels zijn aanwijzingen verkregen, dat deze 'typen' onderling minder verschillend zijn dan indertijd werd verondersteld. De volgende resultaten wijzen in die richting.

1. Het ras Federation en enkele rassen, die van Federation afstammen (Orfed, Lemhi), produceerden na kruising met sommige N_{e_1} -carriers (o.a. H 11) 'firing', met andere N_{e_1} -carriers (o.a. Purdue nr. 1) zwakke symptomen van progressieve necrose en met weer andere N_{e_1} -carriers (o.a. Heines VII) geen waarneembare symptomen. In de F_1 van Minister x H 11 werden ook planten gevonden met onmiskenbare 'firing'-symptomen; de F_1 van Minister x Purdue nr. 1 vertoonde progressieve necrose; de F_1 van Minister x Heines VII was in 1959 volkomen normaal en vertoonde in 1958 slechts verdorde bladpunten. De overeenkomst met de Federation- F_1 's zou er op kunnen wijzen, dat Federation hetzelfde necrose-gen bezit als

- Minister, nl. een zwak Ne_1 -gen. Wel is gebleken, dat de tendens tot vorming van 'firing'-symptomen in de Federation- F_1 's sterker is dan in de Minister- F_1 's.
2. De verdorringsgraad van de F_1 's van Federation met een groep Ne_2 -carriers liep vrijwel parallel met die van de F_1 's van de rassen Minister, Panter, Koga en caesium 0111 met dezelfde groep Ne_2 -carriers: tabel 24. Dit is een indicatie, dat in deze series F_1 's dezelfde Ne_2 -genen zijn betrokken.

TABEL 24. Duizendkorrelgewicht en verdorringsgraad in enige F_1 's van Federation, Minister, Panter, Koga en caesium 0111 met de in kolom 1 genoemde Ne_2 -carriers.

Ne_2 -carriers	1000-korrelgewicht (verdorringsgraad) in F_1 's met 1000 grain weight (necrosis grade) in F_1 's with				
	Federation	Minister	Panter	Koga	caesium 0111
Heines VII	48,7 (0)	41,0 (0-1)	44,7 (0)	20,7 (4)	19,0 (4)
H 11	47,2 (2)	50,2 (2)	—	10,4 (5)	11,0 (5)
Purdue nr. 1	38,9 (2-3)	31,9 (3)	—	6,1 (5)	—
Kharkov	38,8 (2-3)	—	34,0 (2-3)	—	8,0 (5)
Shepherd	—	—	28,5 (4)	5,1 (5)	—
Wasatch	37,1 (3)	—	—	2,6 (5)	—

TABEL 24. Thousand grain weight and necrosis grade in some F_1 's of Federation, Minister, Panter, Koga and caesium 0111 with the Ne_2 -carriers mentioned in column 1.

3. In de terugkruisingen (H 11 \times Federation) \times H 11 en (H 11 \times Federation) \times Federation vertoonden de enkelheterozygote planten progressieve necrose, terwijl op de dubbelheterozygoten 'firing'-symptomen werden waargenomen. Bovendien was er een significant verschil in 1000-korrelgewicht ($t_{26} = 3,45$; $P < 0,01$) tussen de enkelheterozygoten met het genotype $Ne_1Ne_1Ne_2ne_2$ en $Ne_1ne_1Ne_2Ne_2$: tabel 25.

TABEL 25. Duizendkorrelgewicht van de enkelheterozygoten uit de terugkruisingen van H 11 \times Federation met elk van beide ouders.

Terugkruisingen Backcrosses	Enkelheterozygoten Single heterozygotes		
	Genotype	Aantal Number	1000-korrelgewicht 1000 grain weight
(H 11 \times Federation) \times H 11	$Ne_1ne_1Ne_2Ne_2$	16	16,3 \pm 0,85
(H 11 \times Federation) \times Federation	$Ne_1Ne_1Ne_2ne_2$	12	21,3 \pm 1,17
Verschied/Difference			5,0 \pm 1,41

TABEL 25. Thousand grain weight of the single heterozygotes from the backcrosses of H 11 \times Federation with either of the parents.

Het voorgaande rechtvaardigt het vermoeden, dat 'firing' een zwakke vorm van progressieve necrose is en hiervan dus niet essentieel verschilt.

4. In de F_2 van enige 'fired' F_1 's, waarbij andere rassen in het spel waren dan in de kruisingen van McMILLAN (1936), vond HEYNE (1960) de splitsingsverhouding 9 : 7. Volgens McMILLAN (1936) daarentegen zou 'firing' op 3 complementaire factoren berusten. De argumenten, waarop deze hypothese is gebaseerd, zijn echter zeer aanvechtbaar, zoals in hoofdstuk III, 3 is aangetoond.

De hierboven vermelde gegevens doen vermoeden, dat 'firing' door allelen van dezelfde loci wordt bepaald als progressieve necrose (zie ook B.1.1). Daarom zijn ook de rassen met z.g. 'firing'-genen, of wellicht beter 'firing'-allelen, in het nu volgende rassenoverzicht opgenomen.

A.3 HET GENOTYPE VAN TARWERASSEN, -SELECTIES EN -SPECIES

Het opsporen van necrose-genen kan geschieden door kruising met twee rassen, die elk een ander necrose-gen (bij voorkeur een sterk allel) dominant bezitten, zoals tabel 26 demonstreert.

TABEL 26. De bepaling van het genotype van een onbekend ras; + = verdorpe F_1 , — = normale F_1 .

Reactie na kruising met <i>Reaction after crossing with</i>		Genotype onbekend ras <i>Genotype unknown variety</i>	Genotype-klasse <i>Genotype class</i>
Ne_1 -carrier	Ne_2 -carrier		
—	+	$Ne_1Ne_1 ne_2ne_2$	I
+	—	$ne_1ne_1 Ne_2Ne_2$	II
—	—	$ne_1ne_1 ne_2ne_2$	III

TABEL 26. *The determination of the genotype of an unknown variety; + = necrotic F_1 , — = normal F_1 .*

Tabel 27 bevat een overzicht van de tarwes, ingedeeld in Ne_1 - en Ne_2 -carriers en non-carriers. De drie genotype-klassen zijn gebaseerd op de veronderstelling, dat zowel van Ne_1 als van Ne_2 , maar één locus aanwezig is in de in de lijst opgenomen tarwes (zie B.1 van dit hoofdstuk). Voor zover de sterkte (expressiviteit) der necrose-allelen is onderzocht, is deze bij de rassen aangegeven met de aanduidingen w (= weak allele), m (moderate allele) of s (= strong allele); wm en ms zijn intermediaire sterkten. Alleen kruising van I \times II geeft een F_1 met het genotype voor necrose.

De te verwachten verdorringsgraad der F_1 's hangt af van de expressiviteit van de betrokken allelen der necrose-genen, zoals in tabel 28 is aangegeven (zie pag. 51).

TABEL 27. Indeling van alle onderzochte tarwerassen, -selecties en -species in 3 genotype-klassen; rangschikking binnen elke klasse alfabetisch.

- * = carrier-lijn uit het betrokken ras
- ** = genotype afgeleid van de resultaten van één testkruising (verdorde F_1)
- *** = non-carrier-lijn uit het betrokken ras
- **** = ontbreken van het ene necrose-gen door testkruising(en) aangetoond, afwezigheid van het andere gen op grond van de afstamming van het ras verondersteld

TABLE 27. Classification into 3 genotype classes of all wheat varieties, selections and species studied; within each class alphabetical arrangement; w, m and s are indications of the strength of the necrosis genes.

- * = carrier line from the variety
- ** = genotype derived from the results of one test cross (necrotic F_1)
- *** = non-carrier line from the variety
- **** = absence of one necrosis gene demonstrated by test cross(es), absence of the other gene supposed on the basis of the parentage of the variety

I. N_{e_1} -carriers

Africa 43
 w Alter
 w Amby
 m Aniversario*
 w Arawa
 m Attila*
 m B 53*
 m B 192*
 w Bena
 s Big Club CI 11761
 w Bladette de Besplas
 w Blédor**
 w Bobin
 w Bormans A 87
 m CI 12832
 w Cadia
 m caesium 0111
 m Carpo
 w Chinese Spring
 w Cleveland
 w Colorado nr. 50
 m Criewener 104*
 w Damiano
 m Eskişehir 220-39
 m Fasan*
 w Federation
 s Felix
 w Funo
 s GB 102
 s GB 103
 w Gabo
 m Garnet*
 m Gaza PI 133462
 m Gaza PI 185612**
 m Gaza PI 220428**
 s Gaza PI 220429**
 m Gaza PI 220430**
 s Gaza durum PI 133460**
 s Gaza durum PI 189262
 w Glutinoso (= S 15)
 s Iumillo-durum CI 1736
 m Koga*
 m Koga-gebaarde selectie

s Kubanka-durum**
 w Lemhi
 s Lichti 125/49
 m Lichti Früh
 w Mara
 m Markgraf
 s Marquillo CI 6887
 Marrocos 9623 PI 192334
 m McMurachy CI 11876
 w Mentana
 w Minister
 m Mus XII/80/222
 m Norka*
 m Nowinka
 m Opal
 w Orfed
 w Panter
 m Prelude
 m Probat
 w Professeur Delos
 s Quannah
 w Rieti familia 11
 m Stamm 16010/52
 s *T. durum* PI 94587
T. macha
 m var. *colchicum*
 m var. *palaeomereticum*
 m var. *subletshchumicum*
 w Tuela
 w Turvey
 m 12272
 m Udvaros 130
 w Wandilla
 m Weihenstephan M1**
 w Yandilla King

II. N_{e_2} -carriers

Admonter Früh
 Ankar II*
 ms Ashland CI 6692**
 m Atlas 50
 m Atlas 66
 Alemannen
 American Banner CI 6943
 s Balaganka
 s Balajacerkov
 m Banco
 m Barleta 10
 um Bastard II*
 Blackhull
 Blau Dame
 Bon Fermier**
 m Bormans 339
 Bormans A 170
 Bormans A 171
 Bormans A 188
 Bormans A 189
 Bormans A 204
 CI 12668
 s Canad. 3842
 ms Cappelle*
 Carstens VIII
 Carstens 104
 Chiefkan CI 11754
 s Clarkson CI 8858
 m Converse
 Courtal**
 ms Currell CI 3326**
 D.S. 2183 Deutschland
 D.S. 2152 Schweden
 ms Dawson CI 3342
 Desprez 57
 ms Desprez 81
 ms Desprez 111
 Desprez 119
 Desprez 138
 ms Desprez 230
 ms Djurabl
 um Elisabeth
 Eroica I

Vervolg/Continued

- wm* Flamingo
m Fleuron
ms Forward CI 6691
 Franken II
 Frio
m Frondoso CI 12078
m Frontana
ms Fulcaster CI 4862
 Fulhard CI 8257
ms Fulhio CI 6999
s Fultz CI 11512
 F.H. 16
 Grenadier
 Gros Bleu**
 Grüne Dame
ms H 11
wm H 30*
wm H 57
wm H 100
wm H 101
wm H 102
 Harvest Queen CI 5314
m HB 248
m Hc 24
m Hc 51/
m Hc 54
m Hector
wm Heines II
w Heines III
wm Heines IV
m Heines VII
wm Heines 476
m Heines Bordeaux**
 Heines C 73 (4255/55)
wm Hesbignon
 Hochland *
ms Holdfast CI 12569
ms Honor CI 6161
m Hx 10
m Hx 12
m Hx 64
m Hx 595
m Hx 625
m Hx 642
m Hx 686
ms Hybride à courte paille
 Hybride de la Cloqueterie**
 Japhet**
m Joncquois*
 Jones Fife
s Kharkov
 Klein 157
 Klein Condor
 Klein Progreso
 Klein Sin Rival
 Klein Titan
 Klein Vencedor
 Klein Wanzleben 1702
ms Koga II
w Kweektarwe (Geertsema)
 Kweektarwe (Hohenthurm)
w Kweektarwe 'Hybrid I'
m La Estanzuela
 Langenstein 3484
 LaPorte CI 12557**
m La Prevision 25
ms Leap CI 4823*
ms Lille Desprez
 Lin Calel
 M.G.H. 566
 M.G.H. 1273
 M.G.H. 5729
 M.G.H. 5731
 M.H.G. 5732
 M.G.H. 5753
 M.G.H. 5754
 M.G.H. 5764
m M.G.H. 5772
 M.G.H. 58309
wm Marchal
ms Mediterranean CI 5303
m Mendel
m Merlin
s Michigan Amber (S.V.P.)*
 Minhardi CI 5149
s Minturki (S.V.P.)*
s Montana nr. 36 CI 5549**
ms Moskou 2453
s Nebraska nr. 60 CI 6250**
ms Nittany CI 6962
 Noé
ms Nord Desprez
 Novokrumka 0258
s Olympia
 Pawnee 2687
 Pax Cambier**
ms Plantahof
 Polonium**
ms Poole CI 3488
m Président Rivérain
m Prima
ms Purdue nr. 1 CI 11380
m Purdue nr. 7
 Red Chief CI 12109
s Red Fife
m Redman (wintertarwe)
s Red May CI 11379
 Reichersberger Triumph
 Relief (P.B.I., Camb.)*
ms Renfort
s Ridit
m Riebesel 47/51
wm Rimpaus früher Bastard
 Rio CI 10061
 Rouge de Bordeaux**
 Rouge prolifique barbu**
 Rudy CI 5656*
m Sambo
 Saumur
m Saxo
ms Seneca CI 12529**
s Shepherd CI 6163
 Shireffs Squarehead
 Skandia II**
m Soissonnais Desprez**
 Stafford CI 12706**
 Stal
wm Stamm 24,981**
wm Stamm 24,1008**
wm Standard II
m Starke
wm Stella*
 Strubes Kreuzung 56
 Strubes roter Schlanstedter
 Svalöf 0987
ms Thorne CI 11856
m Trifolium
s Triplet CI 5408**
Triticum durum
 cv. Acme
 cv. Arnautka
 cv. Carleton CI 12064
 cv. Mindum CI 5296
 cv. Stewart CI 12066
s *Triticum spelta* lijn 10
s *Triticum spelta* lijn 24
ms Trumbull CI 5657
 Tystöfte Smaahvede*
 Vague d'épis
w Vakka**
w Varma
s Vermillion CI 13080
s Vigo CI 12220**
ms Vilmorin 27
 Vilmorin 49
s Wabash CI 11384
s Wasatch CI 11925
ms Yeoman II*
 Yga*
wm Zanda

Vervolg/*Continued*

III. Non-carriers

Abondance	Flèche d'or	Masterpiece****
Aegyptischer	Florence-Aurore	Michigan Wonder
Alba	Florio	Michigan Amber***
Alpha (zomertarwe) CI 4164	Franc Nord	Milfast***
Alpha (wintertarwe)	Fylby	Minhardi***
Ankar II***	Fylgia I (zomertarwe)	Minturki CI 6155
Apex	Fylgia II (zomertarwe)	MolineI****
Apollo	Gallini	Nebred CI 10094****
Ardennes	Garnet***	Newthatch
Argentine PI 116221	Gelderse ris***	Norin 10****
Atle	Gladden CI 5644	Norka***
Attila***	Graf Toerring II	NOS Nordgau
Aubers	H 37	Novi Sad 2778
Austro Bankut	H 38	Novi Sad Banatka
Autonomia B***	H.H. 55 CI 11682	O.K.
B 53***	Hadmerslebener Qualitas	Oro CI 8220
B 192***	Hatif de Wattines	Ostka Kazimierska
Bastard II***	Hauters II	Otefte 56
Bellevue	Heges Basalt	Ottawa 58
Benoist 40	Heines Stamm 110	Palestine PI 94701
Berzataco	Heines Stam 13037/50	Pantser III
Boltze	Heurtebisc****	Parel****
Bonus	Hindi	Pecko
Bore II****	Hindukusj	Pèvele Desprez
Brevor	Hochland***	Phoebus
Brill CI 11853****	Hope	Picardie Desprez
Cadet	Huron	Pilote
Canad. 3845	Hybrid 46	Pioneer CI 4324****
Capega	Hybride des Alliés****	Poncheau
Cappelle***	I.v.P. 45	Poso CI 8891
Carstens V	Imperiaal IIa	Prins Hendrik
Carstens VI	Impeto	Probus
Chancellor CI 12333	Ilred CI 8219****	Producer CI 10079****
Chartres Desprez	Ioturk CI 11388****	Progress
Cheyenne	Innovation Bataille****	Purkof CI 8381
Chinese 166	Jabo (S.v.P.)	Red Bobs
Comanche CI 11673	Jabo rood	Red Egyptian
Condor (Carsten)	Joncquois***	Redman (zomertarwe)
Criewener 104****	Jubilé	Rekord
Criewener 192	Jufy I	Relief CI 10082
Dankowska Selekcycjna	Jufy II	Requa CI 11554****
Demeter	Juliana	Rescue
Denton CI 8265****	Karat****	Reward
Derenburger Silber	Karmont CI 6700***	Rode ris
Diana	Kärn II	Rothenbrunnen Stamm 10
Dippes Triumph	Kawvale CI 8180	Rothenbrunnen Stamm 32
Dominator	Kenya Farmer	Rudy CI 4873
Duchess PI 106299	Khapli emmer	S 615
Elgin	Knox CI 12798	Salzmünder Bartweizen
Ertus	Koga ***	Schernauer
Eskişehir 093-44	Kraffts Siegerländer	Selkirk
Etoile de Choisy	Leap CI 6958	Sinvalocho
F.H. 27	Leda	Sol II
Falco	Lee	Spelmar
Fasan***	Lovink	Stamm 1444 Halle
Firbecks I	Mado	Staring
	Magdalena	Stella***
	Marquis	Stepnjatschka

Vervolg/Continued

Strubes 3005	Tenmarq CI 6936	Virtus
Strubes 3377	Teutonen	Walthari
Strubes 4926	Thatcher	Weender
Strubes 6339	Timstein	Welcome
Strubes Dickkopf	<i>T. compactum</i> var. <i>creticum</i>	Werla
Sukkula	<i>T. spelta</i> lijn 2	Wichita
Svale	<i>T. spelta</i> var. <i>recens</i>	Wilhelmina***
Svalófs Kronen	<i>T. spaerococcum</i> var. <i>spicatum</i>	Wysokolitewka Sztynnosłoma
Svenno	Tystøfte Smaahvede***	Yeoman II***
Taca	Vaillant	Yga***
Tadépi	Vernal emmer	Zapfs Neuzucht
Tassilo	Vilmorin 23	Zeeuwse tarwe
Tavero	Vilmorin 29	Zweeds landras uit Halland

TABLE 28. Verdorringsgraden der F_1 's in afhankelijkheid van de expressiviteit van de allelen der necrose-genen. Voor de betekenis der cijfers zie tabel 1 op pag. 11; w = zwak, m = matig, s = sterk, wm en ms zijn intermediaire sterkten.

N_{e_1}	N_{e_2}					Totaal Total
	w	wm	m	ms	s	
w	0	0	0-1	1-2	2-3	0-3
m	1-2	3-4	4-5	5-6	6	1-6
s	3-4	5-6	6-7	7-8	8	3-8
Totaal/Total	0-4	0-6	0-7	1-8	2-8	

TABLE 28. Necrosis grades of the F_1 's as dependent on the strength of the necrosis alleles involved. For the figures see table 1 on pag. 11; w = weak, m = moderate, s = strong, wm and ms are intermediate strengths.

B DE VARIATIE IN DE GRAAD VAN NECROSE

INLEIDING

In de voorgaande hoofdstukken is reeds meermalen de aandacht gevestigd op de grote verschillen in verdorringsgraad tussen F_1 's en binnen splitsende populaties. In het nu volgende komt het onderzoek naar de genetische basis van deze variatie aan de orde.

De gegevens voor dit onderzoek werden verkregen door bepalingen en schattingen van de graad van verdorring in F_1 's en in splitsende populaties. De graad van verdorring zou langs directe weg kunnen worden bepaald door van elke plant in verschillende ontwikkelingsstadia vast te stellen, welk percentage van het totale groene plant-oppervlak necrotisch is. Deze methode is te bewerkelijk voor het onderzoek van vele populaties. Alleen ter vergelijking van de verdorringsgraad van enige zwak-

necrotische F_1 's is het geschatte percentage abnormaal bladoppervlak van de jongste twee bladeren in stadium 10.5 (schaal van FEEKES) als maatstaf gebruikt. Voor alle overige gevallen daarentegen (zie tabel 29) werd de verdorringsgraad indirect bepaald door metingen (stengellengte), tellingen (uitstoeiing) en wegingen (1000-korrelgewicht) aan de necrotische planten. De bruikbaarheid van deze indirecte maatstaven voor de verdorringsgraad is experimenteel aangetoond door HERMSEN (1960) en zal in het volgende worden bevestigd.

TABEL 29. Toegepaste maatstaven voor de graad van verdorring.

Populaties <i>Populations</i>	Zwakke necrose <i>Weak necrosis</i>	Matige necrose <i>Moderate necrosis</i>	Sterke necrose <i>Severe necrosis</i>
F_1 's	percentage van totale oppervlak der jongste twee bladeren met symptomen in stadium 10.5 <i>symptom bearing portion in % of total area of youngest two leaves at the end of heading</i>	1000-korrelgewicht en stengellengte <i>1000 grain weight and stem length</i>	eindstadium <i>final stage</i>
splitsend <i>segregating</i>	meestal 1000-korrelgewicht <i>in general 1000 grain weight</i>	stengellengte met schattingscijfers voor aarlose planten <i>stem length with estimated figures for earless plants</i>	eindstadium <i>final stage</i>

TABLE 29. Measures for the degree of necrosis.

Bij het toepassen van de in tabel 29 genoemde maatstaven voor de verdorringsgraad moet rekening worden gehouden met het feit, dat, vooral in de F_1 's, verschillen in heterosis, erfelijke verschillen in 1000-korrelgewicht en stengellengte der rassen en verschillen in uitwendige omstandigheden een zekere variatie teweeg kunnen brengen, die met de necrose geen verband houdt. Hierom zijn de meeste experimenten in verschillende jaren herhaald en met verschillende rassen uitgevoerd.

Door HERMSEN (1960) is reeds aannemelijk gemaakt, dat de genetisch bepaalde variatie in verdorringsgraad berust op:

1. Het bestaan van *verschillende vormen der necrose-genen*; de variatie van de verdrode F_1 's is in hoofdzaak hieraan toe te schrijven.
2. Het effect van de *dosering der necrose-genen*; dit effect is de voornaamste oorzaak van de variatie in splitsende populaties.
3. De invloed van verschillende *'genetic backgrounds'**

Recente onderzoekingen hebben nieuwe gegevens opgeleverd, welke in het nu volgende deel van dit hoofdstuk zijn verwerkt.

* Het begrip genetic background is hier zeer ruim gedacht. Er is nl. mee bedoeld: alle genen buiten de complementaire necrose-genen, die op de verdorringsgraad een invloed kunnen uitoefenen. Hier zij echter reeds verwezen naar de opmerking op pag. 55-56.

B.1 VERSCHILLENDE VORMEN VAN DE NECROSE-GENEN EN HUN LOCALISATIE

De verschillende vormen der necrose-genen konden worden opgespoord door de verdorringsgraad te bepalen van F_1 's (uniforme gendosering), die onder zo gelijk mogelijke uitwendige omstandigheden waren opgekweekt.

De loci der necrose-genen werden voor één Ne_1 -carrier (Prelude) en voor één Ne_2 -carrier (Kharkov) bepaald door middel van de monosome reeksen van deze rassen (TSUNEWAKI, 1960; HERMSEN, nog niet gepubliceerd). Van de overige carrier-rassen, die werden onderzocht, konden de loci der necrose-genen worden afgeleid uit de resultaten van bepaalde triple-kruisingen (tabel 30 en 32) of uit de gegevens over de afstamming van de carriers (VII), zoals hieronder zal blijken.

B.1.1 Het gen Ne_1

Een reeks van 109 kruisingen tussen 9 Ne_7^w -, 11 Ne_7^m - en 7 Ne_7^f -carriers enerzijds en 14 Ne_2 -carriers anderzijds leverde in de F_1 -generatie het volgende resultaat (zie figuur 14).

Het fenotype van de 109 F_1 's varieerde van dood in het één-spruitstadium tot volkomen normaal. Deze grote variatie in verdorringsgraad (voor de niet-letale F_1 's uitgedrukt door het gemiddelde 1000-korrelgewicht) is in de F_1 's met elk der Ne_2 -carriers duidelijk discontinu, waardoor het totaal der F_1 's in 3 gescheiden groepen uiteenvalt. De 34 kruisingen met de Ne_7^f -carriers gaven alle een letale F_1 met verdorringsgraden 7 en 8 (horizontale streepjes onder de abscis in figuur 14); uit de 37 kruisingen met de Ne_7^m -carriers ontstonden matig-necrotische F_1 's met verdorringsgraden 4 en 5 en bij uitzondering 3; de 38 kruisingen met de Ne_7^w -carriers tenslotte gaven in het algemeen zwak-necrotische F_1 's met verdorringsgraden, variërend van 0 tot en met 3. De bovenste lijn in figuur 14 verbindt de, per Ne_2 -carrier, gemiddelde 1000-korrelgewichten van de zwak-necrotische F_1 's, de stippellijn doet hetzelfde bij de matig-necrotische F_1 's.

De grote, discontinue variatie in verdorringsgraad der bovengenoemde F_1 's moet, blijkens het voorgaande, voornamelijk worden toegeschreven aan de zeer verschillende bijdragen, die de Ne_1 -carriers tot het fenotype leveren. Deze verschillende bijdragen kunnen zijn:

- a. drie Ne_1 -genen op verschillende loci
- b. drie allelen van hetzelfde Ne_1 -gen (één locus) en/of
- c. verschillende genetic backgrounds.

Deze drie hypothesen zijn langs directe weg getoetst door middel van triple-kruisingen van het type (Ne_1 -carrier x Ne_1 -carrier) x Ne_2 -carrier, maar ook werden bepaalde aanwijzingen verkregen, doordat een verband kon worden aangetoond tussen de bronnen en de expressiviteit van de necrose-genen van verschillende tarwerassen.

De triple-kruisingen, die werden uitgevoerd om de bovengenoemde hypothesen te

FIG. 14. Gemiddeld 1000-korrelgewicht van 38 zwak-necrotische (ooo), 37 matig-necrotische (...) en 34 letale F_1 's (horizontale streepjes) van kruisingen tussen resp. 9 Ne_1^w -, 11 Ne_1^m - en 7 Ne_1^s -carriers enerzijds en 14 Ne_2 -carriers anderzijds. De Ne_2 -carriers op de abscis zijn gerangschikt volgens het gemiddeld 1000-korrelgewicht van de matig-necrotische F_1 's. Zie verder tekst.

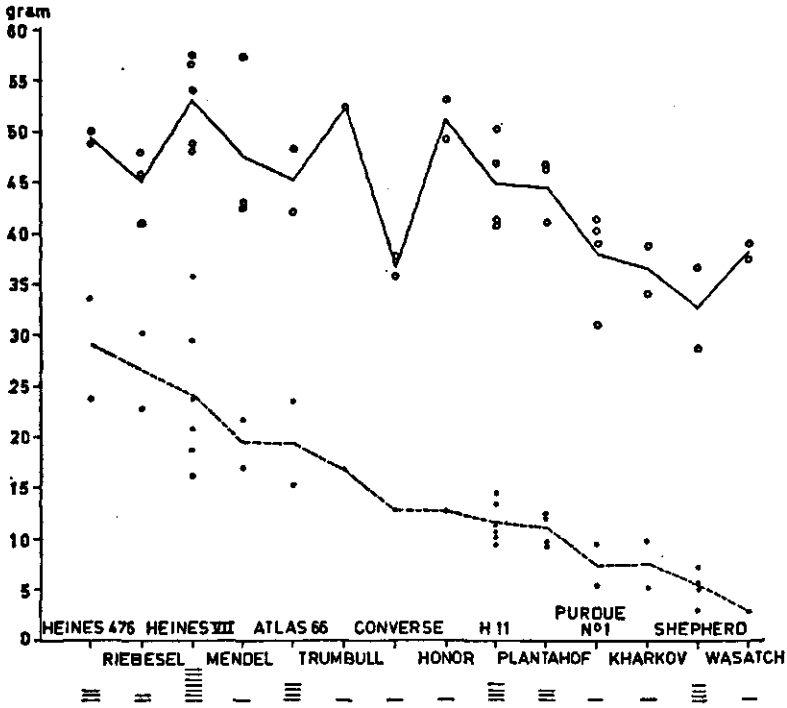


FIG. 14. Average 1000 grain weight of 38 weakly necrotic F_1 's (ooo), 37 moderately necrotic F_1 's (...) and 34 lethal F_1 's (horizontal dashes) involving 9 Ne_1^w -, 11 Ne_1^m - and 7 Ne_1^s -carriers on the one side and 14 Ne_2 -carriers on the other. The Ne_2 -carriers are arranged in order of the average 1000 grain weight of the moderately necrotic F_1 's. See further text.

toetsen, staan vermeld in tabel 30. De Ne_1 -carriers, die voor deze kruisingen werden uitgezocht lopen zeer uiteen, wat betreft de verdorringsgraad, die zij na kruising met bepaalde Ne_2 -carriers teweeg brengen. Zo zijn de F_1 's met het ras Minister in het algemeen zwak-necrotisch, de F_1 's met de rassen Nowinka, Mus, Koga en *Triticum macha* 3 matig-necrotisch, terwijl de F_1 's met Big Club, Marquillo, Felix en Quanah in het algemeen sterk-necrotisch (letaal) zijn.

Indien Ne_1 -genen op verschillende loci de oorzaak zijn van bovengenoemde verschillen (hypothese a) dan wordt bij onafhankelijke splitsing in de triple-kruisingen nrs. 1, 2, 3, 8, 9 en 10 een verhouding van 3 verdord : 1 normaal verwacht. Is daarentegen maar één locus van Ne_1 in het spel, dan zullen alle F_1 -planten verdord zijn.

TABLE 30. Splitsingsverhoudingen verdord:normal in 10 triple-kruisingen van het type (Ne_1 -carrier \times Ne_1 -carrier) \times Ne_2 -carrier.

Nrs. Nos.	Triple-kruisingen <i>Triple crosses</i>	Sterkte Ne_1 - allelen <i>Strength of Ne_1- alleles being tested</i>	Aantal planten <i>Number of plants</i>		Auteur <i>Author</i>
			necr.	norm.	
1	(Minister \times Nowinka) \times Purdue nr. 1	w, m	93	(1)	HERMSEN
2	(Minister \times Big Club) \times Moskou 2453	w, s	43	0	HERMSEN
3	(Big Club \times Mus)* \times Atlas 66	s, m	81	0	HERMSEN
4	(Koga \times Mus) \times Plantahof	m, m	31	0	HERMSEN
5	(Koga \times Mus) \times Mendel	m, m	10	0	HERMSEN
6	(Marquillo \times Big Club) \times Wabash	s, s	20	0	CALDWELL en COMPTON
7	(Marquillo \times Big Club) \times F.H. 16	s, s	26	1	CALDWELL en COMPTON
8	(Felix \times T. macha 3***) \times Riebesel	s, m	39	0	HERMSEN
9	(Felix \times T. macha 3***) \times Canad. 3842	s, m	38	0	HERMSEN
10	(T. macha 3** \times Quannah) \times Canad. 3842	m, s	28	0	HERMSEN

* F_2 -planten van Big Club \times Mus.

** T. macha 3 = *Triticum macha* var. *subletshchumicum* nr. 3 (Sachs 1953).

* F_2 -plants from Big Club \times Mus.

** T. macha 3 = *Triticum macha* var. *subletshchumicum* strain no. 3 (Sachs 1953).

TABLE 30. Ratios necrotic : normal in 10 triple crosses of the type (Ne_1 -carrier \times Ne_1 -carrier) \times Ne_2 -carrier.

Uit tabel 30 blijkt, dat dit laatste het geval is. Hypothese a moet hier dus worden verworpen. De plant zonder symptomen van triple-kruising nr. 1 kan een schijnbaar normale plant zijn: de nakomelingschap wordt in 1962 beoordeeld. Het voorkomen van een normale plant in triple-kruising nr. 7 is door CALDWELL en COMPTON (1943) toegeschreven aan onzuiverheid van Marquillo.

Indien het necrose-gen van alle bovengenoemde Ne_1 -carriers op een zelfde locus is gelegen, kan het zijn, dat allelen van Ne_1 met een verschillende expressiviteit de oorzaak zijn van de grote variatie der F_1 's (hypothese b), maar is het ook mogelijk, dat verschillende genetic backgrounds de grote verschillen in verdorringsgraad bewerken (hypothese c). In het eerste geval zullen twee duidelijk te onderscheiden fenotype-klassen optreden in de F_1 's van de triple-kruisingen nrs. 1, 2, 3, 8, 9 en 10. In het tweede geval kunnen in het algemeen meer dan twee klassen worden verwacht of zelfs een continue verdeling van de stengellengte en het 1000-korrelgewicht.

Opmerking. Indien de genetic background voornamelijk genen omvat, die sterk met de complementaire necrose-genen zijn gekoppeld, is het uiterst moeilijk vast te stellen of hypothese b of c of beide juist zijn. Wanneer daarom in het volgende over multiple allelen of over sterke en zwakke genen gesproken wordt, dan zijn hiermee niet al-

FIG. 15. Stengellengte (•••) van 94 planten van de triple-kruising (Minister \times Nowinka) \times Purdue nr. 1. Op de abscis de normale frequentie-curven: - - - = zwak-necrotische planten, — = matig-necrotische planten.

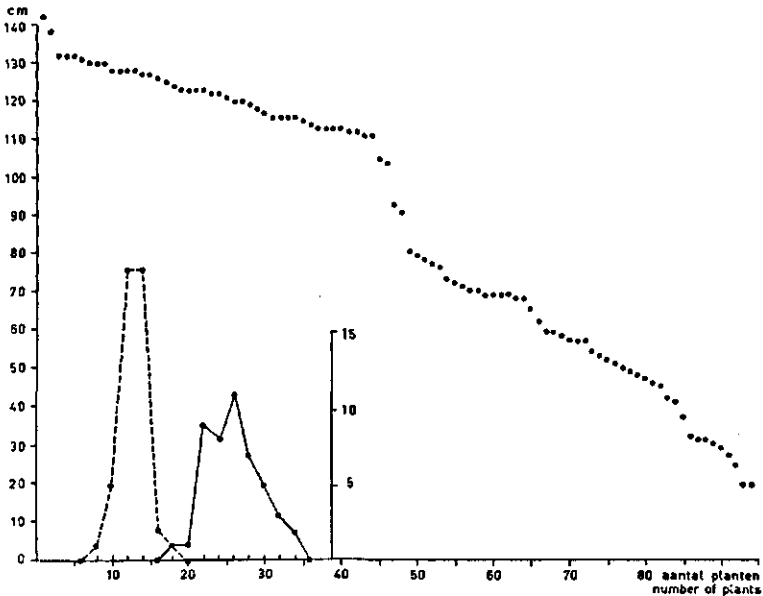


FIG. 15. Stem length (•••) of 94 plants from the triple cross (Minister \times Nowinka) \times Purdue no. 1. The plants are arranged along the absciss in order of stem length. At left on the absciss the normal frequency curves: - - - = weakly necrotic plants, — = moderately necrotic plants.

leen verschillende allelen van een bepaald necrose-gen bedoeld, maar is tevens gedacht aan de mogelijkheid van een constellatie van identieke necrose-genen, die samen met verschillende stelen van zeer sterk gekoppelde background-genen de uitwerking hebben van verschillende allelen van de necrose-genen. In samenhang hiermee worden in het vervolg de genoemde zeer sterk gekoppelde background-genen buiten beschouwing gelaten, wanneer gesproken wordt over genetic background. Uitgaande van deze premissen worden de hypothesen b en c nu verder getoetst.

In figuur 15 is van elk van de 94 planten van de triple-kruising nr. 1 de stengellengte in cm door een punt aangegeven, nadat de planten zijn gerangschikt volgens afnemende stengellengte. De puntenreeks heeft het karakter van een cumulatieve frequentie-curve. Links op de abscis is de normale frequentie-curve getekend.

Foto 11 is een afbeelding van het veldje van triple-kruising nr. 1. Omdat bij het overplanten ongeveer de helft der planten reeds symptomen vertoonde, konden de planten met en zonder symptomen (van elke groep 4 rijen) afzonderlijk worden uitgeplant.

In fig. 15 en foto 11 zijn duidelijk twee fenotype-klassen (verdorringsgraden resp. 2 en 5) te onderscheiden. Dit maakt het waarschijnlijk, dat het verschil in verdorringsgraad tussen Minister- en Nowinka-kruisingen niet berust op verschillen in genetic background, maar op verschil in expressiviteit van het Ne_1 -gen van Minister (zwak) en van Nowinka (matig).

Triple-kruising nr. 2 (Minister x Big Club) x Moskou 2453, leidt tot een overeenkomstige conclusie. Van de 43 F_1 -planten stierven er 22 in het één-spruitstadium (graad 8), terwijl 21 F_1 -planten zwak-necrotisch waren (graad 2-3). Deze twee scherp gescheiden fenotype-klassen tonen de aanwezigheid aan van een sterk Ne_1 -gen in Big Club en een zwak Ne_1 -gen in Minister.

Triple-kruising nr. 3 was van het type (sterk Ne_1 x matig Ne_1) x Ne_2 . Tien F_2 -planten van de kruising Big Club x Mus werden gekruist met de Ne_2 -carrier Atlas 66. Alle 81 planten van de 10 kruisingsfamilies waren verdord. Vijf families bestonden enkel uit letale planten (graad 7), één bevatte alleen matig-necrotische planten (graad 4), terwijl de overige vier families uit twee scherp gescheiden fenotype-klassen bestonden: tabel 31 en figuur 16.

TABEL 31. Frequentie-verdeling van de stengellengte in de kruisingen van Atlas 66 met 10 F_2 -planten van Big Club x Mus.

F_2 -plant-nrs. <i>F₂-plant nos.</i>	Aantal planten in de klassen 0-10, 10-20 etc. <i>Number of plants in the classes</i>										Totaal <i>Total</i>		
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90		100 110	
1									1	2	3	2	8
2	5	11											16
3	2	2	2	0	0	0	0	2	1	1			10
4	2	2											4
5	1	10											11
6	1	5											6
7	2	3	2	0	0	0	0	2	4	1			14
8		2	2										4
9		1	0	0	0	0	0	1	0	1			3
10		1	0	0	0	0	1	0	2	1			5
Totaal letale F_1 's <i>Total lethal F₁'s</i>	9	30	2										
Totaal splitsende F_1 's <i>Total segregating F₁'s</i>	4	7	4	0	0	0	1	5	7	4			
Totaal matig-necr. F_1 's <i>Total mod. necr. F₁'s</i>								1	2	3	2		

TABEL 31. Frequency distribution of the stem length in the crosses of Atlas 66 with 10 F_2 -plants from Big Club x Mus.

Uit tabel 31 en figuur 16 blijkt de duidelijke scheiding tussen de 15 letale en de 17 matig-necrotische planten in de splitsende populaties. Het verschil in verdorrings-

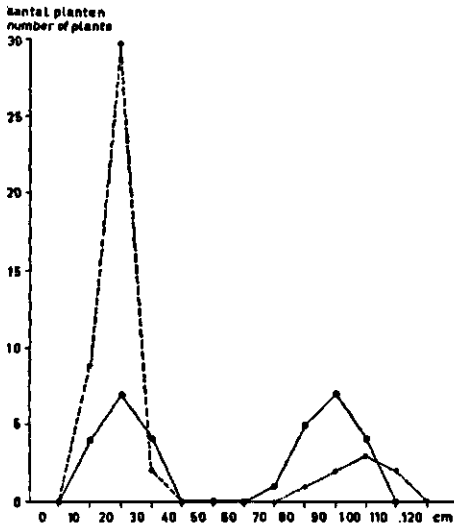


FIG. 16. Frequentie-curven van het totaal aantal planten van de letale (---), de splitsende (—) en de matig-necrotische (.....) populaties van triple-kruising nr. 3 (tabel 30).

FIG. 16. Frequency curves of the total number of individuals of the lethal (---), the segregating (—) and the moderately necrotic (.....) populations from the triple cross no. 3 (table 30).

graad van Mus- en Big Club-kruisingen kan dus worden toegeschreven aan de aanwezigheid van een matig Ne_1 -gen in Mus en een sterk Ne_1 -gen in Big Club.

Eén triple-kruising is niet genoemd in tabel 16 nl. (Koga x Federation) x H 11. De F_1 van Federation x H 11 vertoonde 'firing'-symptomen (graad 2); die van Koga x H 11 was matig-verdord (graad 5). De triple-kruising bestond uit 29 matig-necrotische planten (graad 5) en 41 planten, waarvan de meeste 'firing'-symptomen vertoonden; op sommige planten werden echter zwakke symptomen van progressieve necrose geconstateerd, terwijl er ook enkele fenotypisch normaal waren. Daar de nakomelingschappen van deze planten eerst in 1962 op het veld komen, is nog niet bekend, of alle planten het genotype voor necrose bezaten.

In figuur 17 is het 1000-korrelgewicht van de 70 planten aangegeven en tevens de normale frequentie-curve getekend (vergelijk fig. 15). De twee planten, die op de abscis zijn aangeduid (1000-korrelgewicht = 0), waren letaal.

De scheiding in 2 fenotype-klassen, die in figuur 17 bijzonder sterk uitkomt, doordat het 1000-korrelgewicht is gebruikt als maatstaf voor de verdorringsgraad, maakt de hypothese van verschillende genetic backgrounds als oorzaak van het onderscheid tussen Koga- en Federation-kruisingen onwaarschijnlijk.

Het voorgaande samenvattend, kan worden geconcludeerd, dat in het onderzochte materiaal 3 allelen voorkomen van het necrose-gen Ne_1 , welke allelen duidelijk verschillen in expressiviteit. Indien verschillen in genetic background de variatie in verdorringsgraad van de F_1 's mede bepalen, dan is dit effect klein, vergeleken bij dat van de multiple allelie.

Terwijl in het voorgaande de allele natuur van Ne_1^w , Ne_1^m , en Ne_1^j langs directe weg is aangetoond, zijn er ook indirecte aanwijzingen voor de hypothese der multiple

allelen en tegen de hypothese van verschillen in genetic background als oorzaak van de grote variatie der F_1 's.

Volgens de hypothese der multiple allelie is te verwachten, dat voor rassen, die in de F_1 met bepaalde Ne_2 -carriers een overeenkomstige graad van necrose vertonen, een gemeenschappelijke bron voor het necrose-gen is aan te wijzen, terwijl deze rassen overigens zeer uiteen kunnen lopen qua afstamming en eigenschappen. Volgens de background-hypothese zouden niet de bronnen van het necrose-gen van primair belang zijn, maar wel de genetic backgrounds, dus de verwantschap (afstamming) der rassen.

De rassen Marquillo, Ponca en Felix ontleen hun necrose-gen Ne_2^f aan *Triticum durum* (Iumillo), maar de onderlinge verwantschap is bijzonder gering: Marquillo is een zomertarwe uit de kruising Marquis x Iumillo, Felix is in hoofdzaak uit Duitse, Ponca uit Amerikaanse wintertarwerassen opgebouwd. Toch verschillen deze rassen weinig wat betreft de verdorringsgraad in F_1 's met bepaalde Ne_2 -carriers.

FIG. 17. Duizendkorrelgewicht van de 41 zwak-necrotische (ooo) en 29 matig-necrotische (•••) planten van de triple-kruising (Koga x Federation) x H 11. Normale frequentie-curven op de abscis: - - - = zwak-necrotische planten, — = matig-necrotische planten.

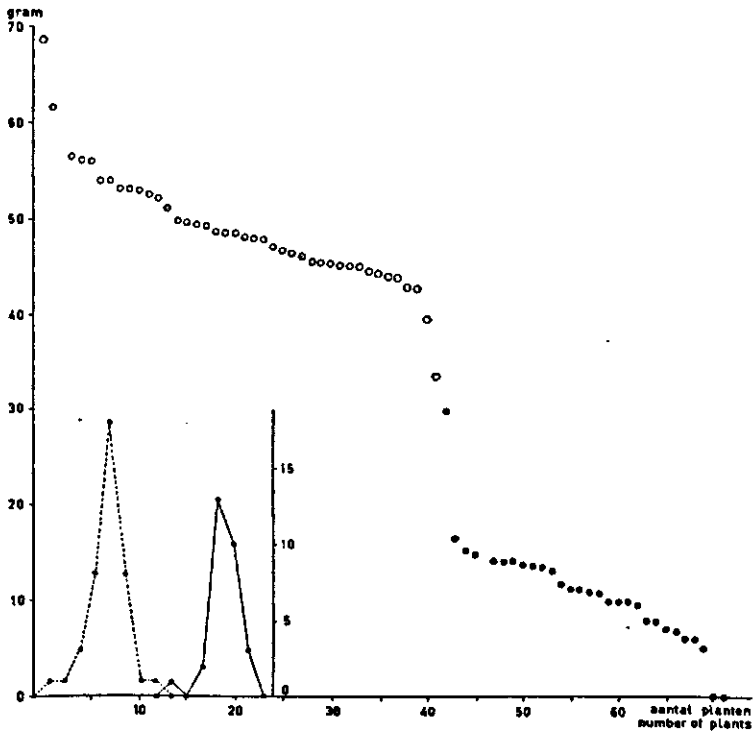


FIG. 17. Thousand grain weight of the 41 weakly necrotic (ooo) and 29 moderately necrotic (•••) plants from (Koga x Federation) x H 11. Normal frequency curves on the abscis: - - - = weakly necrotic plants, — = moderately necrotic plants.

Een overeenkomstig beeld geeft de groep rassen: Garnet, McMurachy, Koga, Lichti Früh, Markgraf, Opal, Probat, Weihenstephan M1 en Fasan. De bron van het gen Ne_1^n van deze rassen is, voor zover bekend, gemeenschappelijk (VII, 1.2) doch eigenschappen en afstamming zijn zeer verschillend. Al deze rassen nu geven met bepaalde Ne_1 -carriers F_1 's met overeenkomstige graad van necrose.

Met behulp van de monosome reeks van het ras Prelude is door TSUNEWAKI (1960) het Ne_1 -gen van dit ras gelocaliseerd op chromosoom 5B (symbool volgens SEARS, 1959). Het ras Nowinka, dat in triple-kruising nr. 1 voorkomt, is ontstaan uit de kruising Preston x Prelude. De door ons onderzochte herkomst van Preston (CI 2958) bleek non-carrier te zijn. Het Ne_1 -gen van Nowinka is dus zeer waarschijnlijk hetzelfde als dat van Prelude en daarom wellicht ook op chromosoom 5B gelegen. Uit de resultaten met de triple-kruisingen nrs. 1 tot en met 7 (tabel 30) volgt dan, dat ook het Ne_1 -gen van de rassen Minister, Big Club, Marquillo, Mus en Koga zijn locus op chromosoom 5B heeft.

Het ras Felix stamt uit een Marquillo-kruising (VII, 1.1), zodat ook het Ne_1 -gen van Felix wellicht op chromosoom 5B ligt. Uit de resultaten met de triple-kruisingen nrs. 8, 9 en 10 mag dan worden geconcludeerd, dat de locus van het Ne_1 -gen van *Triticum macha* 3 en Quanah eveneens op chromosoom 5B voorkomt.

Voor alle rassen, die hun Ne_1 -gen aan dezelfde bronnen ontleen als de hierboven genoemde rassen (zie VII, 1) moet chromosoom 5B eveneens als de meest waarschijnlijke drager van de Ne_1 -locus worden beschouwd.

B.1.2 Het gen Ne_2

Voor het onderzoek van de genetische basis der verschillen tussen Ne_2 -carriers, wat betreft hun bijdrage tot het necrose-fenotype, werden 20 van deze carriers gekruist met het ras Koga (Ne_1^n) en 22 met Mus (ook Ne_1^m). In totaal waren hierbij 39 verschillende Ne_2 -carriers betrokken, waarvan er 19 hun necrose-gen hebben geërfd van Rode Dikkop-, 13 van Mediterranean- en 7 van Crimean-tarwe *. De figuren 18 en 19 geven resp. van de Koga- en de Mus- F_1 's de 1000-korrelgewichten, gerangschikt van hoog naar laag.

Ofschoon de Ne_2 -carriers, die met Koga zijn gekruist, op drie na verschillend zijn van die, welke met Mus werden gekruist, vertonen figuur 18 en 19 toch een overeenkomstig beeld: de F_1 's met het Rode Dikkop-gen links, die met het Mediterranean-gen in het midden en die met het Crimean-gen rechts in de figuren. De verdorringsgraad der F_1 's houdt dus nauw verband met de bron van het Ne_2 -gen. Binnen elk der 3 groepen Ne_2 -carriers komen, wat hun afstamming (en dus hun overige genenbezit) betreft, zeer verschillende rassen voor (VII, 2). Het necrose-gen schijnt dus meer bepalend te zijn voor de verdorringsgraad dan de genetic background.

* Rode Dikkop (uit Engeland afkomstig) is een belangrijke geniteur geweest voor de West-Europese tarweveredeling. Mediterranean en Crimean zijn verzamelnamen voor de tarwes, die in de vorige eeuw resp. uit het Middellandse-Zeegebied en uit de Krim (Rusland) in Amerika zijn ingevoerd en daar belangrijke bronnen werden voor de tarweveredeling.

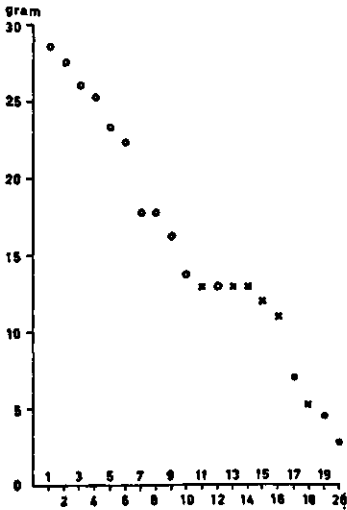


FIG. 18. Gemiddeld 1000-korrelgewicht van 20 F_1 's met Koga (Ne_1^m) als gemeenschappelijke ouder. De 20 Ne_2 -carriers zijn op de abscis met cijfers aangeduid. o = Ne_2 -gen afkomstig van Rode Dikkop, x = Ne_2 -gen van Mediterranean, • = Ne_2 -gen van Crimean.

De Ne_2 -carriers op de abscis zijn:

The Ne_2 -carriers on the absciss are:

- | | | |
|----------------|---------------|-------------------|
| 1. Zanda | 8. Banco | 15. Nittany |
| 2. H 57 | 9. Starke | 16. Trumbull |
| 3. Standard II | 10. Honor | 17. Fultz CI 1923 |
| 4. Heines IV | 11. Fulcaster | 18. Clarkan |
| 5. H 30 | 12. Joncouis | 19. Ridiit |
| 6. Flamingo | 13. Thorne | 20. Wasatch |
| 7. Prima | 14. Dawson | |

FIG. 18. Average 1000 grain weight of 20 F_1 's with Koga (Ne_1^m) as a common parent. The 20 Ne_2 -carriers are indicated by figures on the absciss. o = Ne_2 from Squarehead, x = Ne_2 from Mediterranean, • = Ne_2 from Crimean.

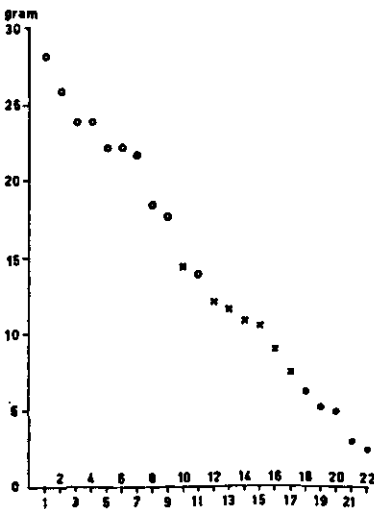


FIG. 19 Gemiddeld 1000-korrelgewicht van 22 F_1 's met Mus (Ne_1^m) als gemeenschappelijke ouder. De 22 Ne_2 -carriers zijn op de abscis met cijfers aangeduid. o = Ne_2 -gen afkomstig van Rode Dikkop, x = Ne_2 -gen van Mediterranean, • = Ne_2 -gen van Crimean.

De Ne_2 -carriers op de abscis zijn:

The Ne_2 -carriers on the absciss are:

- | | | |
|-------------------|-------------|--------------------|
| 1. Standard II | 9. Fleuron | 16. Leap CI 4823 |
| 2. Bastard II | 10. Fulhio | 17. Ashland |
| 3. Stamm 24, 911 | 11. Saxo | 18. Nebraska |
| 4. Stamm 24, 1008 | 12. Forward | 19. Kharkov |
| 5. Marchal | 13. Currell | 20. Ridiit |
| 6. Hesbignon | 14. Seneca | 21. Minturki - SVP |
| 7. Ankar II | 15. Nittany | 22. Montana nr. 36 |
| 8. Prés. Rivérain | | |

FIG. 19. Average 1000 grain weight of 22 F_1 's with Mus (Ne_1^m) as a common parent. The 22 Ne_2 -carriers are indicated by figures on the absciss. o = Ne_2 from Squarehead, x = Ne_2 from Mediterranean, • = Ne_2 from Crimean.

Ne_2 -genen met een expressiviteit, die overeenkomt met die van het Crimean-gen, worden in het vervolg aangeduid als Ne_2^2 . Dit is de sterkste vorm van Ne_2 , die tot nu toe gevonden is in tarwe. Ne_2 -genen met een expressiviteit, die overeenkomt met die van het Mediterranean-gen en het Rode Dikkop-gen, worden gesymboliseerd door resp. Ne_2^{ms} en Ne_2^m .

Een zwakke vorm van Ne_2 (Ne_2^w) is pas de laatste jaren ontdekt (MARTIN, 1958; HERMSEN, 1959; FEEKES, 1960; DANTUMA, 1961) in een kweektarwe van TSITSIN

('Hybrid 1') en in de rassen Heines III, Varma en Vakka. Deze rassen geven met de Ne_7^+ -carriers fenotypisch normale F_1 's, met Ne_7^+ -carriers zwak-necrotische F_1 's en met Ne_7^+ -carriers matig-necrotische F_1 's (verdorringsgraad 3 en 4). Dit was des te opvallender, omdat het gen Ne_7^+ van Felix, Marquillo etc. tot dan toe met vrijwel alle onderzochte Ne_2 -carriers letale F_1 's had geproduceerd.

Ten aanzien van het Ne_2 -gen van Rode Dikkop dient te worden opgemerkt, dat dit in sommige rassen (Banco, Starke, Saxo) een grotere expressiviteit schijnt te hebben dan in andere (Heines IV, Flamingo, H 57). Dergelijke verschillen zijn in twee opeenvolgende jaren gevonden en komen ook voor in de gegevens van SCHMALZ (1959). In IX, 6 komen we hierop terug.

Met de carriers van verschillende vormen van Ne_2 werden triple-kruisingen uitgevoerd, om te onderzoeken of deze vormen op één locus ofwel op verschillende loci zijn gelegen: tabel 32. De triple-kruisingen bevatten rassen met het Crimean-gen (Kharkov), met het Mediterranean-gen (Jones Fife, Shepherd, Wabash, Trumbull), met het Rode-Dikkop-gen (Heines IV, Heines 476 en Mendel), voorts een selectie uit een Zwitsers landras (Plantahof) en een ras, dat volgens opgave van de kweker uit een *Triticale* is voortgekomen (Riebesel).

TABEL 32. Splitsingsverhoudingen in 8 triple-kruisingen van het type (Ne_2 -carrier \times Ne_2 -carrier) \times Ne_1 -carrier.

Nrs. Nos.	Triple-kruisingen <i>Triple crosses</i>	Aantal planten <i>Number of plants</i>		Auteur <i>Author</i>
		necr.	norm.	
1	(Kharkov \times Jones Fife) \times Prelude	252	1	TSUNEWAKI
2	(Riebesel \times Shepherd) \times Prelude	40	0	HERMSEN
3	(Riebesel \times Mendel) \times Eskişchir 220-39	3	0	HERMSEN
4	(Heines 476 \times Mendel) \times Mus	71	1	HERMSEN
5	(Plantahof \times Riebesel) \times Mus	7	0	HERMSEN
6	(Heines VII \times Plantahof) \times Eskişchir 220-39	15	0	HERMSEN
7	(Mendel \times Heines IV) \times Koga	24	0	HERMSEN
8	(Wabash \times Trumbull) \times Marquillo	42	0	CALDWELL en COMPTON

TABLE 32. Segregation ratios in 8 triple crosses of the type (Ne_2 -carrier \times Ne_2 -carrier) \times Ne_1 -carrier.

Uit tabel 32 blijkt, dat, afgezien van een enkele normale plant, de F_1 's van de triple-kruisingen alleen uit verdorde planten bestaan. Het voorkomen van een normale F_1 -plant in triple-kruising nr. 1 is door TSUNEWAKI (1960) toegeschreven aan 'incomplete expression of lethality'. In triple-kruising nr. 4 bleek de normale F_1 -plant geen verdorde planten in de nakomelingschap te produceren, ofschoon deze wel konden worden verwacht (gendoserings-effect), indien TSUNEWAKI's verklaring op dit geval van toepassing was. Alternatieve verklaringen voor het af en toe voorkomen van een normale plant in zulke triple-kruisingen zijn: onzuiverheid van de carrier-

rassen, ofwel het voorkomen van gameten met 20 chromosomen, hetgeen vooral in bastaarden niet zeldzaam is (RILEY en KIMBER, 1961).

In elk van de in tabel 32 genoemde triple-kruisingen blijkt maar één Ne_2 -locus betrokken te zijn. Het Ne_2 -gen van Kharkov (Crimean) is door TSUNEWAKI (1960) en door HERMSEN (nog niet gepubliceerd) met de monosomie reeks van Kharkov* gelocaliseerd op chromosoom 2A (symbool volgens SEARS, 1959). Dus ook het gen van Jones Fife (Mediterranean) ligt op chromosoom 2A. Hetzelfde geldt wellicht ook voor Shepherd, Wabash en Trumbull, omdat deze rassen ook het Mediterranean-gen bezitten (VII, 2.4). Uit de resultaten met de triple-kruisingen nrs. 2 tot en met 7 kan worden afgeleid, dat dan ook het necrose-gen van de andere Ne_2 -carriers op chromosoom 2A ligt.

Het zwakke gen Ne_2^{so} van de groep Varma, Vakka, Kweektarwe en Heines III komt voor in twee triple-kruisingen, die een aparte bespreking behoeven. Het zijn (Heines III x Plantahof) x Mus, bestaande uit 162 planten en (Heines III x Plantahof) x Prelude, bestaande uit 135 planten.

De F_1 van Heines III x Mus was fenotypisch normaal, terwijl in de F_2 naast necrotische en normale planten ook necrotische en groene dwergen optraden. De F_1 van Plantahof x Mus bestond geheel uit necrotische dwergen. In de triple-kruising

FIG. 20. Frequentie-curven van de stengellengte van de fenotypisch normale (---) en de verdorde planten (—) van de triple-kruisingen (Heines III x Plantahof) x Mus (links) en (Heines III x Plantahof) x Prelude (rechts).

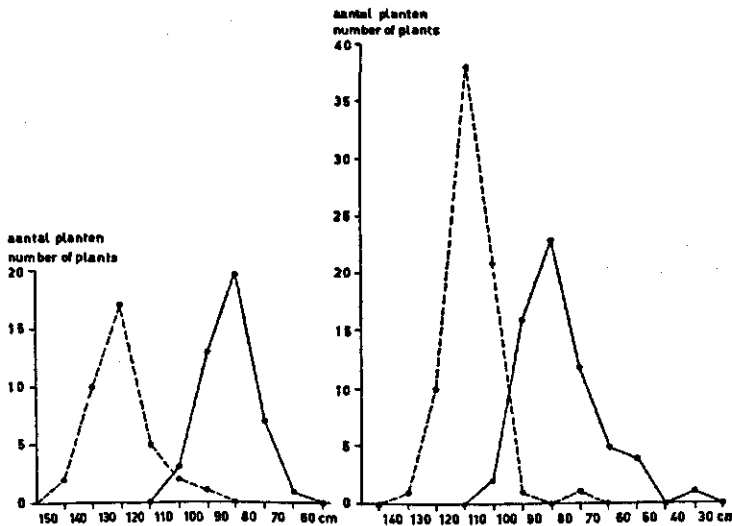


FIG. 20. Frequency curves of the stem length of the phenotypically normal (---) and the necrotic (—) plants from the triple crosses (Heines III x Plantahof) x Mus (left) and (Heines III x Plantahof) x Prelude (right),

* The author would like to express his gratitude to Dr. B. C. Jenkins for sending seed of his Kharkov monosomic series.

(Heines III x Plantahof) x Mus werd de verhouding 1 : 1 : 1 : 1 verwacht voor deze 4 typen planten. Gevonden werd 44 necrotisch : 37 normaal : 32 necrotische dwergen : 49 groene dwergen ($P_{1:1:1:1} = 0,30-0,20$), d.i. 76 necrotische : 86 niet-necrotische planten ($P_{1:1} = 0,50-0,30$). In de andere triple-kruising trad de verhouding 63 necrotisch : 72 normaal op ($P_{1:1} = 0,50-0,30$).

De nakomelingschap van alle fenotypisch normale planten zal in 1962 worden getoetst op het optreden van verdorde planten. Het ontbreken van een tussenklasse tussen verdorde planten en fenotypisch normale planten (figuur 20) en voorts de betrouwbare 1 : 1-verhouding wijzen in de richting van multiple allelie. In figuur 20 zijn de frequentiecurven van de stengellengte gegeven van de verdorde en de fenotypisch normale F_1 -planten uit de bovengenoemde triple-kruisingen. Er blijken in beide gevallen 2 fenotype-klassen op te treden.

Samenvattend kan worden gezegd, dat in het onderzochte materiaal van het gen Ne_1 op chromosoom 5B drie allelen en van het gen Ne_2 op chromosoom 2A minstens 3 (of 4) allelen voorkomen, die onderling verschillen in expressiviteit. Of en in hoeverre de genetic background de verschillen tussen F_1 's mede bepaalt, is niet bekend. Zie ook IX, 6 en de opmerking op pag. 55-56.

Het onderscheid tussen Ne_1^w , Ne_1^r en N_1^r is in het onderzochte materiaal groter dan tussen de allelen van Ne_2 (vergelijk fig. 14 met fig. 18 en 19); alleen Ne_2^w is van de overige Ne_2 -allelen duidelijk verschillend.

B.1.3 Correlatie tussen de graad van necrose van F_1 's en de hieruit ontstane F_2 's

De uiteenlopende expressiviteit van de allelen van Ne_1 en Ne_2 komt, behalve in de F_1 's, ook tot uiting in het necrotische deel van de hieruit ontstane F_2 -populaties (in het nu volgende aangeduid als necr- F_2), zoals blijkt uit de figuren 21 en 22.

De correlatie tussen F_1 en necr- F_2 in de Koga-serie ($r = 0,83$) en de *caesium*-serie ($r = 0,89$) toont een gemeenschappelijke oorzaak van de variatie aan. Deze is de verschillende expressiviteit van de Ne_2 -allelen van de op de abscis der figuren genoemde rassen. In de Minister- en Panter-serie bestaat geen significante correlatie tussen F_1 en necr- F_2 ($r =$ resp. $-0,17$ en $+0,09$), doordat de F_1 's met deze rassen fenotypisch normaal zijn of zo zwak necrotisch, dat de stengellengte niet of bijna niet wordt gereduceerd.

Met het bovenstaande is aangetoond, dat de expressiviteit van de necrose-genen niet alleen bepalend is voor de gemiddelde verdoringsgraad der F_1 's, maar ook voor die van de necr- F_2 's.

Voorts blijkt uit de figuren, dat van elk der kruisingen de necr- F_2 een sterkere verdoringsgraad bezit dan de F_1 . In de volgende paragraaf zal blijken dat de hoofdoorzaak hiervan ligt bij een doseringseffect van de necrose-genen. De schommelingen in verdoringsgraad van jaar tot jaar (VI, 2.1) en wellicht ook het kleinere heterosis-effect der F_1 's in vergelijking met dat van corresponderende F_1 's veroorzaken variaties, die door het gendoserings-effect worden overheerst.

FIG. 21. Gemiddelde stengellengte (in % van het oudergemiddelde) van F_1 en necr- F_2 van kruisingen tussen Minister ($Ne_1^{w_1}$) en Koga (Ne_1^m) enerzijds en de op de abscis genoemde Ne_2 -carriers anderzijds. F_1 's geteeld in 1959, F_2 's in 1960.

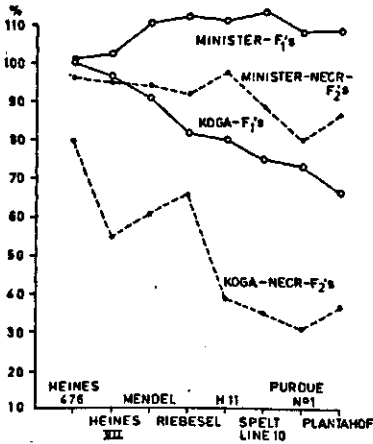


FIG. 21. Average stem length (in % of the midparent value) of F_1 and necrotic part of F_2 from crosses of Minister ($Ne_1^{w_1}$) and Koga (Ne_1^m) with the Ne_2 -carriers mentioned on the absciss. F_1 's were grown in 1959, F_2 's in 1960.

FIG. 22. Gemiddelde stengellengte (in % van het oudergemiddelde) van F_1 en necr- F_2 van kruisingen tussen Panter ($Ne_1^{w_1}$) en caesium 0111 (Ne_1^m) enerzijds en de op de abscis genoemde Ne_2 -carriers anderzijds. Panter-serie geteeld in 1959 en 1960, de caesium-serie in 1960 en 1961.

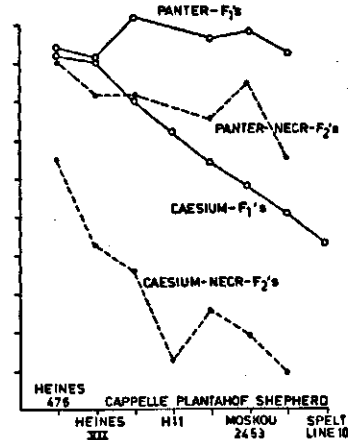


FIG. 22. Average stem length (in % of midparent value) of F_1 and necrotic part of F_2 from crosses of Panter ($Ne_1^{w_1}$) and caesium 0111 (Ne_1^m) with the Ne_2 -carriers mentioned on the absciss. Panter-series grown in 1959 and 1960; the caesium-series in 1960 and 1961.

B.2 HET DOSERINGSEFFECT VAN DE NECROSE-GENEN

Het doseringseffect van de necrose-genen houdt in, dat de verdoringsgraad van een plant sterker is, naarmate zij meer dominante necrose-allelen draagt. De mogelijke doses in het geval van complementaire necrose zijn 2 ($Ne_1ne_1Ne_2ne_2$), 3 ($Ne_1Ne_1Ne_2ne_2$ en $Ne_1ne_1Ne_2Ne_2$) en 4 ($Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2$). In tabel 33 is een overzicht gegeven van de verwachte frequenties van de verschillende gendoseringen in F_1 's, in terugkruisingen, in 9 : 7- en in 3 : 1-populaties. Tevens is voor de groep verdorde planten uit elke populatie aangegeven, hoeveel procent van het totaal aantal loci der necrose-genen wordt bezet door dominante allelen.

Op grond van het voorgaande mag theoretisch het volgende verwacht worden. De F_1 is uniform qua verdoringsgraad. De groep necrotische planten uit terugkruisingen bestaat voor de helft uit planten met een verdoringsgraad, die met die van de F_1 overeenkomt, terwijl de andere helft der planten een sterkere verdoringsgraad vertoont (zie figuur 23). De groep necrotische planten uit 9 : 7-populaties splitst qua

TABEL 33. Percentage planten met gendosis 2, 3 en 4 in de F_1 en in enige splitsende populaties. Laatste kolom: percentage dominante allelen in de groep necrotische planten van elke populatie.

Populaties <i>Populations</i>	% verdorpe planten <i>% of necr. plants</i>	% planten met dosis <i>% of plants with dosage</i>			Zie opschrift <i>See caption</i>
		2	3	4	
F_1	100	100	0	0	50
Terugkruising	50	25	25	0	62,5
<i>Backcross</i>					
Splitsend in 9:7	56,3	25	25	6,3	66,7
<i>Segregating into 9:7</i>					
Splitsend in 3:1	75	0	50	25	81,3
<i>Segregating into 3:1</i>					

TABLE 33. Percentage of plants with gene dosage 2, 3 and 4 in the F_1 and in some segregating populations. Last column: percentage of dominant alleles in the group of necrotic plants from each population.

verdorringsgraad in 4 : 4 : 1 (zie fig. 29, populatie IV-11). De groep necrotische planten uit 3 : 1-populaties splitst voor verdorringsgraad in 2 : 1 (zie de 3 : 1-populaties in figuur 34). De gemiddelde verdorringsgraad der groep necrotische planten neemt toe van de F_1 naar de 3 : 1-populaties.

In het volgende zal worden aangetoond, dat de grootte van het gendoserings-effect afhankelijk is:

1. van de eigenschap, die wordt gebruikt als maatstaf voor de graad van verdorring (B.2.1),
2. van de expressiviteit van de betrokken necrose-genen (B.2.2) en
3. van de genetic background (B.3).

De invloed van de uitwendige omstandigheden op het gendoserings-effect komt in IX, 8 ter sprake.

B.2.1 Het gendoserings-effect en de maatstaf voor verdorringsgraad

Voor splitsende populaties van sterk- en van matig-necrotische kruisingen is het 1000-korrelgewicht als maatstaf voor de verdorringsgraad ongeschikt, omdat alle of een deel der necrotische planten letaal zijn. Alleen met behulp van zwak-necrotische kruisingen zijn stengellengte en 1000-korrelgewicht dus te vergelijken ten aanzien van hun merites als maatstaf voor de verdorringsgraad. De eigenschap, die het gendoserings-effect het duidelijkst tot uiting brengt, registreert het nauwkeurigst de necrose-geotypen en verdient daarom de voorkeur.

Uit een onderzoek van vele splitsende populaties is gebleken, dat het 1000-korrelgewicht het grootste 'oplossend vermogen' bezit, hetgeen wordt gedemonstreerd door de figuren 23 en 24, die frequentie-curven geven van de stengellengte en van het

1000-korrelgewicht van de terugkruising Plantahof x (Plantahof x Panter) en van de F_2 van Riebesel x Minister. Alleen de necrotische planten zijn opgenomen. De planten zijn langs de abscis gerangschikt in volgorde van stengellengte en 1000-korrelgewicht. Van alle F_2 -planten der kruising Riebesel x Minister is een F_3 en waar nodig ook nog een reeks F_4 's beoordeeld, zodat het genotype voor necrose van alle F_2 -planten bekend is: zie figuur 24. Uit de terugkruising werd van alle matig-necrotische en voorts van 6 zwak-necrotische planten een nakomelingschap beoordeeld. Alle matig-necrotische planten produceerden een 3 : 1-nakomelingschap; de nakomelingschappen van de 6 zwak-necrotische planten splitsten in 9 : 7. De gendosering is dus resp. 3 en 2: figuur 23.

Het voordeel van het 1000-korrelgewicht als maat voor de necrose in zwak-necrotische kruisingen springt hier in het oog. Terwijl de frequentie-curven van de stengellengte in figuur 24 elkaar vrijwel bedekken, zijn ze in de curven van het 1000-korrel-

FIG. 23. Duizendkorrelgewicht (boven) en stengellengte (onder) van de verdorde BC_1 -planten van Plantahof x (Plantahof x Panter). De planten zijn gerangschikt op volgorde van 1000-korrelgewicht en stengellengte; pijl omhoog = dosis 2, pijl omlaag = dosis 3, geen pijl = genotype niet bepaald. Normale frequentie-curve van 1000-korrelgewicht en stengellengte resp. rechts boven en links beneden.

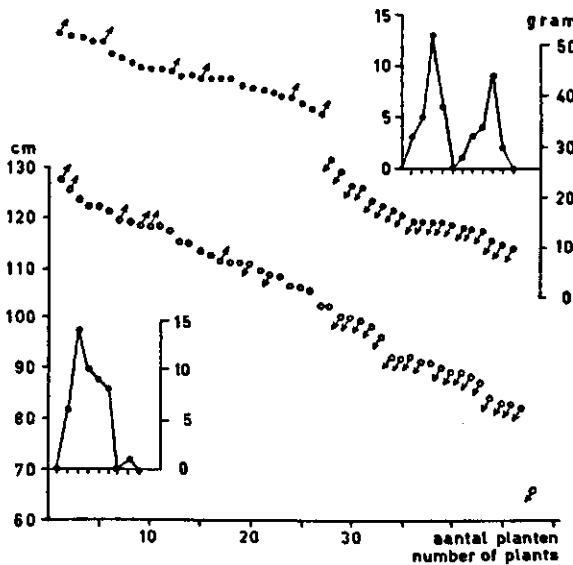


FIG. 23. Thousand grain weight (upper part) and stem length (lower part) of the necrotic BC_1 -plants from Plantahof x (Plantahof x Panter). The plants are arranged in order of 1000 grain weight and stem length respectively; arrow up = dosage 2, arrow down = dosage 3, no arrow = genotype not determined. Normal frequency curve of 1000 grain weight above at right, that of stem length below at left.

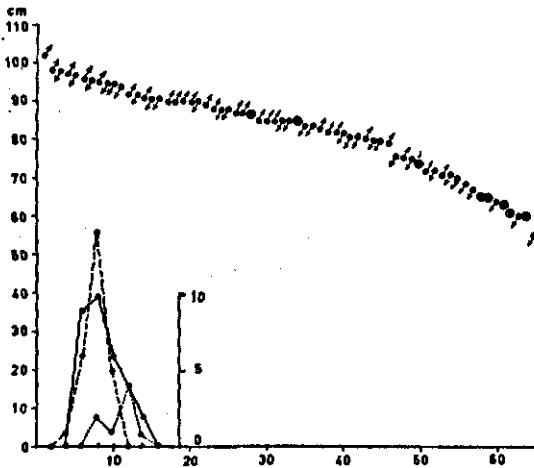


FIG. 24. Stengellengte (boven) en 1000-korrelgewicht (onder) van de verdroorde planten uit een F_2 van Riebesel \times Minister; pijl omhoog = dosis 2, pijl omlaag = dosis 3, \odot = dosis 4. Normale frequentie-curven links op de abscis: - - - dosis 2, — dosis 3, dosis 4.

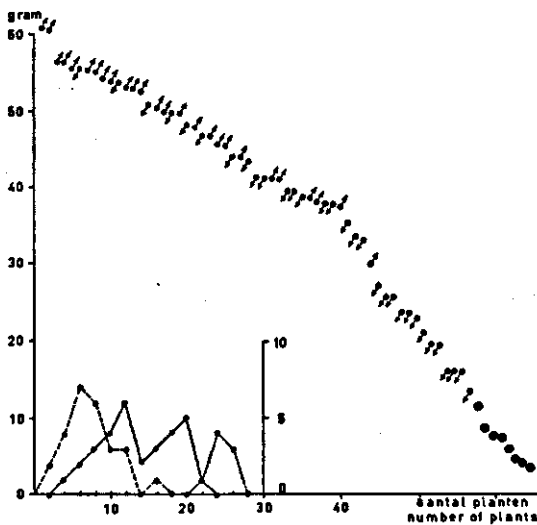


FIG. 24. Stem length (above) and 1000 grain weight (below) of the necrotic plants from an F_2 of Riebesel \times Minister; arrow up = dosage 2, arrow down = dosage 3, \odot = dosage 4. Normal frequency curves at the left on the abscis: - - - dosage 2, — dosage 3, dosage 4.

gewicht afzonderlijk te onderscheiden. De curve der F_2 -planten met dosis 3 is tweetoppig, hetgeen zou kunnen worden toegeschreven aan het feit, dat deze groep planten 2 genotypen bevat nl. $Ne_1Ne_1Ne_2ne_2$ en $Ne_1ne_1Ne_2Ne_2$. In figuur 23 is de stengellengte-curve ééntoppig, de 1000-korrelgewicht-curve daarentegen duidelijk tweetoppig.

Het effect der gendosering wordt dus in zwak-necrotische kruisingen door de stengellengte vaag, door het 1000-korrelgewicht duidelijk geregistreerd.

B.2.2 Invloed van de expressiviteit der necrose-genen op het doseringseffect

Necrose-genen met zwakke, met matige en met sterke expressiviteit zullen in het vervolg worden aangeduid als resp. zwakke genen (Ne_1^w, Ne_2^w), matige genen (Ne_1^m, Ne_2^m) en sterke genen (Ne_1^s, Ne_2^s).

Als maat voor de verdoringsgraad is in deze paragraaf de stengellengte gekozen, om schattingen van het gendoseringseffect in de F_2 's, die letale planten bevatten, mogelijk te maken. Met het gendoseringseffect is hier derhalve bedoeld: het effect der gendosering via de verdoringsgraad op de stengellengte.

Ter bestudering van de invloed van de sterkte der necrose-genen op het doseringseffect werd als volgt te werk gegaan.

F_1 's en F_2 's van 9 kruisingen, waarin necrose-genen van verschillende sterkte zijn betrokken (tabel 34, kolom 1, 2 en 3), werden elk, geflankeerd door een rij van beide ouders, opgekweekt, zoals in hoofdstuk IV is beschreven. Na herhaalde beoordeling van de verdoringsymptomen gedurende de groeiperiode, werd tenslotte de stengellengte van alle planten bepaald door metingen of schattingen (aarloze F_2 -planten) en uitgedrukt in procenten van het gemiddelde der ouders, omdat de F_1 's in een

FIG. 25. Gemiddelde stengellengte van de F_1 (linker-kolommen) en van de verdrode F_2 -planten met resp. dosis 2, 3 en 4 (rechter kolommen) van de 9 in tabel 36 genoemde kruisingen; gearceerd = gendoseringseffect van dosis 2 → 3; gestippeld = gendoseringseffect van dosis 3 → 4.

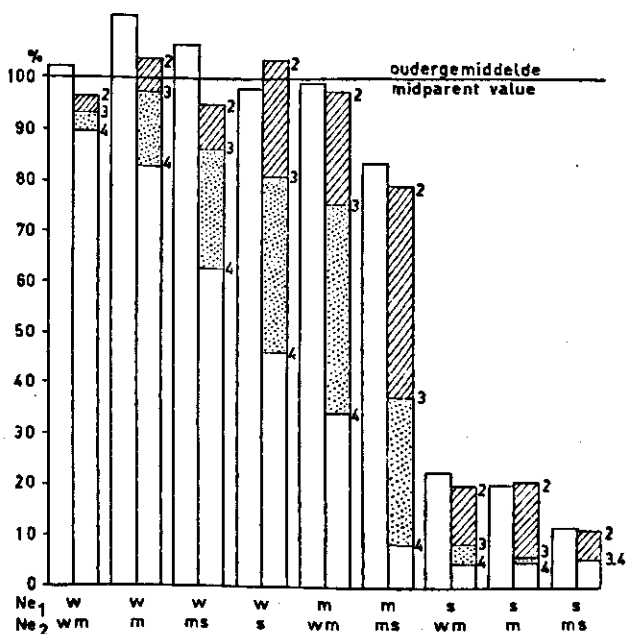


FIG. 25. Average stem length of the F_1 (left columns) and of the necrotic F_2 -plants with dosage 2, 3 and 4 respectively (right columns) from the 9 crosses mentioned in table 36; hatched = difference between dosage 2 and 3; stippled = difference between dosage 3 and 4.

FIG. 26. Frequentie-curven van de stengellengte van verdorde F_3 -planten met gendosis 2 (- - -), 3 (—) en 4 (.....) uit de kruisingen Riebesel \times Minister (a), Canad. 3842 \times Funo (b), Koga \times Heines 476 (c) en Koga \times H 11 (d).

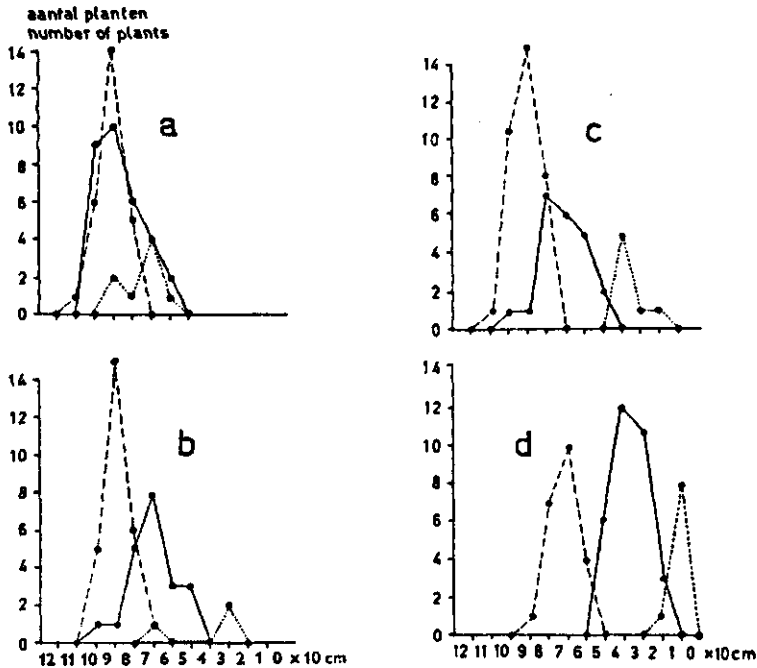


FIG. 26. Frequency curves of the stem length of necrotic F_3 -plants with gene dosage 2 (- - -), 3 (—) and 4 (.....) from Riebesel \times Minister (a), Canad. 3842 \times Funo (b), Koga \times Heines 476 (c) and Koga \times H 11 (d)

ander jaar en op andere grond werden geteeld dan de F_3 's. Vervolgens werd van alle niet-letale, verdorde F_3 -planten de gendosering vastgesteld aan de hand van de in hun F_3 - (en zo nodig ook hun F_4 -) nakomelingschappen gevonden verhoudingen verdord: normaal, terwijl de gendosering van de letale F_3 -planten werd afgeleid uit de plaats in de cumulatieve frequentie-curven der stengellengte (fig. 27 geeft enkele van deze curven). Daarna werd van elke groep planten met een zelfde gendosering de gemiddelde stengellengte berekend, zodat per kruising 3 gemiddelden werden verkregen en het effect der gendosering van dosis 2 \rightarrow 3 en van dosis 3 \rightarrow 4 kon worden berekend. De resultaten zijn weergegeven in tabel 34 en in de figuren 25 en 26.

Uit tabel 34 en de figuren 25 en 26 blijkt, dat de gen-doseringseffecten het kleinst zijn in de 3 zwak-necrotische en in de 3 sterk-necrotische kruisingen met dit verschil, dat in de eerste drie het effect van dosis 3 naar dosis 4 het grootst is en in de laatste 3 juist het effect van dosis 2 naar dosis 3 domineert. De grootste doseringseffecten vertonen de drie middelste kruisingen, zowel van dosis 2 naar 3 als van dosis 3 naar 4.

TABEL 34. Effect van de gendosering op de stengellengte in % van het gemiddelde van de ouders.

Kruisingen <i>Crosses</i>	Sterkte van <i>Strength of</i>		Doserings-effect in de F_2 <i>Dosage effect in F_2</i>	
	Ne_1	Ne_2	dosis 2→3 <i>dosage 2→3</i>	dosis 3→4 <i>dosage 3→4</i>
Heines 476 × Minister	w	wm	3,3	3,7
Riebesel × Minister	w	m	6,2	14,1
Plantahof × Minister	w	ms	10,0	22,3
Canad. 3842 × Funo	w	s	22,5	34,7
Koga × Heines 476	m	wm	22,3	40,4
Koga × H 11	m	ms	42,1	29,3
H 100 × Felix	s	wm	11,5	3,6
Marquillo × Atlas 66	s	m	15,7	0,6
Big Club × Plantahof	s	ms	6,4	0

TABLE 34. Effect of gene dosage on stem length in % of midparent value.

Uit figuur 25 blijkt verder, dat in de meeste kruisingen de gemiddelden der F_1 's hoger liggen dan die der dubbelheterozygoten in de F_2 's. Misschien houdt dit verband met de omstandigheid, dat de F_1 's in een ander jaar en op vruchtbaardere grond werden opgekweekt dan de F_2 's, ofschoon er is getracht deze milieu-verschillen zo goed mogelijk te compenseren, door de stengellengten uit te drukken in het gemiddelde van de ouders. Een andere verklaring zou kunnen zijn, dat in de F_2 een kleiner heterosis-effect werkzaam is dan in de F_1 's.

Wat het verloop van de frequentiecurven van de F_2 's betreft (fig. 27), kan worden gezegd, dat een scheiding in de F_2 -curven tussen dosis 2 en 3 en tevens tussen dosis 3 en 4 alleen gevonden wordt in sommige matig-necrotische kruisingen. De curven vertonen dan 3 fenotype-klassen met frequenties 4 : 4 : 1 (fig. 27c). Wordt de verdorrings-graad sterker, dan valt in de curve eerst de scheiding weg tussen dosis 3 en 4, zodat 2 fenotype-klassen overblijven met frequenties van resp. 4 en 5 (= 4 + 1) (fig. 27d) en vervolgens ook die tussen 2 en 3, zodat de frequentiecurve dan – op laag niveau – continu verloopt (fig. 27e). Wordt daarentegen de verdorringsgraad zwakker, dan verdwijnt eerst de scheiding tussen dosis 2 en 3, waardoor 2 fenotype-klassen ontstaan met frequenties van resp. 8 (= 4 + 4) en 1 (fig. 27b) en vervolgens ook die tussen dosis 3 en 4, waarmee de frequentiecurve dan – op hoog niveau – een continu verloop heeft gekregen (fig. 27a).

Hoe sterker het effect der gendosering is, des te duidelijker is de groepering van de genotypen in bepaalde fenotype-klassen (fig. 27c). Naarmate het doseringseffect zwakker wordt, wordt de groepering der necrose-genotypen meer verstoord (fig. 27b). Verloopt de puntenreeks continu en is bovendien de variatie van de verdorringsgraad in de populatie klein, dan komen de necrose-genotypen over de hele curve verspreid voor (fig. 27a).

Tot nu toe werden de F_2 -individuen met dosis 3 als één groep beschouwd, zonder er rekening mede te houden, dat deze groep twee genotypen omvat, nl. $Ne_1Ne_1Ne_2ne_2$

FIG. 27. Stengellengte van de verdorde F_2 -planten uit Heines 476 \times Minister (a), Koga \times Heines 476 (b), Koga \times H 11 (c), *caesium* O111 \times Wabash (d) en H 100 \times Felix (e); pijl omhoog = dosis 2, pijl omlaag = dosis 3, \odot = dosis 4, dubbele pijl = dosis onzeker, overige tekens = letaal of dosis niet bepaald. Bovenaan rechts: oudergemiddelde van de kruisingen a, b etc.

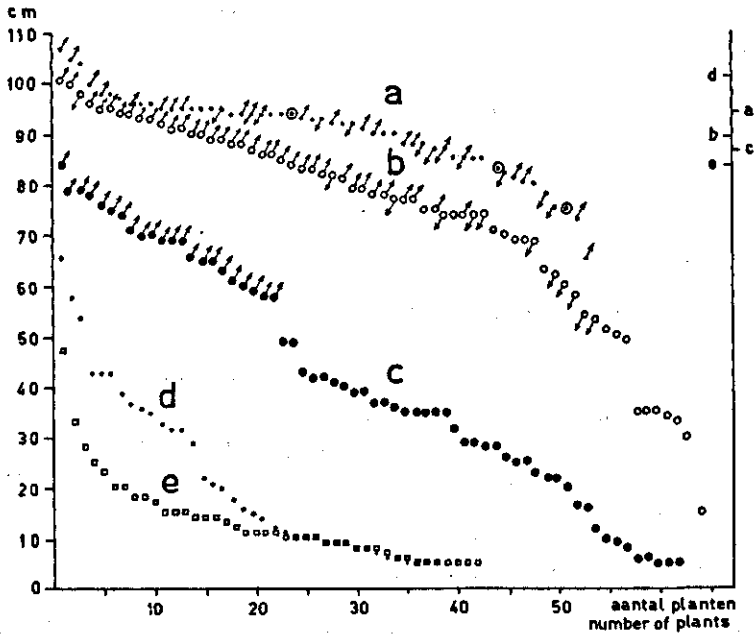


FIG. 27. Stem length of the necrotic F_2 -plants from Heines 476 \times Minister (a), Koga \times Heines 476 (b), Koga \times H 11 (c), *caesium* O111 \times Wabash (d) and H 100 \times Felix (e); arrow up = dosage 2, arrow down = dosage 3, \odot = dosage 4, double arrow = dosage ambiguous, remaining signs = lethal or dosage not determined. Above at right: midparent value of the crosses a, b etc.

en $Ne_1ne_1Ne_2Ne_2$. Indien de sterkte van Ne_1 en Ne_2 niet veel verschilt, is deze werkwijze geoorloofd. Is de sterkte van Ne_1 en Ne_2 zeer verschillend, dan is te verwachten dat de verdorringsgraad van de enkelheterozygote F_2 -planten sterker zal variëren dan die van de planten met dosis 2 en 4. De frequentiecurven in figuur 26 (a en b) wijzen inderdaad in deze richting, terwijl in figuur 24 de frequentiecurve van de enkelheterozygote individuen zelfs tweekoppig is.

Van 11 enkelheterozygote F_2 -planten van de kruisingen Plantahof (Ne_2^{ms}) \times Minister (Ne_1^{w}) en ook van Canad. 3842 (Ne_2^s) \times Funo (Ne_1^{w}) werd het genotype door testkruisingen vastgesteld en tevens de stengellengte en het 1000-korrelgewicht bepaald. Uit tabel 35 blijkt de tendens (alleen het verschil 10,7 cm is significant), dat de $Ne_1^{w}Ne_1^{w}Ne_2^{ms}ne_2$ -planten een kleinere verdorringsgraad vertonen dan de $Ne_1^{w}ne_1Ne_2^{ms}Ne_2^{ms}$ -planten.

TABEL 35. Vergelijking van $Ne_1Ne_1Ne_2ne_2$ - en $Ne_1ne_1Ne_2Ne_2$ -planten uit de F_2 van Plantahof \times Minister en Canad. 3842 \times Funo.

Eigenschappen Characters	Plantahof \times Minister			Canad. 3842 \times Funo		
	Ne_1Ne_1	Ne_1ne_1	Vershil	Ne_1Ne_1	Ne_1ne_1	Vershil
	Ne_2ne_2	Ne_2Ne_2	Difference	Ne_2ne_2	Ne_2Ne_2	Difference
Aantal planten Number of plants	5	6		8	3	
Gemidd. stengellengte (cm) Mean stem length (cm)	104,2	93,5	+ 10,7	68,8	62,3	+ 6,5
Gemidd. 1000-k. gew. (g) Mean 1000 gr. wt. (g)	20,6	14,5	+ 6,1	12,7	11,5	+ 1,2

TABLE 35. Comparison of $Ne_1Ne_1Ne_2ne_2$ - and $Ne_1ne_1Ne_2Ne_2$ -plants from the F_2 of Plantahof (Ne_2^{ms}) \times Minister (Ne_1^w) and of Canad. 3842 (Ne_2^s) \times Funo (Ne_1^w).

In het nu volgende deel van dit hoofdstuk zal blijken, dat er, behalve de complementaire genen voor necrose, in het tarwe-genoom nog andere genen voorkomen, die invloed kunnen uitoefenen op de verdorringsgraad en op het effect der gendosering.

B.3 HET EFFECT VAN VERSCHILLENDE GENETIC BACKGROUNDS

Inleiding

Wanneer de ouderassen van een necrotische F_1 aanzienlijk verschillen bijv. in stengellengte, dan is in de F_2 als gevolg van de splitsing en recombinatie van de genen voor stengellengte een relatief grote variatie van deze eigenschap te verwachten, waardoor het bepalen van het zuivere effect der necrose in de F_2 wordt bemoeilijkt, indien de stengellengte als maatstaf voor de verdorringsgraad dient.

Een andere complicatie kan optreden, indien rassen worden gebruikt, die in vele kruisingscombinaties een sterk heterosis-effect teweeg brengen, waardoor het bepalen van het zuivere effect der necrose in de F_1 's en dus ook het vergelijken van de verdorringsgraad van verschillende F_1 's kan worden bemoeilijkt (HERMSEN, 1960).

Voor de bestudering van het effect van verschillende genetic backgrounds in splitsende populaties, is de matig-necrotische kruising Koga \times Heines 476 bijzonder geschikt gebleken. Gunstige omstandigheden hierbij waren: het kleine verschil in stengellengte van beide rassen en voorts de omstandigheid, dat heterosis (en ook transgressie) in Koga-kruisingen in het algemeen weinig opvalt en ook weinig verschilt van kruising tot kruising. Een lijn uit Koga, die het Ne_1 -gen miste en die overigens, althans uiterlijk, van het ras zelf niet verschilde, produceerde met de Ne_1 -carriers Heines 476, Heines VII, Mendel, Riebesel en H 11 normale F_1 's, waarvan de gemiddelde stengellengte resp. 4,1, 6,3, 4,1, 0,7 en 2,7 cm boven het oudergemiddelde bleek te liggen.

Bovenstaande gegevens wettigen de verwachting dat variaties als gevolg van heterosis, of van recombinatie van stengellengte-genen relatief klein zullen zijn in de kruising Koga \times Heines 476. Veronderstellen we nu, dat Koga en Heines 476 behalve het hoofdgen voor necrose nog andere genen dragen, die de verdorringsgraad kunnen beïnvloeden en verder dat deze z.g. backgroundgenen in Koga zeer verschillen van die in Heines 476, dan betekent dit, dat de F_1 een sterk heterozygote genetic background bezit en dat in de F_2 verschillende combinaties van backgroundgenen voorkomen. Naast combinaties, die gunstiger zijn dan die in de F_1 , kunnen ook combinaties worden verwacht, die ongunstiger zijn en combinaties die qua effect op de verdorringsgraad met de F_1 -combinatie min of meer overeenkomen.

Deze genetische situatie impliceert:

1. de mogelijkheid, dat de fenotypische splitsingsverhoudingen in de F_2 onder invloed van bepaalde combinaties van backgroundgenen veranderen, vooral bij kruisingen met carriers van zwakke necrose-genen;
2. dat in de F_2 de grenzen tussen de fenotype-klassen, die ontstaan door het doseringseffect van de necrose-genen, kunnen worden vervaagd en/of de individuen met een bepaalde gendosering over meer klassen verspreid kunnen voorkomen;
3. dat in de opeenvolgende zelfbestuivings-generaties verschillende homozygote (en homogene) genetic backgrounds ontstaan en dus populaties met verschillende constante doseringseffecten der necrose-genen zullen worden aangetroffen;
4. dat men kan selecteren op gunstige of ongunstige genetic backgrounds (zie ook IX, 3).

Aanwijzingen voor de juistheid van bovenstaande hypothese over de invloed van backgroundgenen op de verdorringsgraad zullen zijn verkregen, indien kan worden aangetoond, dat de verschijnselen onder de punten 1, 2 en 3 inderdaad optreden. Dit is het onderwerp van het laatste deel van dit hoofdstuk (B.3).

B.3.1 Verandering van de splitsingsverhoudingen in de F_2 van zwak-necrotische kruisingen

Wanneer een F_1 met het genotype voor necrose fenotypisch normaal is, dan is op grond van het gendoseringseffect te verwachten, dat ook de dubbelheterozygote F_2 -planten fenotypisch normaal zullen zijn en in de F_2 de splitsingsverhouding 5 verdord : 11 normaal optreedt. Een deel van deze dubbelheterozygote F_2 -planten zou echter onder invloed van ongunstige backgrounds necrotisch kunnen worden, waardoor de splitsingsverhouding verschuift van 5 : 11 in de richting van 9 : 7.

Omgekeerd kan het ook voorkomen, dat in de F_2 's van zwak-necrotische F_1 's (graad 1-2) niet 9 verdord : 7 normaal wordt gevonden, zoals kon worden verwacht, maar dat tengevolge van gunstige backgrounds sommige dubbel-heterozygote F_2 -planten de 'drempel' naar normaal overschrijden, waardoor de splitsingsverhouding verschuift van 9 : 7 in de richting van 5 : 11.

De grootte van genoemde verschuivingen nu hangt af van de afstand der F_1 's tot bovengenoemde drempel: hoe dichter een F_1 bij deze drempel ligt, des te groter is

TABEL 36. Fenotypische en genotypische splitsingsverhoudingen in de F_2 , alsmede de graad van necrose in de F_1 van 8 Minister- en 7 Panter-kruisingen.

N_2 -carriers	Sterkte N_2 Strength N_2	× Minister (N_2^M)						× Panter (N_2^P)								
		Verdor-rings- graad F_1		Gevonden verhouding in F_2 Observed segregation in F_2				Verdor-rings- graad F_1		Gevonden verhouding in F_2 Observed segregation in F_2						
		Necrosis grade F_1		Fenotypisch Phenotypic		Genotypisch Genotypic		Necrosis grade F_1		Fenotypisch Phenotypic		Genotypisch Genotypic				
				%		%				%		%				
		necr.	norm.	necr.	norm.	necr.	norm.	necr.	norm.	necr.	norm.	necr.	norm.			
1. Heines 476	<i>mw</i>	0	30	65	31,6	53	42	55,8	0	27	65	29,3	60	32	65,2	25,4
2. Heines VII	<i>m</i>	0-1	33	63	34,4	54	42	56,3	0-1	34	61	35,8	60	45	52,6	23,8
3. Mendel	<i>m</i>	1	36	59	37,9	56	39	58,9	1	29	63	31,5	52	40	56,5	19,5
4. Riebesel	<i>m</i>	—	—	—	—	—	—	—	1-2	33	55	37,5	50	38	56,8	22,8
5. Cappelle	<i>ms</i>	1-2	43	52	45,3	58	37	61,1	1-2	55	70	44,0	68	57	54,4	13,2
6. Purdue nr. 7	<i>ms</i>	2	43	52	45,3	56	39	58,9	—	—	—	—	—	—	—	17,3
7. Plantahof	<i>ms</i>	3	49	42	53,8	55	36	60,4	3	104	108	49,1	121	91	57,1	9,3
8. H 11	<i>ms</i>	2-3	36	45	50,7	37	34	52,1	—	—	—	—	—	—	—	14,5
9. Moskou 2453	<i>ms</i>	3	51	45	53,1	51	45	53,1	3	168	137	55,1	169	136	55,4	12,3

TABEL 36. Phenotypic and genotypic segregation ratios in the F_2 and necrosis grade in the F_1 of 8 Minister- and 7 Panter-crosses.

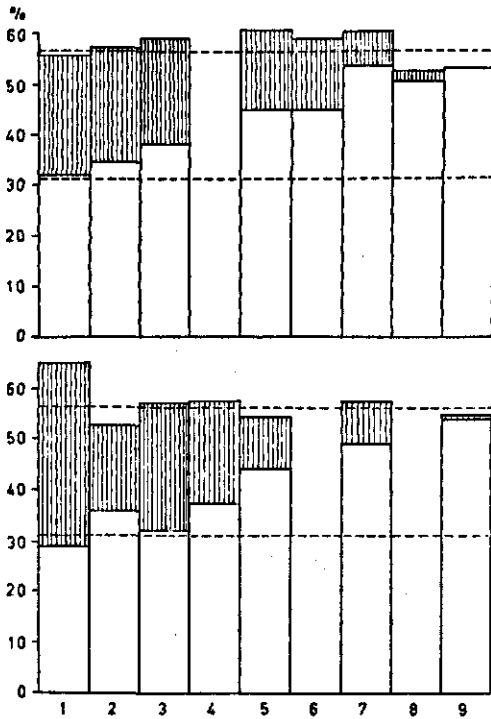


FIG. 28. Verschil (gearceerd) tussen fenotypische en genotypische splitsingsverhoudingen (weergegeven als het percentage necrotische planten) in de F_2 van 8 Minister-kruisingen (boven) en 7 Panter-kruisingen (onder). De cijfers op de abscis duiden de in tabel 38, kolom 1, genoemde Ne_2 -carriers aan. De percentages 31.25 en 56.25 komen resp. overeen met de verhoudingen 5:11 en 9:7.

FIG. 28. Difference (hatched) between phenotypic and genotypic segregation ratios (expressed as percentage of necrotic plants) in the F_2 of 8 Minister-crosses (upper part) and 7 Panter-crosses (lower part). The figures on the absciss indicate the Ne_2 -carriers mentioned in table 38, column 1. The percentages 31.25 and 56.25 agree with the ratios 5:11 and 9:7 respectively.

de kans op een verschuiving van de verhoudingen in de F_2 . Ligt een F_1 ver genoeg boven deze drempel, dan blijft in de F_2 de verhouding 5 verdord : 11 normaal, zoals in de kruising Heines 476 x Minister (fig. 28). Ligt de verdoringsgraad der F_1 ver genoeg beneden de drempel, dan zal de splitsingsverhouding in de F_2 9 verdord : 7 normaal blijven, zoals in de kruising Moskou 2453 x Minister (fig. 28). Nu wordt de ligging der dubbelheterozygoten ten opzichte van genoemde drempel bepaald door de expressiviteit der necrose-genen, die zij bevatten. Via verschillende genetic backgrounds zou de expressiviteit der necrose-genen dus eveneens van invloed kunnen zijn op de splitsingsverhoudingen in de F_2 's: tabel 36 en figuur 28.

Tabel 36 en figuur 28 laten de volgende conclusies toe. Een verandering van de verhoudingen treedt op in de kruisingen,

1. waar alle F_1 -planten symptomen vertonen, doch een deel der dubbelheterozygote F_2 -planten fenotypisch normaal is, zoals dit het geval is in de kruisingen met Mendel, Cappelle, Riebesel, Purdue nr. 7, Plantahof en H 11.
2. waar de F_1 geen symptomen vertoont, maar een deel der dubbelheterozygote F_2 -planten wel bijv. de kruisingen met Heines VII.

Het verband met de expressiviteit der Ne_2 -genen blijkt uit de significante correlatie tussen het percentage fenotypisch normale $Ne_1ne_1Ne_2ne_2$ -planten in de Panter- F_2 's en dat in de Minister- F_2 's ($r = +0,94$, 4 g.v.v.), alsook uit de significante correlatie tussen het 1000-korrelgewicht van de Koga- F_1 's (laatste kolom van tabel 36) en het

percentage fenotypisch normale $Ne_1ne_1Ne_2ne_2$ -planten, zowel van de Panter- F_2 's ($r = -0,83$, 5 g.v.v.) als van de Minister- F_2 's ($r = -0,82$, 6 g.v.v.).

Ook in sommige matig-necrotische kruisingen zoals in Koga \times Heines 476 (verdorringsgraad 4) wordt door een klein percentage der genotypisch-necrotische planten de necrose-drempel zo dicht benaderd, dat zij als twijfelachtig of zelfs als normaal moeten worden beoordeeld.

Het toeschrijven van de bovengenoemde verschuivingen van de splitsingsverhoudingen aan milieu-variatiën binnen de populatie, zonder direct verband met genetic backgrounds, zou een alternatief kunnen zijn voor de verklaring door middel van verschillen in genetic background. Ofschoon werd getracht de milieu-variantie binnen de populaties door uniforme afstanden tussen rijen en planten en door opkweek op een voldoende homogeen proefveld zo klein mogelijk te houden, vormen de bovenvermelde data toch slechts een zwak argument voor een invloed van de genetic background op de verdorringsgraad.

B.3.2 Vervaging van de grenzen tussen de fenotype-klassen in splitsende populaties van matig-necrotische kruisingen

Als gevolg van het gendoserings-effect kunnen in splitsende populaties van matig-necrotische kruisingen fenotype-klassen ontstaan, die slechts planten met een bepaalde gendosering (necrose-genotype) omvatten. De veranderingen in verdorringsgraad, die in de Minister- en Panter-kruisingen kunnen resulteren in andere splitsingsverhoudingen (B.3.1), bewerken in sommige matig-necrotische kruisingen een verhoging van de variatie in verdorringsgraad binnen elk der genotype-klassen, waardoor de fenotypische scheiding tussen deze klassen minder scherp wordt.

Figuur 29 geeft de verdeling van de stengellengte in 3 F_2 's van een zelfde kruising (Heines 476 \times Koga), waarin de verhouding 9 verdord : 7 normaal optrad. Het aantal verdorpe planten bedroeg resp. 36, 41 en 60. De gendoserings-effecten zijn in IV-11 en in IV-27 van dezelfde orde van grootte. Terwijl in de F_2 , IV-11, een scherpe scheiding in 3 fenotype-klassen aanwezig is, welke bovendien samenvallen met de genotype-klassen, vertoont de F_2 , IV-27, een bijna continue curve met doorenmenging der genotypen op de plaats in de curve, waar de grens tussen dosis 2 en 3 kon worden verwacht. In de volgende paragraaf zal blijken, dat verschillende genetic backgrounds voor deze vervaging van de grenzen aansprakelijk kunnen worden gesteld. In de F_2 , II-26, heeft een overeenkomstige doorenmenging van de genotypen (dosis 2 en 3) plaats als in IV-27. De oorzaak moet hier echter vooral worden gezocht in het geringe verschil in verdorringsgraad tussen dosis 2 en 3 en niet in verschillende genetic backgrounds, zoals in de volgende paragraaf zal worden aangetoond.

De vervaging van de grenzen tussen de fenotype-klassen, zoals die hierboven is gedemonstreerd, zou het gevolg kunnen zijn van verschillende combinaties van backgroundgenen. Het spreekt echter vanzelf, dat dit met de resultaten van één generatie niet kan worden aangetoond. Daarom behandelt de volgende paragraaf de situatie

FIG. 29. Stengellengte van de verdorde planten in drie 9:7- F_3 's van Heines 476 \times Koga; pijl omhoog = dosis 2, pijl omlaag = dosis 3, \odot = dosis 4, \bullet = geen nakomelingschap. Normale frequentie-curven op de abscis.

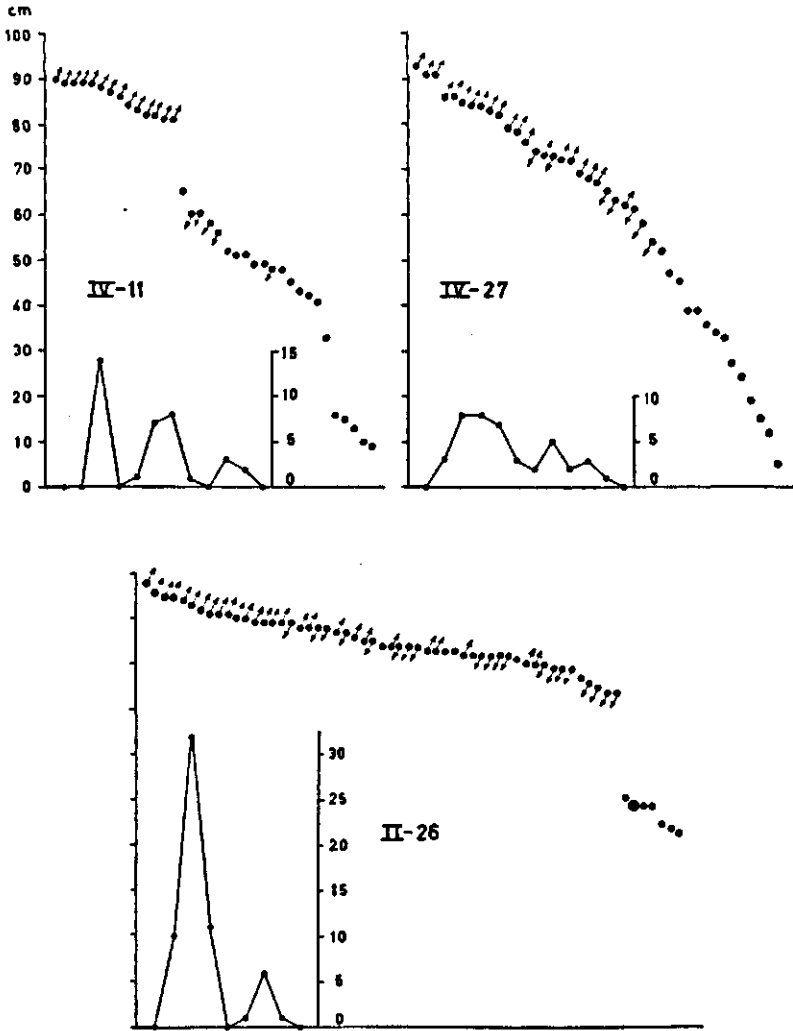


FIG. 29. Stem length of the necrotic plants from three 9:7- F_3 's from Heines 476 \times Koga; arrow up = dosage 2, arrow down = dosage 3, \odot = dosage 4, \bullet = no progeny. Normal frequency curves on the abscis.

in enige opeenvolgende generaties, waarin door de homozygotisering van de genetic backgrounds een duidelijk beeld van hun effect op de verdorringsgraad wordt verkregen.

B.3.3 De invloed van verschillende genetic backgrounds op het gendoserings-effect. Populaties, die een min of meer uniforme genetic background bezitten, kunnen al in de F_2 -generatie worden verwacht. De frequentie er van wordt uiteraard bepaald door het aantal backgroundgenen. In elke volgende generatie neemt het aantal van deze populaties verder toe. Er zal nu worden aangetoond, dat de verschillende backgrounds, die aldus ontstaan, verschillende gendoserings-effecten kunnen teweeg brengen.

Het uitvoerigst, nl. tot de F_3 , is dit onderzocht aan de matig-necrotische kruising Heines 476 x Koga, waarbij werd uitgegaan van 1 verdorde F_1 -plant in 1957. De F_2 werd in bloempotten op het veld opgekweekt, waarbij de planten zich wegens een gebrekkige vochtvoorziening minder flink ontwikkelden dan onder normale omstandigheden op het veld (fig. 30). De F_2 -, F_3 - en F_4 -populaties werden na zaai in kistjes op het veld uitgeplant, zoals in hoofdstuk IV is beschreven.

Figuur 30 geeft de frequentiecurven van de stengellengte van de F_1 , van de in bloempotten opgekweekte F_2 (nr. IV) en van twee normaal opgekweekte zuster- F_2 's (nrs. II en III) van de kruising Heines 476 x Koga.

FIG. 30. Frequentie-curven van de stengellengte van de F_1 en van 3 hieruit ontstane F_2 -populaties van de kruising Heines 476 x Koga.

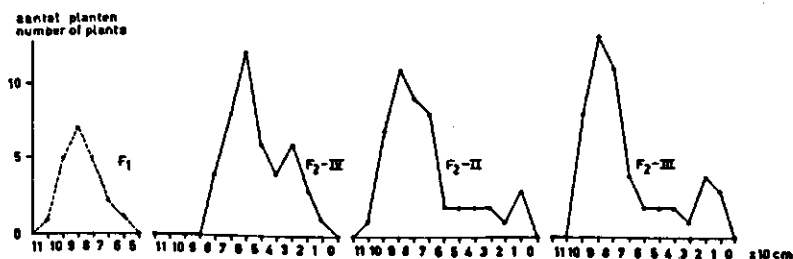


FIG. 30. Frequency curves of the stem length of the F_1 of the cross Heines 476 x Koga and of 3 F_2 -populations derived from this F_1 . IV raised in pots under unfavourable conditions, II and III (like the F_1) raised in the field under normal conditions.

Uit figuur 30 blijkt:

- de normale verdeling van de stengellengte in de F_1 ,
- de vrij grote variatie binnen de F_2 's (gendoserings-effect),
- het afwijkende verloop van de curve van F_2 nr. IV,
- de tweetoppigheid van de F_2 -curven.

In de curven van II en III omvat de linkertop alle individuen met dosis 2 en de meeste met dosis 3 en de kleine rechttop zeer waarschijnlijk de individuen met dosis 4. Dit is af te leiden uit figuur 27b, waarin van de niet-letale, verdorde planten uit een andere F_2 -populatie van Heines 476 x Koga de gendoseringsen zijn aangegeven.

Van de F_3 en volgende generaties werden in hoofdzak 9 : 7-populaties bestudeerd.

De frequentiecurven van deze populaties kunnen het best worden vergeleken met die van de F_2 nrs. II en III.

FIG. 31. Stengellengte van de verdorde planten uit vier $9:7-F_2$'s van Heines 476 \times Koga, alle afkomstig van de F_2 -populatie nr. IV; pijl omhoog = dosis 2, pijl omlaag = dosis 3, \circ = geen nakomelingschap. Links op de abscis telkens de normale frequentie-curve.

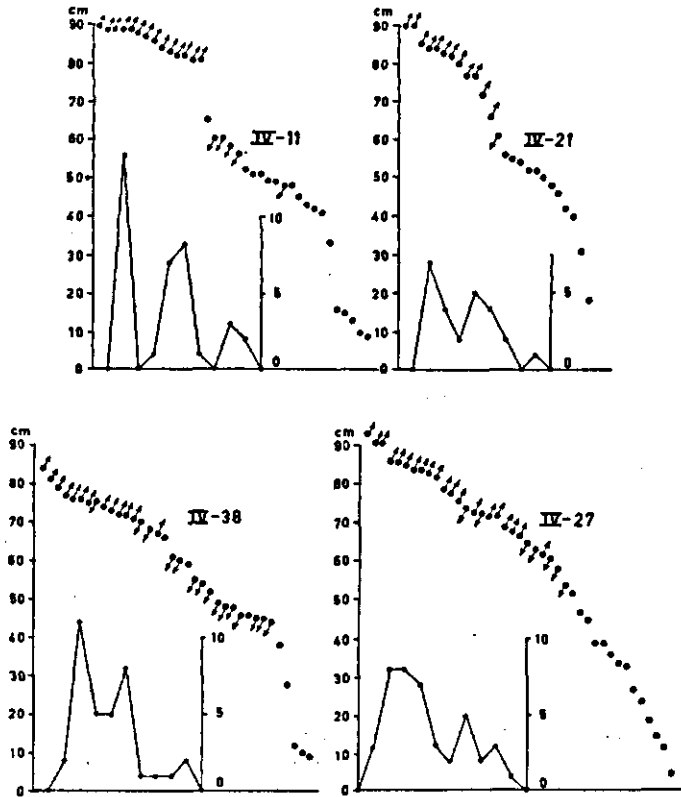


FIG. 31. Stem length of the necrotic plants from four $9:7-F_2$'s of Heines 476 \times Koga. All F_2 's derived from the F_2 no. IV; arrow up = dosage 2, arrow down = dosage 3, \circ = no progeny. Left on the abscis telkens de normale frequentie-curve.

Figuur 31 geeft van de groep verdorde planten van vier F_2 -populaties, die alle zijn voortgekomen uit de F_2 nr. IV (dus van één zelfde F_1 -plant), de cumulatieve (puntentreks) en de normale frequentiecurven der stengellengte met, voor zover mogelijk, de aanduiding van de genotypen (gendoses).

Bij de F_2 -curven valt het volgende op te merken. De F_2 , IV-11, vertoont drie scherp gescheiden fenotype-klassen, die elk, voor zover kon worden nagegaan, slechts één genotype omvatten. In de F_2 , IV-21, blijkt het gen-doseringseffect van dezelfde orde van grootte te zijn als in IV-11. De scheiding van de fenotype-klassen is iets minder scherp. De F_2 , IV-38, verschilt van de beide vorige door een kleiner doseringseffect

van dosis 2 naar dosis 3 en voorts, doordat de fenotype-classes wel in hoofdzaak, doch niet uitsluitend individuen met één genotype omvatten. De F_2 , IV-27, vertoont een bijna continue curve met dooreenmenging van de genotypen op de plaats in de curve, waar ongeveer de grens tussen dosis 2 en 3 kon worden verwacht. Deze F_2 komt het meest met de F_1 overeen.

Opmerking. Niet opgenomen in figuur 31 zijn de drie 9 : 7- F_2 's IV-68, IV-4 en IV-77, waarvan de curve van IV-68 het meest met die van IV-38 overeenkwam, terwijl de curven van IV-4 en IV-77 de meeste gelijkennis vertoonden met die van IV-27.

De hypothese is nu, dat de genetic background in de F_2 -populatie IV-11 het meest homogeen is, doordat ze afstamt van een F_1 -moederplant met een min of meer homozygote background; voorts dat de genetic background in de F_2 -populatie IV-27 het meest heterogeen is, doordat deze afstamt van een F_1 -moederplant met een in hoge mate heterozygote background en tenslotte, dat de overige 9 : 7- F_2 's overgangen vormen tussen IV-11 en IV-27.

Indien deze hypothese juist is, moeten de 9 : 7- F_2 's, die van IV-11 afstammen,

FIG. 32. Frequentie-curven van de stengellengte van zeven 9 : 7- F_2 's uit de F_1 nr. IV en van 43 door zelfbestuiving hieruit verkregen 9 : 7- F_2 's.

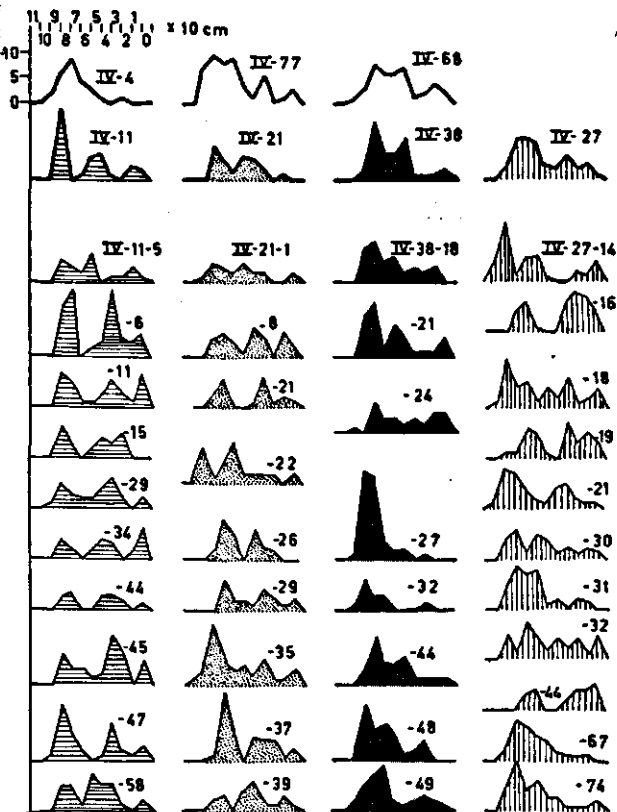


FIG. 32. Frequency curves of the stem length of seven 9 : 7- F_2 's from the F_1 no. IV and of forty three 9 : 7- F_2 's obtained by selfing these F_1 's.

stengellengte-curven vertonen, die met die van de moederpopulatie in grote lijnen overeenstemmen; in de groep 9 : 7- F_4 's van IV-27 zouden daarentegen alle typen curven moeten voorkomen, die ook in de groep F_3 's zijn gevonden. De curven van de 9 : 7- F_4 's van de overige F_3 's zouden een tussenpositie moeten innemen.

In figuur 32 zijn de stengellengte-frequentiecurven opgenomen van de 7 boven besproken 9 : 7- F_3 's en voorts van 10 F_4 's van IV-11, 9 F_4 's van IV-21, 8 F_4 's van IV-38 en 11 F_4 's van IV-27.

De resultaten in figuur 32 zijn in overeenstemming met de hypothese van de invloed van genetic backgrounds op de verdorringsgraad. Immers:

- De IV-11- F_4 's zijn alle 3-toppig en vertonen de verwachte gelijkensis met IV-11.
- Onder de IV-27- F_4 's komen alle typen curven voor, die ook in de F_3 -generatie werden gevonden (vergelijk IV-27-67 met IV-4, IV-27-31 met IV-27 en IV-77; IV-27-21 met IV-21 en IV-27-30 met IV-11). Bovendien trad een type op dat in de F_3 -generatie niet voorkwam, doch dat zeer frequent is in andere matig-necrotische kruisingen nl. het type waarin dosis 3 en 4 één klasse vormen: IV-27-16 en IV-27-44.
- De IV-21- F_4 's verschillen onderling wat meer dan die van IV-11, doch zijn lang niet zo gevarieerd als de IV-27- F_4 's.
- de F_4 -curven van IV-38 komen het dichtst bij die van IV-27. De overeenkomst met verscheidene F_3 -curven springt in het oog (vergelijk IV-38-44 met IV-38, IV-38-48 met IV-68, IV-38-49 met IV-4, IV-38-21 met IV-21 en IV-38-18 met IV-27). Ook hier komt een nieuw type voor nl. IV-38-27 met 1 bijzonder smalle top.

Van de karakteristieke F_4 's IV-11-6 (4 : 4 : 1-curve), IV-27-16 (4 : 5-curve) en IV-38-27 (8 : 1-curve) werden resp. 2, 3 en 3 F_3 -populaties opgekweekt, die alle splitsten in 9 : 7. Figuur 33 geeft van deze F_3 's de frequentiecurven van de stengellengte van de verdorde planten. Het blijkt, dat ondanks de minder goede ontwikkeling van de F_3 -planten in 1961, vanwege de droogte in de weken na het uitplanten, overeenkomst met de corresponderende F_4 -curven aanwezig is.

FIG. 33. Frequentie-curven van de stengellengte van 3 karakteristieke F_4 -populaties (eerste curve van links van elk der drie series) van Heines 476 \times Koga en van enige hieruit opgekweekte 9:7- F_3 's.

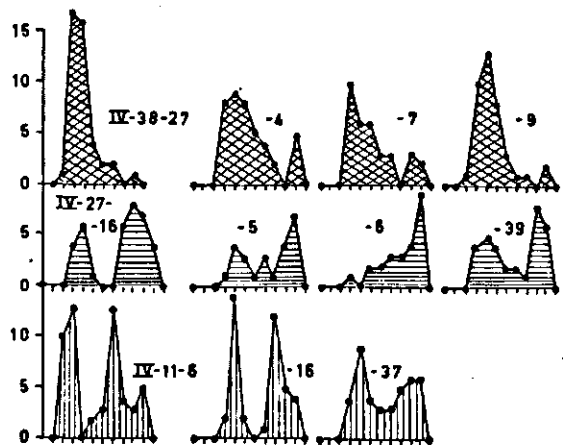


FIG. 33. Frequency curves of the stem length of 3 characteristic F_4 -populations (first curve from the left of each of the three series) and of some 9:7- F_3 's derived from them.

FIG. 34. Frequentie-curven van de stengellengte der verdroorde planten uit de 9:7- F_2 , II-26 (gearceerd) en van 32 hieruit verkregen F_4 's. Bovenste 4 rijen: 9:7- F_4 's, onderste 2 rijen: 3:1- F_4 's.

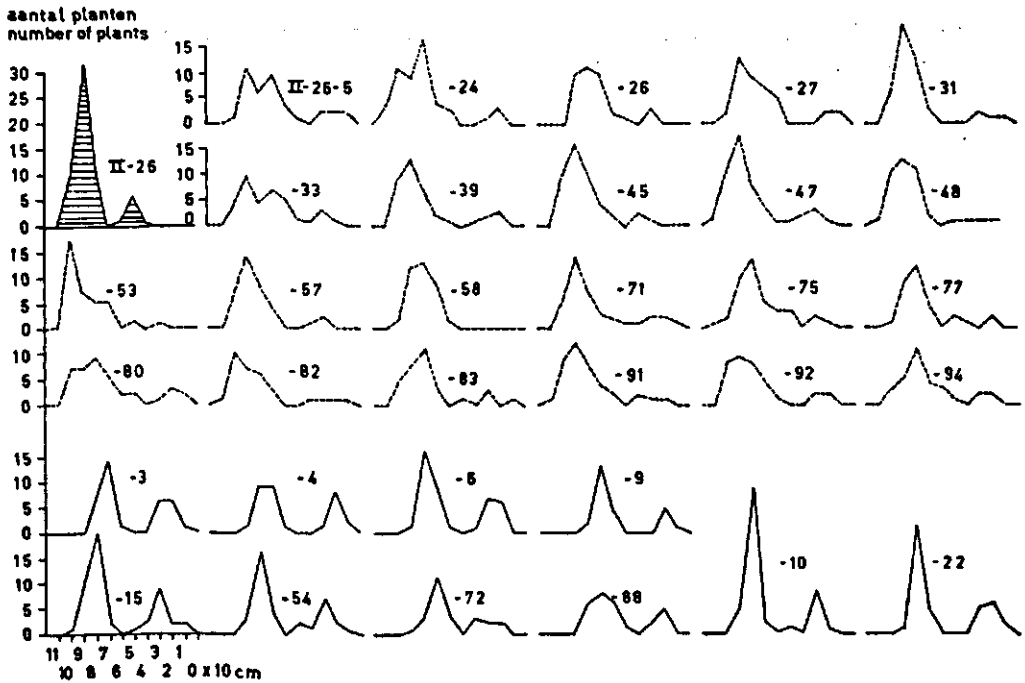


FIG. 34. Frequency curves of the stem length of the 9:7- F_2 , II-26 (hatched), and from 32 F_4 's derived from it. Upper 4 rows: 9:7- F_4 's, lower 2 rows: 3:1- F_4 's.

Een fraai voorbeeld van een populatie met een vrij stabiele 8 : 1-curve werd in 1960 gevonden, nl. de F_2 , II-26, van Heines 476 x Koga. Twee en twintig 9:7- F_4 's van deze F_2 gaven vrijwel alle weer curven, die, ondanks de opkweek in een ander jaar, met de curve van II-26 in wezen overeenkwamen. Van de tien 3 : 1- F_4 's lag de linkertop (dosis 3) iets meer naar rechts dan bij de 9 : 7-populaties (dosis 2 + 3), geheel overeenkomstig de verwachtingen: fig. 34.

Uit het voorgaande is gebleken, dat uit één en dezelfde kruising door voortgezette zelfbestuiving verschillende, min of meer constante, genetic backgrounds kunnen ontstaan, die ieder op een andere wijze het gedoseringseffect beïnvloeden.

In deel B van dit hoofdstuk is aangetoond, dat de genetisch bepaalde variatie in verdorringsgraad berust:

1. op multiple allelen van de necrose-genen, die onderling verschillen in expressiviteit,
2. op een doseringseffect van de necrose-genen en
3. op verschillen in de genetic background.

Verder is gebleken, dat het effect van de gendosering afhankelijk is van de expressiviteit van de necrose-genen, maar ook van de aard van de genetic background.

In het volgende hoofdstuk komt de variatie in verdorringsgraad als gevolg van uitwendige omstandigheden ter sprake.

VI DE INVLOED VAN VERSCHILLENDE UITWENDIGE OMSTANDIGHEDEN OP DE VERDORRINGSVERSCHIJNSELEN

INLEIDING

De gegevens, die in dit hoofdstuk zijn opgenomen, werden in het algemeen verkregen uit experimenten, die met een ander doel waren opgezet dan voor het onderzoek van de invloed van uitwendige omstandigheden op de necrose. Deze proeven leverden echter ook voor het onderhavige onderwerp gegevens op, die belangrijk genoeg worden geacht, om er een apart hoofdstuk aan te wijden.

Pogingen, om door verandering in de milieu-omstandigheden de verdorringsverschijnselen te beïnvloeden, werden reeds vóór 1930 door DEKAPRELEVICH ondernomen. Behalve de opkweek van zijn F_1 's onder de gebruikelijke veldomstandigheden, teelde hij deze ook in tuingrond, in bloempotten en op verschillende plaatsen in de omgeving van Tiflis, terwijl hij tevens beschaduwing van F_1 -planten toepaste, omdat veel chlorophyl-mutanten zich bij beschaduwing normaler ontwikkelen. Zijn conclusie was echter: wat letaal is, blijft letaal.

KOSTYUCHENKO (1936) zaaide enige F_1 's en F_2 's op verschillende hoogten boven de zeespiegel (200, 707 en 1180 m) en op verschillende geografische breedten (45, 59 en 67 graden Noorderbreedte). Hij verkreeg echter overal gelijke resultaten: steeds waren de F_1 's uniform, terwijl de splitsende F_2 's een grote variabiliteit vertoonden.

HEYNE, WIEBE en PAINTER (1943) pasten op hun letale F_1 's extra belichting en verhoogde temperaturen toe. De planten reageerden alleen met de vorming van meer bladeren, doch bleven letaal.

CALDWELL en COMPTON (1943) gaven gedurende 60 dagen een koudebehandeling (3°C) en kweekten de planten daarna op in de kas. De letaliteit bleef.

Meer succes met koudebehandeling en opkweek in een kasje bij niet te hoge temperaturen had HERMSEN (1960), waarschijnlijk, doordat zijn kruisingen – F_1 's met Atlas 66 (Ne_2^m) – dicht bij de drempel tussen letaliteit en semi-letaliteit lagen dan de F_1 's van CALDWELL en COMPTON (1943) en HEYNE, WIEBE en PAINTER (1943), die F_1 's met Mediterranean- (Ne_2^m) en Crimean- (Ne_2^c) tarwes onderzochten.

Ook bij andere gewassen kon de complementaire letaliteit worden overwonnen door verandering van de cultuuromstandigheden, vaak door verlaging van de temperatuur bijv. bij katoen (GERSTEL, 1953), cowpea (SAUNDERS, 1952), rijst (OKA, 1956) en bij *Godetia whitneyi* (HIORTH, 1948).

I INVLOED VAN MILIEU-VARIATIES OP DE VERDORRINGSYMPTOMEN

F_1 's met een verdorringsgraad, die in de buurt van de necrose-drempel (V, B.3.1) ligt, vertonen in sommige jaren symptomen, in andere jaren niet. Zo week de F_1 van Minister x Heines VII in 1958 duidelijk van beide ouders af door zijn verdorrende

bladtoppen. In het droge jaar 1959, toen dezelfde kruising op een vruchtbaarder stuk grond stond, ontbraken de typische verdorrings-symptomen. In enige F_2 -populaties van Minister x Riebesel traden in 1959 op zavelgrond 'firing'-symptomen op (III, 1) die in de F_1 's in 1960 op kleigrond achterwege bleven. Op sommige BC_1 -planten van de terugkruisingen Plantahof x (Plantahof x Panter) en Panter x (Plantahof x Panter) kwam in 1959 'firing' voor, terwijl in 1960 in de nakomelingschap van deze planten deze symptomen ontbraken. De F_1 van Minister x H II vertoonde in 1960 ook geen 'firing'-symptomen, doch wel in 1961.

Ook wisselingen in de milieu-omstandigheden gedurende één vegetatie-periode schijnen invloed op de symptomen uit te oefenen. Ofschoon het al of niet optreden van 'yellowing' in sommige matig-necrotische F_1 's afhankelijk is van de aard der kruising, werden in 1961 in de loop van het groei-seizoen duidelijke veranderingen waargenomen in intensiteit der gele kleur. Deze liepen voor alle 'yellowed'- F_1 's parallel, hetgeen een aanwijzing zou kunnen zijn, dat uitwendige omstandigheden van invloed waren. Ook kwam het voor, dat F_1 's, die eerst slechts de matgroene tussenkleur vertoonden, vrij plotseling ook symptomen van 'yellowing' te zien gaven, zodat dan op één blad zowel matgroene als gele gedeelten waren waar te nemen.

Uit het bovenstaande volgt:

1. dat een vergelijking van verschillende F_2 's van zwak-necrotische kruisingen ten aanzien van hun fenotypische splitsingsverhoudingen slechts juist geschiedt, indien deze onder dezelfde omstandigheden zijn opgegroeid (vergelijk V, B.3.1);
2. dat voor een juiste beoordeling van de verdorrings-symptomen waarnemingen gedurende de gehele groeiperiode noodzakelijk zijn.

2 INVLOED VAN VERSCHILLENDE UITWENDIGE OMSTANDIGHEDEN OP DE VERDORRINGSGRAAD

De invloed van verschillende uitwendige omstandigheden op de verdorringsgraad werd onderzocht:

1. aan F_1 's en aan F_2 -planten met een verdorringsgraad, die onder veldcondities in de nabijheid ligt van de grens tussen letaal en semi-letaal;
2. aan F_1 's (en enige corresponderende F_2 's), die onder normale omstandigheden letaal zijn, alsmede aan enige dubbelhomozygote, letale planten uit splitsende populaties;
3. aan semi-letale, matig-necrotische F_1 's.

2.1 F_1 's en F_2 -planten met verdorringsgraad 5-6

In de nabijheid van de drempel tussen letaliteit en semi-letaliteit is het effect van milieu-varianties waar te nemen, doordat F_1 's van bepaalde kruisingen in het ene jaar wel, in het andere geen korrels produceren, maar ook, doordat in F_2 's van matig-

necrotische kruisingen het percentage van de verdorde F_1 -planten, dat zaad produceert, van jaar tot jaar schommelingen vertoont.

Voorbeelden uit de literatuur van soms letale, soms semi-letale F_1 's zijn: 12272 x Saumur (SCHMALZ, 1959), Mendel x Mus en Mus x Plantahof (HERMSEN, 1960), terwijl het verschijnsel door HERMSEN ook nog werd gevonden in kruisingen met *Triticum spelta* lijn 10, Canad. 3842, Shepherd en Clarkan.

Enkele gegevens over schommelingen in het percentage zaad-producerende verdorde F_1 -planten staan vermeld in tabel 37. De gegeven percentages zijn voor elk der 3 jaren gemiddeld van 3 F_1 's (Heines 476 x Koga) of van 6 F_1 's (de overige 3 kruisingen nl. 3 van elk der reciproken). De F_1 's stonden in 1957 en 1958 op een veld, dat vruchtbaarder was dan in 1956, o.a. door een betere structuur van de grond.

TABEL 37. Percentage van de verdorde F_1 -planten, dat zaad produceerde in de jaren 1956, 1957 en 1958.

Kruisingen <i>Crosses</i>	% van de verdorde F_1 -planten met korrels <i>% of the necrotic F_1-plants producing seed</i>					
	1956		1957		1958	
	%	Aantal <i>Number</i>	%	Aantal <i>Number</i>	%	Aantal <i>Number</i>
Heines 476 x Koga	56,0	41	66,1	39	60,0	36
Koga x Heines VII	44,1	25	51,2	64	49,6	57
Koga x Mendel	—	—	45,4	59	40,0	48
Koga x H 11	35,2	18	42,7	56	46,9	45

TABEL 37. Percentage of the necrotic F_1 -plants producing seed in 1956, 1957 and 1958. Soil 1956 less fertile than soil 1957 and 1958.

De lagere percentages van 1956 in vergelijking met 1957 en 1958 zijn opvallend, terwijl verder de cijfers van 1957 en 1958 de indruk wekken, dat in 1957 de uitwendige omstandigheden wat gunstiger waren dan in 1958.

Uit het voorgaande blijkt, dat de grens tussen letale en semi-letale F_1 's niet scherp te trekken is. De ervaring, dat in sommige F_1 's zowel letale als semi-letale planten voorkomen, onderstreept deze opvatting.

2.2 F_1 's en dubbelhomozygoten met verdorringsgraden 7 en 8

Het effect van verschillende uitwendige omstandigheden op normaliter letale F_1 's, alsook op de dubbelhomozygote verdorde F_1 -planten van matig-necrotische kruisingen (onder normale veldcondities eveneens letaal) werd bestudeerd door dergelijke planten op het veld en tevens onder kunstmatige omstandigheden op te kweken.

Met het doel te trachten zaad te winnen van enige normaliter letale F_1 's, die afkomstig waren van een Nederlands kweekbedrijf, werden deze F_1 's (wintertarwes) als volgt behandeld. De F_1 -korrels werden medio januari gezaaid in kleine stekpotjes

en de jonge plantjes tot half maart buiten gehouden. Daarna werden ze overgeplant in bloempotten en geplaatst in drie kleine, water-gekoelde kasjes, elk plaats biedend aan 98 planten. De temperatuur varieerde van pl.m. 13° C in de donker-periode tot pl.m. 23° C in de licht-periode. De belichtingsduur werd aangepast aan de ontwikkeling van de planten en bedroeg maximaal 18 uur per etmaal. Op warme dagen kon de temperatuur wel eens oplopen tot 27–28° C, hetgeen de resultaten niet ten goede is gekomen. In de onderzochte F_1 's waren betrokken de Ne_2^f -carriers Felix, GB 102, GB 103 en Lichti 125/49. De Ne_2 -carriers bevatten Ne_2 -genen van verschillende sterkte nl. Ne_2^f (Minhardi, MGH 5731), Ne_2^{ms} (Renfort, Desprez 111 en 230) en Ne_2^{m} (Hector, Hc 51, Hx 625, MGH 5729, Starke). De verkregen resultaten zijn in tabel 38 samengevat.

TABEL 38. Resultaten verkregen door kunstmatige opkweek van onder veldcondities letale F_1 's van kruisingen tussen de Ne_2^f -carriers Felix, GB 102, GB 103 en Lichti 125/49 en de in kolom 1 genoemde Ne_2 -carriers (rassen en selecties).

Ne_2 -carriers	Aantal F_1 -planten <i>Number of F_1-plants</i>			Totaal aantal korrels <i>Total number of kernels</i>
	Totaal <i>Total</i>	met aren <i>with ears</i>	met korrels <i>with kernels</i>	
Admonter Früh	33	9	4	35
Balajacerkov	4	0	0	0
Bormans A 188	16	11	5	34
Bormans A 189	18	17	6	36
Carstens 104	5	2	2	17
Desprez 111	7	0	0	0
Desprez 230	6	0	0	0
Hector	41	33	8	78
Hc 51	13	11	11	167
Hx 625	24	22	10	214
MGH 1273	6	4	1	8
MGH 5729	7	4	4	47
MGH 5731	7	0	0	0
MGH 58309	14	8	2	33
Minhardi	3	0	0	0
Renfort	31	8	0	0
Starke	1	1	1	3

TABLE 38. Results obtained by artificial raising of (under normal conditions) lethal F_1 's from crosses between the Ne_2^f -carriers Felix, GB 102, GB 103 and Lichti 125/49 and the Ne_2 -carriers (varieties and selections) mentioned in column 1.

Met de kruising H 100 (Ne_2^{ms}) x Felix werden in 1960 volgens dezelfde methode 357 korrels verkregen uit 50 F_1 -planten.

Uit tabel 38 volgt, dat met de gevolgde methode de letaliteit kan worden overwonnen, indien niet te sterke Ne_2 -genen in het spel zijn. F_1 's, die op het veld in het 4–5 bladstadium afsterven vormen onder de beschreven kunstmatige omstandigheden meestal

enkele zijspuiten, doch blijven letaal. Indien F_1 's op het veld sterven in het uitstoelings- of vroege schietstadium, is het met de beschreven methode mogelijk de letaliteit te overwinnen bij een deel der F_1 -planten.

De verkregen F_2 's werden, na uitzaai in kistjes, op het veld uitgeplant. Alle verdorde F_2 -planten bleken letaal te zijn. Hieruit volgt, dat het overwinnen van de letaliteit een modificatief proces is.

Behalve op letale F_1 -planten ($Ne_1ne_1Ne_2ne_2$) werd de methode ook beproefd op 8 dubbelhomozygote planten ($Ne_2Ne_2Ne_2Ne_2$) uit een F_2 van de kruising H 11 (Ne_2^{nr}) x Koga (Ne_2^r) en uit een 3 : 1- F_2 van de kruising Heines 476 (Ne_2^r) x Koga. Deze planten zijn uit een splitsende populatie gemakkelijk te selecteren wegens het vroege optreden van de symptomen. Onder normale omstandigheden sterven deze planten in de kruising H 11 x Koga in het 4-5 bladstadium, in Heines 476 x Koga echter eerst in het uitstoelingsstadium. De resultaten, die werden verkregen door kunstmatige opkweek, bleken parallel te lopen met die van de F_1 's: de planten uit H 11 x Koga stierven in het uitstoelingsstadium of in het vroege schietstadium; de planten uit Heines 476 x Koga produceerden alle een of meer aren, terwijl van 5 van de 7 planten in totaal 61 korrels werden verkregen. De hieruit ontstane planten bleken op het veld weer letaal te zijn.

2.3 Matig-necrotische F_1 's (verdorringsgraden 4 en 5)

Zoals in hoofdstuk V is gebleken, is het 1000-korrelgewicht een bruikbare maatstaf ter vergelijking van de verdorringsgraad van matig-necrotische F_1 's.

Het effect van het milieu werd aangetoond, enerzijds, door een serie F_1 's te laten

TABEL 39. Invloed van verschillende algemene weersomstandigheden op het 1000-korrelgewicht (de verdorringsgraad) van enige matig-necrotische F_1 's: vergelijking van de jaren 1959 en 1960 met 1961.

Kruisingen <i>Crosses</i>	1000-korrelgewicht <i>1000 grain weight</i>			Kruisingen <i>Crosses</i>	1000-korrelgewicht <i>1000 grain weight</i>		
	1960	1961	Vershil <i>Difference</i>		1959	1961	Vershil <i>Difference</i>
Banco x Koga	14,2	17,8	- 3,6	Eskişehir x Heines VII	35,8	29,6	+ 6,2
Atlas 66 x Koga	15,3	16,7	- 1,4	Standard II x Mus	26,2	28,0	- 1,8
Koga x Converse	13,1	14,7	- 1,6	Koga x Heines VII	23,8	20,7	+ 3,1
Koga x H 11	10,4	13,5	- 3,1	Koga x H 11	14,4	13,5	+ 0,9
Kharkov x T. macha	7,3	9,7	- 2,4	Eskişehir x H 11	15,3	9,6	+ 5,7
Koga x Purdue nr. 1	6,6	9,6	- 3,0	Koga x Plantahof	9,3	8,9	+ 0,4
Olympia x T. macha	7,1	8,1	- 1,0				
Koga x Fultz	6,7	5,4	+ 1,3				

TABLE 39. Effect of different general weather conditions on the 1000 grain weight (degree of necrosis) of some moderately necrotic F_1 's; compared are the years 1959 and 1960 with 1961.

groeien onder zo gelijk mogelijke omstandigheden in verschillende jaren (tabel 39), anderzijds, door een serie F_1 's onder verschillende omstandigheden in hetzelfde jaar (1961) op te kweken (tabel 40).

Het 1000-korrelgewicht van een F_1 werd bepaald door de 1000-korrelgewichten van alle F_1 -planten te middelen. Tabel 39 geeft links een vergelijking van de 1000-korrelgewichten van 8 F_1 's in de jaren 1960 en 1961, rechts van 6 F_1 's in de jaren 1959 en 1961. Het F_1 -zaad van de 8 eerstgenoemde F_1 's werd voor de helft in 1960, en voor de helft in 1961 gezaaid. De 6 andere kruisingen werden tweemaal uitgevoerd (in 1958 en in 1960). Opkweek, zaaitijd, grondsoort, bewerking, verzorging en bemesting werden in alle jaren zo uniform mogelijk gehouden.

Uit tabel 39 volgt, dat 1960 relatief het ongunstigste jaar is geweest, 1959 het gunstigste jaar.

In 1961 werden van 15 F_1 's tussen Koga (Ne_7^m) en 15 carriers van Ne_2 -allelen van verschillende sterkte 4 F_1 -planten buiten in bloempotten opgekweekt en 10 F_1 -planten onder normale veldcondities. De potten werden ingegraven in tuingrond en de planten zo goed mogelijk verzorgd. Na de oogst werd van elke plant het 1000-korrelgewicht bepaald en voor elke F_1 het gemiddelde berekend. Tabel 40 geeft de resultaten weer.

TABEL 40. Effect van verschil in teeltwijze op het 1000-korrelgewicht (verdoringsgraad) van 15 matig-necrotische F_1 's met Koga (Ne_7^m) als gemeenschappelijke ouder.

Kruisingen <i>Crosses</i>	1000-korrelgewicht F_1 's <i>1000 grain weight F_1's</i>			
	in potten <i>in pots</i>	op het veld <i>in the field</i>	Vershil <i>Difference</i>	Quotient <i>Quotient</i>
Heines IV × Koga	54,1	25,3	28,8	2,1
Starke × Koga	33,3	16,1	17,2	2,1
Sambo × Koga	38,6	15,5	23,1	2,5
H 11 × Koga	25,0	13,5	11,5	1,9
Koga × Joncquois	32,5	12,8	19,7	2,5
Koga × Thorne	36,5	12,8	23,7	2,9
Koga × Moskou 2453	20,4	12,3	8,1	1,7
Koga × Nittany	29,5	12,1	17,4	2,4
Koga × Trumbull	31,4	11,2	20,2	2,8
Koga × Red May	18,7	6,6	12,1	2,8
Koga × Fultz	15,1	5,4	9,7	2,8
Koga × Shepherd	17,2	5,1	12,1	3,4
Koga × Ridit	21,4	4,7	16,7	4,6
Vermillion × Koga	13,3	3,3	10,0	4,0
Koga × Canad. 3842	10,9	2,5	8,4	4,4
Gemiddelden/ <i>Means</i>	26,5	10,6	15,9	2,5

TABEL 40. Effect of difference in growth conditions on the 1000 grain weight (degree of necrosis) of 15 moderately necrotic F_1 's with Koga (Ne_7^m) as a common parent; F_1 's raised in 1961, partly (4 plants) in pots, partly (10 plants) in the field.

In deze proef was ook één zwak-necrotische kruising opgenomen nl. Alter x Heines VII. Van de F_1 van deze kruising was het 1000-korrelgewicht bij opkweek in potten 46,5 gram, bij opkweek op het veld 48,1 gram.

De vermelde gegevens laten de volgende conclusies toe:

1. Ofschoon de 1000-korrelgewichten van de F_1 's in de potten gemiddeld 2,5 maal zo hoog waren als bij normale opkweek op het veld, bleven de onderlinge verhoudingen in verdorringsgraad in het algemeen dezelfde: de correlatie tussen beide series 1000-korrelgewichten is zeer significant ($r = + 0,88$). Het effect van multiple allelie en eventueel van genetic backgrounds heeft in dit experiment door verschil in milieu dus geen essentiële veranderingen ondergaan.
2. Het absoluut milieu-effect (tabel 40, kolom 4) is significant negatief gecorreleerd met het 1000-korrelgewicht der Koga- F_1 's van het veld ($r = - 0,60$). Dit betekent dat het absoluut milieu-effect het kleinst is in de sterkst verdorde F_1 's. A priori mag worden verwacht – en de resultaten met de kruising Alter x Heines VII wijzen reeds in die richting – dat het absolute milieu-effect in F_1 's met verdorringsgraden zwakker dan van Koga x Heines IV, kleiner zal worden, naarmate de F_1 's minder sterk verdord zijn.
De conclusie luidt derhalve, dat het absoluut milieu-effect maximaal is in bepaalde matig-verdorde F_1 's en kleiner wordt, zowel bij toenemende als bij afnemende verdorringsgraad.
3. Relatief gezien, ondergaan de sterkst verdorde F_1 's de grootste invloed van het milieu, welke invloed geleidelijk afneemt met de verdorringsgraad (tabel 40, kolom 5).

Het voorgaande kan als volgt worden samengevat.

In sommige zwak-necrotische kruisingen kan het milieu bepalend zijn voor het al of niet optreden van verdorringsymptomen. De aard der symptomen van bepaalde F_1 's kan verschillend zijn, indien deze onder verschillende omstandigheden worden opgekweekt.

De verdorringsgraad is eveneens afhankelijk van het milieu. Bij opkweek van normaliter letale planten onder bepaalde kunstmatige milieu-omstandigheden, kunnen sommige zelfs tot zaadsetting worden gebracht, waarbij het necrose-genotype van de betrokken planten niet direct van invloed schijnt te zijn.

Het absolute milieu-effect neemt, beginnend bij de sterkst verdorde planten, geleidelijk toe tot een maximum en daarna vrij snel weer af.

Enkele theoretische consequenties van de bovenvermelde resultaten worden in IX, 8 besproken, enige praktische toepassingen in VIII, 2.

In het volgende hoofdstuk komen de bronnen en de verspreiding van de necrose-genen aan de orde en worden tevens met behulp van de stambomen van de onderzochte carrier-rassen de wegen aangeduid, die deze genen hebben gevolgd.


VII BRONNEN VAN DE NECROSE-GENEN EN HUN VERSPREIDING IN HET RASSENSORTIMENT


INLEIDING


Door het bestuderen van de afstamming van de carriers van necrose-genen en door het uitvoeren van talrijke testkruisingen, konden vele bronnen van necrose-genen worden opgespoord en werden tevens de wegen ontdekt, langs welke deze genen in onze huidige cultuurrassen zijn terecht gekomen. Meestal kon het spoor worden gevolgd tot bepaalde landrassen. In sommige gevallen echter bleek dit (nog) niet mogelijk, vanwege het ontbreken van bepaalde schakels. Zo kon van enkele zeer oude rassen geen zaad worden verkregen, terwijl de door de kwekers gebruikte lijnen dikwijls niet beschikbaar waren, hetgeen, wegens het frequente voorkomen van carrier- en non-carrierlijnen binnen één ras (VIII, 1), kan leiden tot „ontsporingen”. Hierbij kwam dan nog de moeilijkheid, dat van sommige rassen de afstamming niet meer bekend was, terwijl de juistheid van de opgegeven afstamming van andere rassen op bepaalde gronden moest worden betwijfeld.


Een apart probleem werd gevormd door de rassen, in welker stamboom carriers van verschillende N_{e_1} -allelen voorkomen. In deze gevallen kon de necrose-graad in de F_1 's met bepaalde testrassen vaak uitkomst brengen. De gegevens, omtrent de afstamming der rassen werden ontleend aan rassenlijsten uit diverse landen, aan andere rasbeschrijvingen (BAYLES et al., 1954; CLARK et al., 1922; 1935 en 1942; FORLANI, 1954; JONARD, 1951; JONARD et al., 1961; MACINDOE et al., 1958; McEWAN, 1959; PEACHY, 1951; SIMON, 1955; WHITESIDE et al., 1961), aan literatuurgegevens (STARK, 1948; VAN DER VAART, 1951; WIENHUES et al., 1957) en aan schriftelijke mededelingen van kwekers.


Legenda voor de hieronder volgende afstammingsoverzichten

 Ras B is ontstaan door selectie uit ras A
Variety B is derived from variety A by selection

 Ras C is ontstaan uit de kruising $A \times B$
Variety C is the result from the cross $A \times B$

 F_1 of selectie uit een latere generatie
 F_1 or selection from selfed progeny

 A is carrier van het necrose-gen in kwestie
A is a carrier of the necrosis gene involved in the figure

 B is misschien of waarschijnlijk carrier van het necrose-gen in kwestie
B is perhaps or probably a carrier of the necrosis gene involved in the figure

- C is non-carrier van het necrose-gen in kwestie of wel het genotype van C is nog niet bepaald
 C is a non-carrier of the necrosis gene involved in the figure or the genotype of C has not yet been determined

1 HET GEN Ne_1

De hoofdingeling van de Ne_1 -carriers in drie groepen op grond van de expressiviteit der Ne_1 -allelen (Ne_1^f , Ne_1^m en Ne_1^n) is in V, B.1 aan de orde geweest. Volgens deze indeling worden nu de bronnen van het gen Ne_1 behandeld.

1.1 De carriers van het gen Ne_1^f

De meeste Ne_1^f -carriers zijn ofwel *durum*-tarwes (Kubanka, Iumillo, Gaza PI 133460, Gaza PI 189262, *T.durum* PI 94587), ofwel zij ontlenen hun Ne_1^f -gen aan *T.durum* blijkens figuur 35.

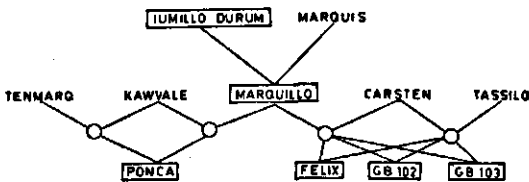


FIG. 35. Afstamming van enige Ne_1^f -carriers. Legenda zie pag. 92-93.

FIG. 35. Parentage of some Ne_1^f -carriers. Legend see pp. 92-93.

De herkomst van de hexaploide Ne_1^f -carrier Gaza PI 220429 is Egypte.

In de stamboom van het ras Quanaah komen 3 Ne_1 -carriers voor (Mediterranean, Honor en Forward) en 2 non-carriers (Hope en Comanche). De bron van Ne_1^f kon hier niet worden opgespoord, waarschijnlijk omdat de originele lijnen, die door de kweker werden gebruikt, niet beschikbaar waren.

Van het oude ras Big Club, dat in 1870 in de Verenigde Staten werd ingevoerd uit Chili, is de afstamming niet met zekerheid bekend. Indien dit ras door selectie uit Little Club is ontstaan (CLARK et al., 1922), moet Little Club uit verschillende lijnen hebben bestaan, aangezien bij de opbouw van het ras Triplet van een normale F_1 Little Club x Jones Fife (Jones Fife is Ne_1 -carrier) is gebruik gemaakt.

1.2 De bronnen van het gen Ne_1^m

Uit figuur 36 blijkt, dat van de 28 onderzochte Ne_1^m -carriers er 13 hun necrose-gen ontlenen aan Garnet. Van de voorouders van Garnet en Prelude werden getoetst: de rassen Red Fife en White Fife (beide Ne_1 -carrier), Preston CI 2958 en Alpha CI

4164 (beide non-carrier). Het ras Hard Red Calcutta bezit waarschijnlijk geen Ne_1 -gen, aangezien nergens wordt vermeld, dat de F_1 met de Ne_1 -carrier Red Fife (waaruit Marquis is voortgekomen) necrotisch was (BULLER, 1919). In dat geval zou het ras uit India, Gehun, de bron zijn van het Ne_1 -gen van Prelude en dus ook van Nowinka. Het is mogelijk, dat ook Garnet via Riga M en Early Riga zijn Ne_1 -gen aan Gehun heeft ontleend. Zaad van het ras Omega kon niet worden verkregen.

FIG. 36. Afstamming van enige Ne_1^m -carriers. Koga^a = gebaarde selectie uit Koga. Legenda zie pag. 92-93.

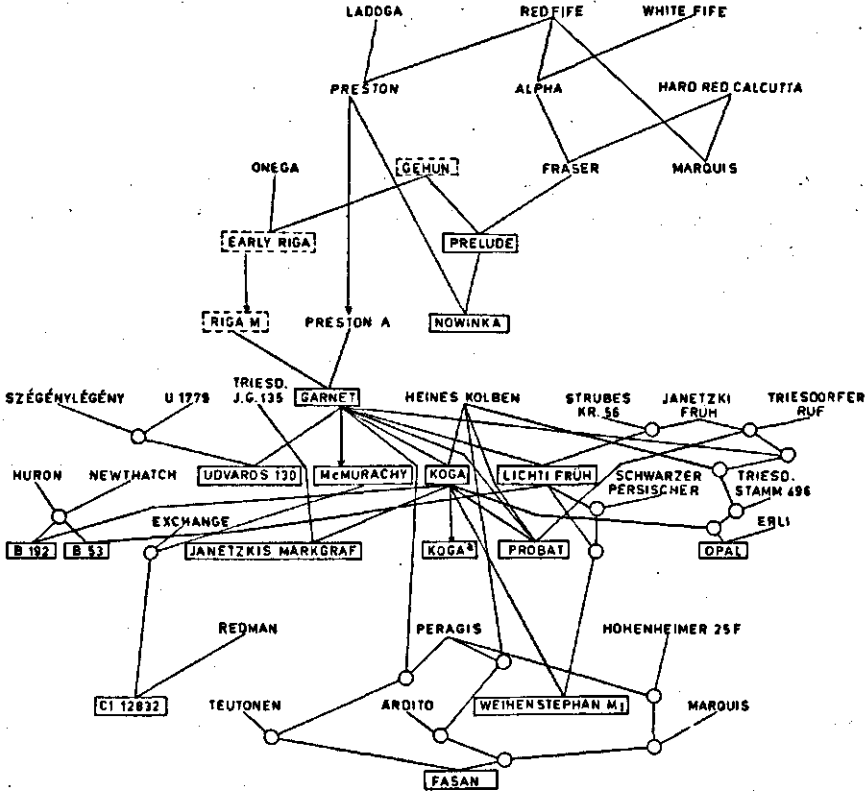


FIG. 36. Parentage of some Ne_1^m -carriers. Koga^a = owned selection from Koga. Legend see pp. 92-93.

Uit figuur 36 blijkt, dat het veelvuldig gebruik van het ras Garnet als geniteur de verspreiding van Ne_1^m zeer in de hand heeft gewerkt.

Het ras Eskischir 220-39 is van Turkse, Mus XII/80/222 van Egyptische origine. Beide rassen lijken sprekend op elkaar en bezitten, behalve een zelfde necrose-gen, ook een zelfde gen voor dwerggroei en voor chlorose.

Van het ras Carpo wordt de afstamming (Bastard II x Lin Calel) x Jabo gegeven.

Bastard II en Lin Cael zijn Ne_3 -carriers; in Jabo kon geen necrose-gen worden aangetoond.

Ook van Aniversario (= Klein Progreso x Reliance) kon de bron van het Ne_1^m -gen niet worden aangewezen, aangezien Klein Progreso een Ne_3 -carrier was en geen van de ouders van Reliance het gen Ne_1^m bezaten. Reliance zelf kon nog niet worden onderzocht.

Gaza PI 133462, PI 185612, PI 220428 en PI 220430 zijn hexaploide Ne_1^m -carriers van Egyptische origine. De drie variëteiten *colchicum*, *subletschchumicum* en *palaeo-imereticum* van *Triticum macha*, die door DEKAPRELEVICH en MENABDE (1932) zijn beschreven, zijn afkomstig uit het gebied van de Kaukasus, Rusland.

Van de overige 7 Ne_1^m -carriers is ofwel de afstamming niet meer bekend of de gegevens waren onvoldoende om de bron op te sporen.

1.3 De bronnen van het gen Ne_1^m

Van het gen Ne_1^m zijn zeer verschillende bronnen gevonden. Het ras Chinese Spring (van Chinese oorsprong) bezit een zeer zwak Ne_1 -gen, evenals Amby (Australisch ras van onbekende afstamming), Bobin en Gabo (beide eveneens van Australische origine). Het gen van het Zuidfranse ras Bladette de Besplas is duidelijk sterker dan dat van de genoemde rassen.

Naast de reeds genoemde Ne_1^m -carriers zijn er nog 3 groepen van rassen, die elk hun Ne_1^m -gen aan een verschillende bron ontleen: zie fig. 37, 38 en 39.

Het gen van de Federation-groep (fig. 37) is mogelijk afkomstig van het ras Etawah uit India, daar Improved Fife een selectie is uit de Ne_3 -carrier Red Fife. Vooral het ras Federation heeft tot de verspreiding van het Ne_1^m -gen bijgedragen.

FIG. 37. Afstamming van enige Ne_1^m -carriers van de Federation-groep. Legenda zie pag. 92-93.

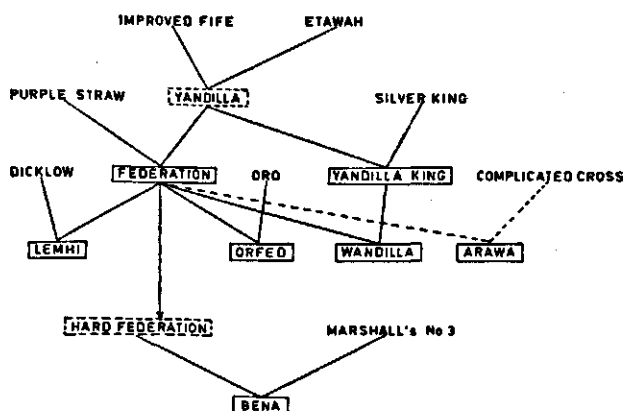


FIG. 37. Parentage of some Ne_1^m -carriers of the Federation-group. Legend see pp. 92-93.

Het gen van de Minister-groep (zie fig. 38) stamt mogelijk van het Engelse ras Oxford Red, want Hatif Inversable is non-carrier en Squarehead is Ne_1 -carrier. Dat Kreloff (onbekende afstamming) het Ne_1^w -gen zou hebben geïntroduceerd, is minder waarschijnlijk dan dat het via de Engelse rassen in Professeur Delos is terecht gekomen. De rassen Teverson, Browick en Prince Albert werden reeds met Ne_1 -testers gekruist, maar de F_1 's zijn nog niet onderzocht.

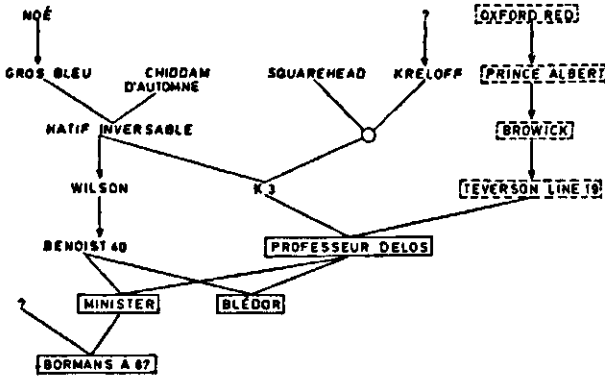


FIG. 38. Afstamming van enige Ne_1^w -carriers van de Minister-groep. Legenda zie pag. 92-93.

FIG. 38. Parentage of some Ne_1^w -carriers of the Minister-group. Legend see pp. 92-93.

Tenslotte is er de Rieti-groep, die twee Belgische (Alter en Panter) en voor het overige Italiaanse rassen omvat: zie fig. 39. De bron van het Ne_1^w -gen van deze groep is waarschijnlijk het Italiaanse landras Rieti, omdat het Ne_1^w -gen werd gevonden in Rieti familia 11 (een selectie uit het landras Rieti), doch niet in Wilhelmina noch in Akagomughi.

FIG. 39. Afstamming van enige Ne_1^w -carriers met in hun stamboom de kruising (Wilhelmina × Rieti) × Akagomughi. Legenda zie pag. 92-93.

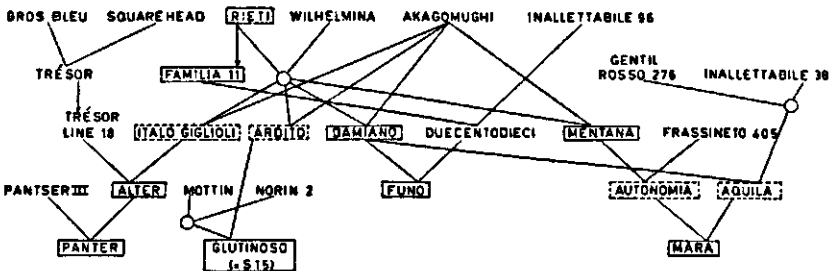


FIG. 39. Descent of some Ne_1^w -carriers with in their parentage the cross (Wilhelmina × Rieti) × Akagomughi. Legend see pp. 92-93.

2 HET GEN Ne_2

De toevallige omstandigheid, dat de belangrijkste bronnen voor de tarweveredeling in Europa en Amerika tevens bronnen van het necrose-gen Ne_2 waren, is de oorzaak, dat dit gen uitgebreid voorkomt in het tarwerassensortiment van de meeste Europese landen, de Verenigde Staten en Argentinië.

Voor Europa zijn deze bronnen:

1. Schotse Rode Dikkop (= *Blé à épi carré, Squarehead*)

2. Het landras Noé.

Behalve deze twee belangrijke Ne_2 -bronnen zijn er nog een reeks Europese landrassen, die het Ne_2 -gen bezitten, doch minder frequent voor de veredeling zijn benut. Het zijn, met de rassen die er uit zijn voortgekomen (tussen haakjes):

Gelderse ris uit Nederland (Elisabeth),

Bündner Landweizen uit Zwitserland (Plantahof),

een *Zuidfins landras* (Olympia),

een *Frans landras* (Saumur),

Russisch landras uit het district *Irkoetsk* (Balaganka),

Russische landrassen uit de *Ukraine* (Djurabl, Moskou 2453),

een *Russisch landras* uit de *Krim* (Novokrumka 0258) en

Signora, een landras uit Utah, Verenigde Staten (Blaue Dame, Grüne Dame).

De belangrijkste bronnen voor de tarweveredeling in de Verenigde Staten en tevens bronnen van het Ne_2 -gen zijn de in de 19e eeuw geïmporteerde tarwes:

3. *Crimean*: een groep wintertarwes, ingevoerd uit de Krim, Rusland en

4. *Mediterranean*, afkomstig uit het gebied om de Middellandse Zee.

Enkele minder belangrijke bronnen van het Ne_2 -gen in de Verenigde Staten zijn de z.g. *lamma wheats* (uit England), waaraan waarschijnlijk Red May (= Michigan Amber) en misschien Purdue nr. 1 hun Ne_2 -gen ontleen; voorts Fronteira (= kruising van zuivere lijnen uit twee *Braziliaanse landrassen*), dat waarschijnlijk het Ne_2 -gen heeft geleverd aan Frondoso, Frontana, Atlas 66 en Atlas 50.

Ook in vele Argentijnse rassen komt een Ne_2 -gen voor. De bron hiervan is

5. het vermoedelijk Spaanse ras *Barleta*.

Behalve in de hierboven aangeduide rassen van *Triticum aestivum*, komt het gen Ne_2 ook voor in *Triticum spelta* (lijn 10 en 24 uit Gembloux, België), in *Triticum durum* (Mindum, Carleton, Stewart, Arnautka, Acme), in een ras, voortgekomen uit een *tarwe-roggekruising* (Riebesel 47/51) en in drie uit Rusland afkomstige *kweektarwes*.

Van de hierboven van 1 tot en met 5 genummerde Ne_2 -bronnen volgt nu nog een korte bespreking, alsmede de stambomen van de rassen, die hun gen aan deze bronnen ontleend hebben.

2.1 Rode Dikkop (Squarehead, Blé à épi carré)

Van 146 van de 202 onderzochte Ne_2 -carriers (tabel 27) is de bron van het Ne_2 -gen

FIG. 41. Afstamming van de rassen, die hun N_2 -gen aan het landras Noé hebben ontleend. Legenda zie pag. 92-93.

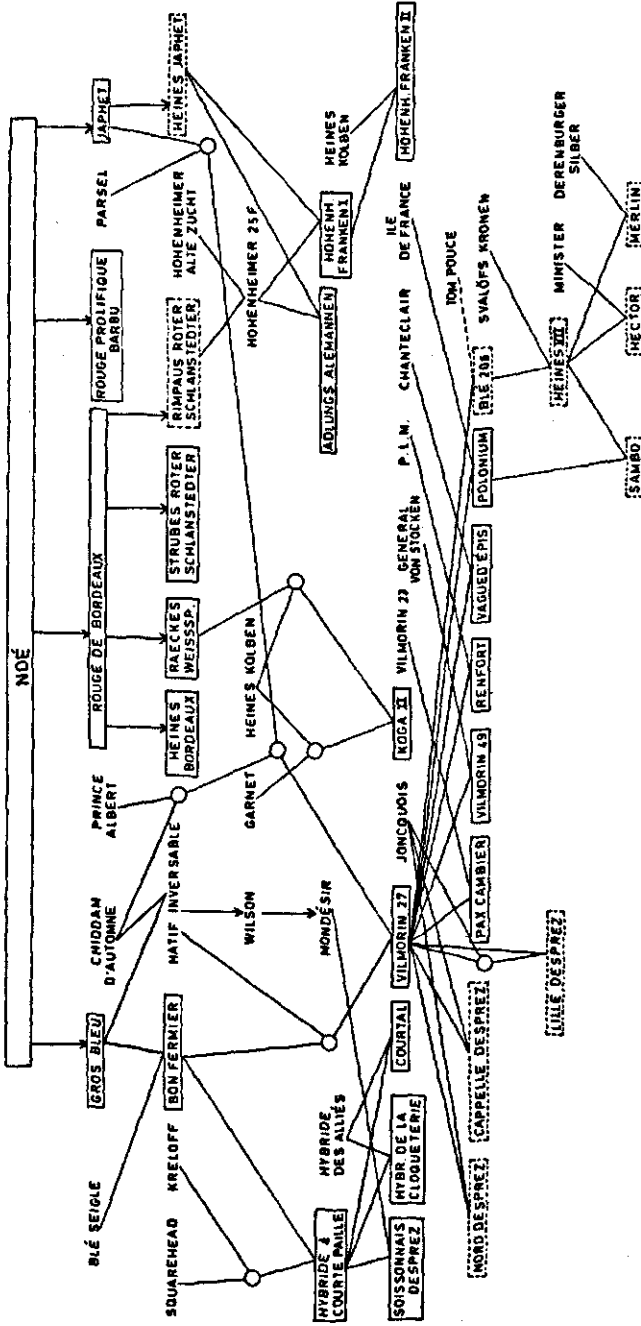


FIG. 41. Parentage of the varieties which have derived their N_2 -gene from the local variety Noé. Legend see pp. 92-93.

bekend. Hiervan ontlenen er 41 hun necrose-gen aan Rode Dikkop. Het zijn in hoofdzaak Zweedse (15) en Noordduitse rassen (14), verder ook rassen uit België (6), Frankrijk (2), Zwitserland (2), Nederland (1) en Denemarken (1).

In figuur 40 is de afstamming van deze rassen gegeven.

2.2 Noé

Het landras Noé is uit Rusland (Odessa) in Frankrijk geïntroduceerd (DE VILMORIN, 1951), doch stamt waarschijnlijk uit Centraal-Europa (VALDEYRON, 1961). Tot nu toe werden 21 Ne_2 -carriers gevonden, die hun necrose-gen aan Noé ontleenden. Het zijn in hoofdzaak Franse (14) en Zuidduitse rassen (7); fig. 41. Vooral de belangrijke geniteur Vilmorin 27 heeft de verspreiding van het Noé-gen (Ne_2^m) bevorderd. De sterkte van het Noé-gen komt vrijwel overeen met die van het Mediterranean-gen. De mogelijkheid, dat beide genen uit eenzelfde bron stammen, is niet uitgesloten.

2.3 Crimean

Van de 202 in tabel 27 genoemde Ne_2 -carriers dragen er 17 het Crimean-gen. Figuur 42 geeft de afstamming van deze rassen. De verspreiding van het Crimean-gen heeft vooral via de rassen Turkey en Blackhull plaats gehad.

FIG. 42. Afstamming van de rassen met het Ne_2 -gen uit Crimean. Legenda zie pag. 92-93.

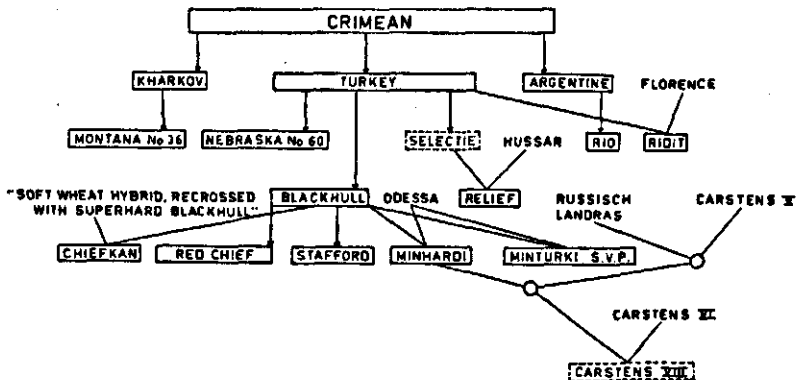


FIG. 42. Parentage of the varieties with the Ne_2 -gene from Crimean. Legend see pp. 92-93.

Opmerkingen. De Ne_2 -carrier Minturki S.V.P. is afkomstig uit de rascollectie van de Stichting voor Plantenveredeling te Wageningen. De herkomst Minturki CI 6155, die door CALDWELL en COMPTON (1943) is onderzocht, bleek non-carrier te zijn.

De rassen Carstens V en VI zijn non-carriers; van het Russische landras zijn geen gegevens bekend.

FIG. 43. Afstamming van de rassen met het M_2 -gen uit Mediterranean. Legenda zie pag. 92-93.

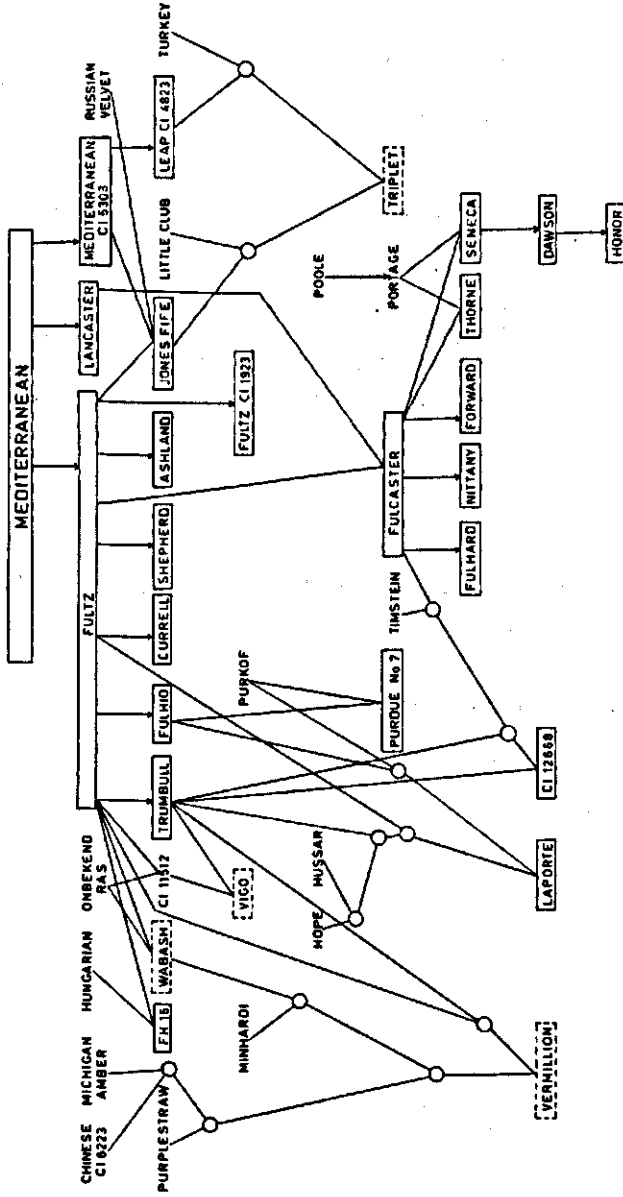


FIG. 43. Percentage of the varieties with the M_2 -gene from Mediterranean. Legend see pp. 92-93.

Italiaanse en Belgische rassen. De bronnen van $\mathcal{N}e_7^{\overline{}}$ van de eerste twee groepen zijn onzeker; van $\mathcal{N}e_7^{\overline{}}$ van de Rieti-groep is het Italiaanse landras Rieti zeer waarschijnlijk de bron.

Van het gen $\mathcal{N}e_2$ zijn 5 hoofdbronnen gevonden, die alle (Barleta vermoedelijk ook) van Europese herkomst zijn. Het zijn Rode Dikkop en Noé voor Europese rassen, Mediterranean en Crimean voor Noord-Amerikaanse rassen en Barleta voor Argentijnse rassen. Daarnaast zijn er enige minder belangrijke, in hoofdzaak Europese landrassen, die het $\mathcal{N}e_2$ -gen hebben doorgegeven aan één of enkele veredelde rassen. In het algemeen kan worden gezegd, dat het $\mathcal{N}e_2$ -gen afkomstig is uit Europa, in het bijzonder uit Rusland, Engeland en de landen om de Middellandse Zee.

Met het oog op de wijde verbreiding van de genen $\mathcal{N}e_1$ en $\mathcal{N}e_2$ in het tarwerassen-sortiment, ligt het voor de hand, dat de meeste tarwekwekers het verschijnsel der complementaire necrose in hun F_1 's en splitsende populaties zijn tegengekomen en met de hiermee samenhangende problemen zijn geconfronteerd. De eerste reactie zou kunnen zijn, dergelijke kruisingen niet meer te maken of bepaalde 'gevaarlijke' rassen zo min mogelijk als geniteur te gebruiken. Deze afwijzende houding tegenover de verdorringsverschijnselen is echter niet aan te bevelen en ook onnodig, zoals in het volgende hoofdstuk zal worden aangetoond.

VIII BASTAARD-NECROSE ALS PROBLEEM VOOR DE TARWEKWEKER

INLEIDING

De problemen, waarvoor de complementaire necrose de tarwekweker stelt, worden bepaald door de verdorringsgraad der bastaarden. In het geval van sterke necrose (graad 6-8) is de F_1 letaal en is het hoofdprobleem: hoe kan de letaliteit worden overwonnen. In vele gevallen van zwakke necrose (graad 0-2) is daarentegen de F_1 fenotypisch geheel normaal, evenals vele dubbelheterozygoten in de splitsende generaties. Het hoofdprobleem is hier: hoe raakt men de verdorde planten definitief kwijt uit zijn materiaal. De minste moeilijkheden bieden matig-necrotische kruisingen (graad 3-6) en wel, omdat de F_1 's niet letaal zijn en omdat alle planten met het genotype voor necrose ook necrotisch zijn.

Een kweker kan trachten de necrotische kruisingscombinaties te vermijden. Paragraaf 1 handelt over de wijze, waarop dit zou kunnen gebeuren en over de merites van deze methode. Vaak komt het echter voor, dat de kweker bij verrassing in zijn F_1 - of F_2 -materiaal de necrose ontdekt, ofwel dat hij bepaalde kruisingen maakt, ook al weet of vermoedt hij, dat de F_1 necrotisch zal zijn. Paragraaf 2 handelt over de methoden, die de kweker dan het best kan toepassen, om zijn selecties vrij te maken van necrotische planten.

1 HET VERMIJDEN VAN NECROTISCHE KRUISINGSCOMBINATIES

Ter vermindering van necrotische kruisingscombinaties bestaan voor de kweker de volgende mogelijkheden:

1. Het niet uitvoeren van bepaalde kruisingen.
2. Het inschakelen van een non-carrier.
3. Bestraling.
4. Het benutten van rasonzuiverheid.

1.1 Niet uitvoeren van bepaalde kruisingen

De kweker kan de gegevens van tabel 27 in die zin benutten, dat geen kruisingen worden gemaakt tussen rassen uit klasse I met rassen uit klasse II. Daar in de praktijk echter steeds nieuwe geniteurs worden gebruikt, waarvan het necrose-genotype niet bekend is, is het lang niet altijd te voorspellen of de F_1 necrotisch zal zijn, ook al zal in sommige gevallen de aanwezigheid van een bepaald necrose-gen kunnen worden vermoed op grond van de afstamming van de geniteur.

1.2 Inschakeling van een non-carrier

Wenst men bepaalde rassen uit klasse I en II, die na kruising een letale F_1 geven, te combineren, dan kan dit geschieden door tussenschakeling van een non-carrier-ras uit klasse III, aldus (I x III) x II of (II x III) x I. In de zo verkregen populaties zijn alle verdorde planten letaal, terwijl alle normale planten, afgezien van spontane kruisbevruchting (vergelijk tabel 19), slechts normale nakomelingen produceren.

Het nadeel van deze methode is, dat een extra kruising moet worden uitgevoerd en dat men de gewenste kruisingscombinatie niet zuiver in handen krijgt. De methode is echter zeer zeker aan te bevelen, indien men alleen maar een bekend gen (bijv. een resistentie-gen) wenst over te brengen.

TABEL 41. Verschillende resultaten met 20 ' N_{e_2} -carriers' en 8 ' N_{e_1} -carriers', verkregen door de achter de rassen genoemde auteurs.

Rassen Varieties	Carrier volgens according to	Non-carrier volgens according to	Carrier + non-carriers volgens according to
Ankar II	—	—	HERMSEN
Bastard II	HERMSEN	SCHMALZ	SCHULZE
Cappelle	FEEKES e.a.	—	WHITEHOUSE, HERMSEN
Hochland	—	SCHMALZ	SCHULZE
H 30	—	—	HERMSEN
Fulcaster	HERMSEN	—	HEYNE, WIEBE en PAINTER
Fulhard	—	—	HEYNE, WIEBE en PAINTER
Jonquois	—	—	HERMSEN
Leap	HERMSEN	CALDWELL en COMPTON	—
Michigan Amber	CALDWELL en COMPTON	—	HERMSEN
Minhardi	CALDWELL en COMPTON	HERMSEN	—
Minturki	HERMSEN	CALDWELL en COMPTON	—
Montana nr. 36	—	—	HERMSEN
Nittany	—	—	HERMSEN
Relief	LUPTON	HERMSEN	—
Rudy	CALDWELL en COMPTON	HERMSEN	—
Shepherd	HEYNE, WIEBE en PAINTER	—	HERMSEN
Stella	LUPTON e.a.	WIETEN	HERMSEN
Yga	—	—	HERMSEN
Yeoman	LUPTON	—	HERMSEN
Attila	SCHMALZ	HERMSEN	—
B 52	OEHLE	—	HERMSEN
B 153	OEHLE	—	HERMSEN
Fasan	WHITEHOUSE	—	HERMSEN
Garnet	—	—	SCHMALZ, HERMSEN
Koga	DANTUMA, SCHMALZ e.a.	—	HERMSEN
Marquillo	HERMSEN, PUGSLEY, e.a.	—	CALDWELL en COMPTON
Norka	PUGSLEY	—	HERMSEN

TABEL 41. Different results with 20 ' N_{e_2} -carriers' and 8 ' N_{e_1} -carriers' obtained by the authors mentioned in column 2, 3 and 4.

1.3 Bestraling

Daar de necrose-genen dominante genen zijn, ligt het voor de hand te denken aan de mogelijkheid tot bestraling van bepaalde belangrijke carrier-rassen, vooral als zij het gen Ne'_1 bezitten. Eventuele non-carrier-mutanten zouden daarna door kruising met een carrier van het complementaire gen kunnen worden opgespoord. Hierbij moet men zich echter realiseren, dat dit zo veel kruisingsarbeid vraagt, dat de bruikbaarheid van deze methode zeer twijfelachtig wordt.

1.4 Het benutten van rasonzuiverheid

Een geheel andere werkwijze berust op het vóórkomen van non-carrier-lijnen in veel van onze 'carrier'-rassen. Deze welkome rasonzuiverheid is bepaald geen uitzondering. Zij is direct aangetoond voor de 20 Ne_2 -carriers en 8 Ne_1 -carriers, die zijn genoemd in tabel 41, pag. 105.

Indirecte aanwijzingen voor onzuiverheid voor het Ne_2 -gen werden verkregen in de volgende gevallen:

- a. Een ras bezit het Ne_2 -gen; een door selectie hieruit ontstaan nieuw ras mist Ne_2 . Voorbeelden: Demeter (non-carrier) uit Mendel (carrier); Eroica II uit Eroica I; Oro uit Crimean; Heines Kolben uit Saumur; Karmont uit Kharkov; Ioturk, Nebred en Requa uit Turkey. De rassen Mendel, Eroica I, etc. hebben dus uit carrier- + non-carrier-lijnen bestaan.
- b. Een ras blijkt bij onderzoek non-carrier te zijn; in een selectie er uit wordt echter het Ne_2 -gen gevonden. Voorbeelden: Trifolium uit Wilhelmina, Elisabeth uit Gelderse ris. Van de oorspronkelijke rassen Wilhelmina en Gelderse ris is dus enkel een non-carrier-selectie onderzocht.
- c. In beide ouders wordt hetzelfde necrose-gen gevonden; in een uit hun kruising ontstaan ras komen carriers en non-carriers voor. Voorbeelden: Yga (= Red Fife x Vilmorin 27) en Bastard II (= Rimpaus früher Bastard x Standard II).

Het gebruik van non-carrier-lijnen in plaats van carriers heeft het voordeel, dat necrose niet zal optreden. Er moet echter op worden gelet, of deze lijnen niet ook nog ten aanzien van andere belangrijke eigenschappen afwijken van de carrier-lijnen.

Het vermijden van de necrose is slechts in beperkte mate mogelijk, zoals uit het bovenstaande blijkt. Het is, indien het systematisch zou worden toegepast, zelfs ongewenst, omdat dan allerlei combinaties van uitstekende geniteurs niet worden beproefd. Bovendien zal in paragraaf 2 blijken, dat het slechts noodzakelijk is, de necrose te vermijden, indien de genencombinaties $Ne'_1 + Ne'_2$ of $Ne'_1 + Ne''_2$ voorkomen, omdat de verdorringsgraad van dergelijke F_1 's zo sterk is, dat zij tot nu toe niet tot korrelvorming konden worden gebracht.

In alle andere gevallen is het zonder te veel moeite en kosten mogelijk om voldoende

zaad te winnen van de verdorde F_1 's en selecties vrij te maken van necrotische planten. Hierover handelt de volgende paragraaf.

2 HET OVERWINNEN VAN DE NECROSE

In de inleiding van dit hoofdstuk is reeds opgemerkt, dat het van de verdorringsgraad van de necrotische F_1 's afhangt, hoe de kweker zijn necrotische kruisingen moet aanpakken. In het nu volgende worden de matig-, zwak- en sterk-necrotische kruisingen daarom afzonderlijk besproken.

2.1 Matige necrose

Matig-necrotisch worden die F_1 's genoemd, die een verdorringsgraad hebben van 3-6. Zij ontstaan uit de genencombinaties Ne_1^m met Ne_2^s , Ne_2^{ms} , Ne_2^m en Ne_2^{mm} ; voorts

FIG. 45. Gemiddeld 1000-korrelgewicht (stippellijnen) en aantal korrels per plant (getrokken lijnen) van 15 necrotische F_1 's van kruisingen tussen Koga en de op de abscis genoemde Ne_2 -carriers en wel onder normale veldcondities (..) en onder zeer gunstige condities in potten (oo).

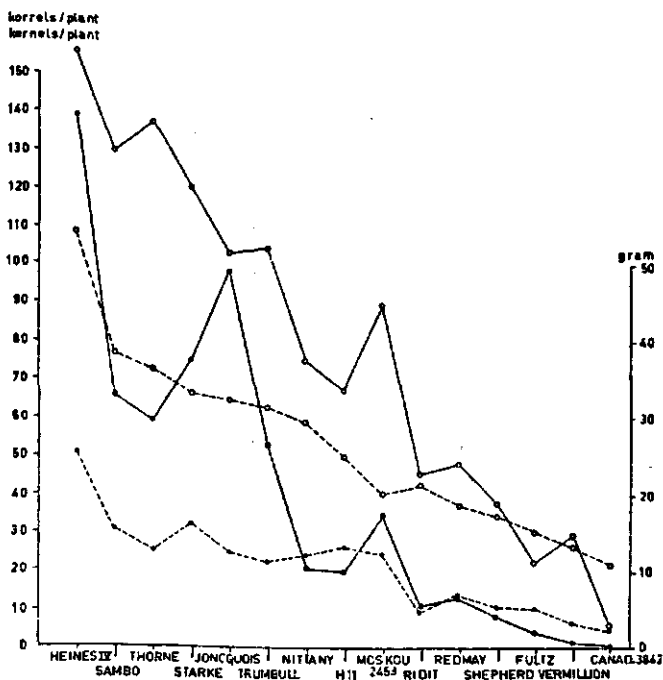


FIG. 45. Average 1000 grain weight (dotted lines) and number of kernels per plant (solid lines) of 15 necrotic F_1 's of crosses between Koga and the Ne_2 -carriers mentioned on the abscis, under normal field conditions (..) and under favourable conditions in pots (oo).

uit Ne_1^f met Ne_2^g en in sommige gevallen ook uit Ne_1^f met Ne_2^{wm} en uit Ne_1^{wv} met Ne_2^f . De rassen, die aanleiding kunnen geven tot het ontstaan van matig-necrotische F_1 's, zijn dus vooral de carriers van Ne_1^m (zie tabel 27 en 28).

Indien matig-necrotische F_1 's voldoende zaad leveren, behoeft de kweker uit de splitsende F_2 slechts de normale planten te selecteren. Deze splitsen, afgezien van spontane kruisbevruchting, in de volgende generaties geen verdorde planten meer af, zoals uit tabel 19 op pag. 38 blijkt.

Sommige F_1 's produceren onder normale condities slechts weinig zaad, dat bovendien meestal zeer noodrijp is. Het aantal korrels per plant, alsook het 1000-korrelgewicht kunnen echter aanmerkelijk worden opgevoerd, indien de F_1 's buiten worden opgekweekt in potten, gevuld met en ingegraven in goede tuingrond, terwijl voor een optimale bemesting en vochtvoorziening wordt gezorgd.

Figuur 45 geeft van 15 verschillende matig-necrotische F_1 's met Koga als gemeenschappelijke ouder het aantal korrels per plant en het 1000-korrelgewicht onder normale veldcondities en bij opkweek, zoals boven werd beschreven.

Uit figuur 45 blijkt het sterke effect van de gunstige omstandigheden. Gemiddeld was het 1000-korrelgewicht $2\frac{1}{2}$ maal zo groot geworden en het aantal korrels per plant bijna verdubbeld.

De F_2 's kunnen het best onder normale omstandigheden opgroeien, omdat dan de normale en verdorde planten het best zijn te schiften.

2.2 Zwakke necrose

Zwak-necrotisch worden de F_1 's genoemd met een verdorringsgraad van 0-3. Zij ontstaan uit de genencombinaties Ne_1^{wv} met Ne_2^{wv} , Ne_2^{wm} , Ne_2^m , Ne_2^{wv} en soms met Ne_2^f ; verder ook uit Ne_1^m met Ne_2^g (tabel 27 en 28). Vooral met Ne_1^m -carriers ontstaan dus zwak-necrotische F_1 's.

De zwak-necrotische F_1 's vertonen slechts zwakke of in het geheel geen symptomen. De F_2 daarentegen maakt als geheel een minder goede indruk, doordat hierin als gevolg van het gendoseringseffect duidelijk verdorde planten voorkomen in een frequentie van pl.m. 30-60%, afhankelijk van de verdorringsgraad der F_1 (fig. 28), van milieu-omstandigheden (VI, 1) en mogelijk van genetic backgrounds (V, B.3.1).

Indien nu de kweker een zwak-necrotische kruising gedurende enige generaties vermeerdert zonder te selecteren ('bulk method'), dan zal hij jaren lang elk jaar weer verdorde planten aantreffen. Na elke generatie zelfbestuiving zal het percentage verdorde planten echter afnemen. Dit blijkt uit figuur 46, waarin voor 5 verschillende theoretische gevallen (a tot en met e) het verloop van het (berekende) percentage genotypisch verdorde planten in de F_2 tot en met de F_{12} is weergegeven.

Geval a. De normale en alle genotypisch verdorde planten hebben een gelijke vermeerderingsfactor. Bij oogsten en dorsen heeft geen mechanische selectie plaats. Het percentage genotypisch verdorde planten daalt niet verder dan 25%. Deze situatie is een grensgeval. Indien zulke zeer zwakke necrose-genen bestaan, zullen zij

niet of zeer moeilijk kunnen worden opgespoord, omdat ofwel geen ofwel zeer zwakke symptomen zouden voorkomen op de dubbelhomozygote planten, welke symptomen in een splitsende populatie gemakkelijk aan de aandacht zouden kunnen ontsnappen.

Geval b. Uit de dubbelhomozygote planten ontstaan als gevolg van een kleinere vermeerderingsfactor en/of mechanische selectie (noodrijpe korrels) slechts $\frac{1}{2}$ maal zoveel nakomelingen als uit alle andere planten. Dit is bij benadering de situatie, indien de F_1 zwak-necrotisch is (verdorringsgraden 0-3; zie figuur 46). In de 6e generatie bezit dan gemiddeld nog 10,6% der planten het genotype voor verdorring, in de 10e generatie nog 1,2%.

Geval c. De dubbelhomozygote verdorde planten, die in elke generatie opnieuw ontstaan uit de heterozygote verdorde planten, zijn letaal; de enkel-heterozygote produceren $\frac{1}{2}$ maal zoveel nakomelingen per plant als de dubbel-heterozygote en de normale planten. Deze situatie is gemiddeld te verwachten in kruisingen waarvan de F_1 een verdorringsgraad van 3-4 heeft. In de F_7 bezitten dan nog 4, in de F_8 nog 1 op de 1000 planten het genotype voor necrose.

Geval d. De enkel- en dubbelhomozygote verdorde planten zijn letaal; uit de dubbelheterozygoten ontstaan $\frac{1}{2}$ maal zoveel planten als uit de normale individuen. Dit is ongeveer de situatie, indien de F_1 verdorringsgraad 5 bezit. In de F_8 bezitten dan nog 2 op de 1000 planten het genotype voor necrose.

Geval e. Alle planten met het genotype voor necrose zijn letaal. Na de F_3 komen geen verdorde planten meer voor. Voorbeelden: alle kruisingen, waarvan de F_1 verdorringsgraad 6, 7 of 8 bezit.

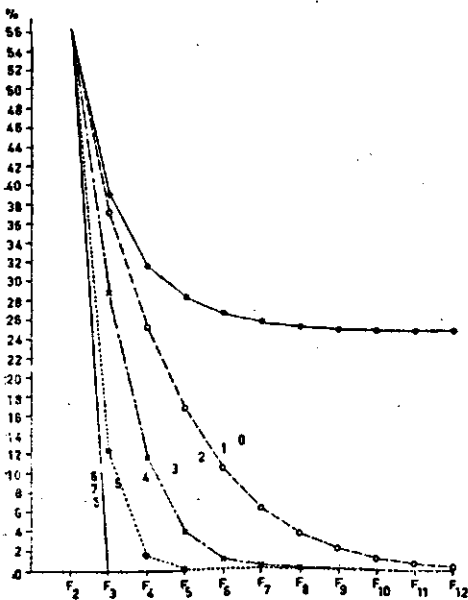


FIG. 46. Percentage verdorde planten (ordinate) in de F_2 tot en met F_{12} (abscis) in de in de tekst beschreven gevallen a (●—●), b (○—○), c (x—x), d (●---●) en e (—) bij toepassing van vermeerdering zonder selectie. Het verband met de aangegeven verdorringsgraden 0 tot en met 8 blijkt eveneens uit de tekst.

FIG. 46. Percentage of necrotic plants (ordinate) in F_2 to F_{12} inclusive (abscis) of crosses with different necrosis grades in the F_1 , when the bulk method is applied.

Uit figuur 46 blijkt, dat men bij toepassing van vermeerdering zonder selectie de verdorde planten moeilijker uit de populaties kwijt raakt, naarmate de verdorringsgraad zwakker is. Voor de meeste matig-necrotische en voor alle zwak-necrotische kruisingen is deze methode dus ongeschikt. Indien zwakke necrose in het spel is, is ter verkrijging van populaties zonder necrotische planten de volgende werkwijze het meest effectief. Oogst uit de F_1 alle fenotypisch normale planten en zaai deze afzonderlijk uit. Van de F_2 -veldjes zullen dan de meeste (minimaal 7/11 of 64 %) alleen uit normale planten bestaan en ook bij verdere vermeerdering vrij blijven van verdorde planten.

2.3 Sterke necrose

Sterk-necrotisch worden alle F_1 's genoemd die letaal zijn (verdorringsgraad 6–8). Zij ontstaan uit de genencombinaties Ne_1^j met Ne_2^j , $Ne_2^{m_1}$, Ne_2^m en meestal met $Ne_2^{m_2}$; ook komt wel letaliteit (graad 6) voor bij combinatie van Ne_1^j met sommige Ne_2^j -carriers (tabel 27 en 28).

In deze groep kruisingen is een natuurlijke barrière werkzaam, die de F_1 -planten doet afsterven, voordat ze een nakomelingschap hebben kunnen produceren. Het stadium dat de planten voor hun dood nog bereiken, varieert van het één-spruitstadium ($Ne_1^j + Ne_2^j$) tot het stadium van het in-aar-schieten ($Ne_1^j + Ne_2^{m_2}$ en soms $Ne_1^j + Ne_2^j$). Met deze stadia loopt parallel de kans op succes bij pogingen om onder kunstmatige condities de letaliteitsbarrière te doorbreken. De hierbij te volgen methode en enkele verkregen resultaten zijn behandeld in VI, 2.2.

Samenvattend kan ten aanzien van de letale kruisingscombinaties het volgende worden gezegd.

1. Letale F_1 's met de genencombinatie $Ne_1^j + Ne_2^j$ of $Ne_1^j + Ne_2^{m_1}$ sterven meestal in het één-spruitstadium af en konden tot nu toe niet tot zaadzetting worden gebracht. Voor deze groep van kruisingen blijven daarom alleen de in paragraaf 1 van dit hoofdstuk behandelde mogelijkheden over.
2. Alle andere letale F_1 's kunnen onder kunstmatige condities (VI, 2.2) tot zaadzetting worden gebracht. Daar de zaadproductie van sommige F_1 's laag is, mede doordat een deel van de F_1 -planten ook onder kunstmatige condities letaal blijft, is het gewenst te zorgen voor zo veel mogelijk F_1 -planten per kruising. Door het opkweken van het aldus verkregen F_1 -zaad onder normale condities, ontdoet men zich in één keer van alle necrotische planten, daar alle verdorde F_1 -planten van deze kruisingen letaal zijn.
3. Uiteraard bestaan voor de groep kruisingen bedoeld onder punt 2, ook nog de in paragraaf 1 van dit hoofdstuk behandelde mogelijkheden.

Uit al hetgeen hierboven is meegedeeld volgt, dat de tarwekweker necrotische kruisingscombinaties in de regel niet hoeft te vermijden. Integendeel: hij krijgt hiermee vaak juist de beschikking over materiaal, dat nog niet eerder werd beproefd, vooral wanneer het normaliter letale combinaties betreft.

Wel komen matig-necrotische kruisingen voor in de stamboom van enkele rassen bijv. van Heines 476 (Koga x Heines IV) en Abondance (Joncquois x Garnet). De vraag is echter, of de kwekers van deze rassen al dan niet carrier-lijnen hebben gebruikt van de rassen Koga, Joncquois en Garnet. KOSTYUCHENKO (1936) maakt echter melding van verschillende goede selecties uit matig-necrotische kruisingen en noemt met name de zeer goede lijn GDS 33 var. erythropermum uit de kruising Nowinka (Ne_1^m) x Grenadier II (Ne_2^m), welke 18 % meer produceerde dan het standaardras. Uit zwak-necrotische F_1 's zijn meer rassen voortgekomen: Cleo en Hector beide uit Minister x Heines VII; Marhein 21 uit Mara x Heines VII; Marchal, Stella, Hesbignon en Fleuron uit de samengestelde kruising (Professeur Delos x Bastard II) x (Professeur Delos x Joncquois), waarin Professeur Delos de Ne_1^m -carrier is. Van Bastard II en Joncquois zijn ook non-carrierlijnen gevonden, zodat het niet zeker is, of de kweker van de laatste 4 rassen necrotische planten in zijn populaties is tegengekomen.

IX DISCUSSIE EN NABESCHOUWING

In het laatste hoofdstuk van dit proefschrift komen als afsluiting de volgende nog niet of onvolledig onderzochte aspecten van bastaard-necrose bij tarwe aan de orde.

1. Verschillende vormen van 'hybrid weakness' bij tarwe en verwante geslachten en hun genetische relatie.
2. Genetische analyse van verschillende genetic backgrounds.
3. Genetic backgrounds en selectie op landbouwkundig belangrijke eigenschappen.
4. Homoeologe chromosomen en necrose-genen.
5. Dominantie-verhoudingen van de verschillende allelen der necrose-genen.
6. De oorzaken van de variatie der necrotische F_1 's.
7. Reciproke kruisingen.
8. Het effect van uitwendige omstandigheden op de verdoringsgraad.
9. Fysiologische verklaring van de bastaard-necrose.

I VERSCHILLENDE VORMEN VAN 'HYBRID WEAKNESS' BIJ TARWE EN VERWANTE GESLACHTEN EN HUN GENETISCHE RELATIE

Bij de in deze publikatie behandelde bastaard-necrose waren slechts de twee hoofdgenen N_{e_1} en N_{e_2} betrokken, die resp. gelocaliseerd zijn in chromosoom 5B en 2A van hexaploide tarwe. Hiernaast zijn echter uit de literatuur gevallen bekend van 'hybrid weakness', die zowel fenotypisch als genotypisch punten van overeenkomst vertonen met bovengenoemde bastaard-necrose, maar waarbij waarschijnlijk andere genen in het spel zijn.

In F_1 's van *Aegilops umbellulata* met verschillende rassen van *Triticum monococcum* vond SEARS (1944) soms 'early dying hybrids', die zich maximaal ontwikkelden tot 2 gedrongen bladeren en soms 'late-dying hybrids', waarbij de ontwikkeling ging tot het 3e blad of nog verder, waarna de groei ophield en het eerst de jongste, daarna de oudere bladeren bruin werden en de planten stierven. SEARS toonde aan, dat het verschil tussen 'early' en 'late dying' berustte op twee verschillende allelen van een zelfde gen. Kruising van *Aegilops umbellulata* met *Triticum aegilopoides*-variëteiten gaf enkel normale F_1 's.

SEARS kruiste ook *Aegilops bicornis* met de genoemde variëteiten van *T. monococcum* en *T. aegilopoides*. Nu bleken juist de F_1 's met *T. aegilopoides* voortijdig te sterven (op zijn best werden 2 à 3 aren gevormd) en de F_1 's met *T. monococcum* normaal te zijn. Het verdorringstype werd door SEARS niet beschreven. Wel toonde hij aan, dat de genetische basis van de necrose-verschijnselen in de *Aegilops bicornis*-kruisingen een andere was dan die van 'early' en 'late dying' der *Aegilops umbellulata*-kruisingen. Merkwaardig was hierbij het gedrag van *T. monococcum* var. *Hornemanni*, die met *Aegilops*

umbellulata het 'late dying' necrose-type gaf, terwijl ook de F_1 met *Aegilops bicornis* voortijdig bleek te sterven.

SEARS acht een genetische basis van complementaire factoren voor elk der gevonden verdorringstypen waarschijnlijk, maar kon die niet aantonen, omdat van beide *Aegilops-species* maar één vorm werd onderzocht.

Het verdorringstype, dat ROY (1955) vond in F_1 's met *Aegilops bicornis*, komt blijkens de beschrijving geheel overeen met dat van de 'late-dying hybrids' van SEARS. Op grond van zijn resultaten komt ROY tot de conclusie, dat alleen de combinatie der genomen S_b (van *Aegilops bicornis*) en D (van *Aegilops squarrosa*) de letaliteit teweeg brengt. Deze conclusie is in strijd met SEARS' resultaten, aangezien *T. aegilopoides* genoom A bezit. Bovendien vond ROY, in tegenstelling tot SEARS, dat de F_1 van *Aegilops bicornis* met *T. monococcum* (genoom A) letaal was.

CAUDERON (1956, 1958) vond in de F_1 van *Agropyrum glaucum* Desf. met resp. *Triticum monococcum* 4 x ($2n = 28$) en de *T. aestivum*-rassen Fylgia en Progress een verdorringstype, dat met 'progressive lethal necrosis' (CALDWELL en COMPTON, 1943) vrij goed overeenstemde (CAUDERON, 1961). De genetische basis werd niet onderzocht. De rassen Fylgia en Progress bezitten noch Ne_1 , noch Ne_2 , doch wel een gen, dat met *Triticum macha* var. *subletshchumicum* chlorose teweeg brengt (HERMSEN, niet gepubliceerd) en dat wellicht in chromosoom 3D ligt. Het is echter niet waarschijnlijk, dat dit gen in bovengenoemde F_1 's een rol speelt, daar ook de F_1 van *Agropyrum glaucum* met *T. monococcum* 4 x (genoom A) sterk necrotisch was.

NISHIKAWA heeft een uitvoerig onderzoek gewijd aan complementaire genen voor letaliteit, die werden gevonden zowel in tetraploide tarwes als in *Aegilops squarrosa*. Tot nu toe is nog slechts de beschrijving der bastaarden gepubliceerd (1960) en nog niet de genetische analyse. NISHIKAWA maakte kruisingen tussen 8 species (in totaal 12 variëteiten) van tetraploide tarwe en twee herkomsten van *Aegilops squarrosa* L. var. *typica* Zhuk, aangeduid als nr. 1 en nr. 2.

De bastaarden van *Triticum durum* (variëteiten *Reichenbachii* en *coerulescens*) en *Aegilops squarrosa* nr. 1 stierven in het kiemplant-stadium. De bastaarden van *T. dicoccum* var. *liguliforme* en *Aegilops squarrosa* nr. 1 en eveneens de bastaarden van *T. dicoccum*, variëteiten *liguliforme*, *farrum* en *arras* (Khapli) en *Aegilops squarrosa* nr. 2-4 x (= autotetraploide lijn van nr. 2) stierven in het uitstoelingsstadium. De bastaarden van de genoemde *T. durum*-variëteiten en *Aegilops squarrosa* nr. 2-4 x stierven in het schietstadium.

Blijkens een schriftelijke mededeling (1961) kwamen de symptomen in vele opzichten overeen met die van bastaard-necrose, ofschoon de groeivertraging vóór het verschijnen van de bladverkleuringen, die ook door SEARS en ROY werd waargenomen, in onze F_1 's met bastaard-necrose nooit is opgetreden.

Uit de boven vermelde resultaten volgt, dat *Aegilops squarrosa* zeker 1 necrose-gen bevat. Het complementaire gen is blijkens het bovenstaande aanwezig in het *dicoccum*-ras, Khapli. Nu is door WILLIAMS (1961) gevonden, dat Khapli noch Ne_1

noch Ne_2 bezit. Indien door NISHIKAWA en WILLIAMS dezelfde lijn van Khapli is gebruikt, of indien Khapli alleen uit carriers bestaat, dan zou hieruit volgen, dat in bovengenoemde bastaarden twee necrose-genen werkzaam zijn, die beide verschillen van Ne_1 en Ne_2 .

Bastaard-chlorose in tarwe is tot voor kort beschouwd als een bepaalde vorm van bastaard-necrose (HERMSEN, 1960), waarbij een gen uit genoom D was betrokken (SACHS, 1953). Dit gen werd door TSUNEWAKI en KIHARA (1961) gelocaliseerd in chromosoom 3D en overeenkomstig het voorstel van HERMSEN (1961) aangeduid als Ne_2 . Bastaard-chlorose is tot nu toe alleen gevonden in kruisingen met *Triticum macha* var. *subletshchumicum*. Een uitvoerig onderzoek van kruisingen tussen *Triticum macha* en 150 andere hexaploide tarwes (in hoofdzaak rassen van *Triticum aestivum*) heeft aan het licht gebracht, dat *Triticum macha* het gen Ne_1 bezit op chromosoom 5B, dat dit gen met Ne_2 (op chromosoom 2A) bastaard-necrose teweeg brengt, zonder dat Ne_2 hierbij betrokken is en tenslotte dat necrose en chlorose misschien op afzonderlijke stellen complementaire genen berusten. (HERMSEN, nog niet gepubliceerd).

Het voorgaande impliceert, dat *T. macha* var. *subletshchumicum* behalve Ne_1 ook nog een gen voor chlorose zou bezitten. Meer zekerheid hierover zal zijn verkregen, als de resultaten van thans lopende proeven bekend zijn.

Samenvattend kan worden gezegd, dat in dit stadium van het onderzoek nog betrekkelijk weinig met zekerheid bekend is omtrent het aantal necrose-genen en omtrent de genetische relatie van verschillende vormen van 'hybrid weakness' in *Triticum* en verwante geslachten, waarbij necrose-symptomen optreden.

2 GENETISCHE ANALYSE VAN VERSCHILLENDE GENETIC BACKGROUNDS

Hoewel in V, B.3 een effect van verschillende genetic backgrounds kon worden aangetoond, is er nog niets bekend omtrent aantal, sterkte, loci en dominantieverhoudingen der hierbij betrokken genen. Deze facetten van de genetic background kunnen worden onderzocht

- a. met behulp van substitutielijnen, speciaal die, waarin de chromosomenparen 5B en 2A zijn gesubstitueerd. Deze methode wordt thans in Canada (BOYD, 1961) toegepast.
- b. door onderlinge kruising van Ne_1 - en Ne_2 -carriers, afkomstig uit populaties met verschillende min of meer constante genetic backgrounds (V, B.3) en het bestuderen van de F_1 en volgende generaties.
- c. door lijnen met het genotype $Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2$ te kruisen met zeer verschillende non-carriers ($ne_1ne_1ne_2ne_2$), zodat een reeks F_1 's wordt verkregen, die alleen in genetic background verschillen.

Met de programma's a, b en c is in 1961 begonnen, zodat hiervan nog geen resultaten beschikbaar zijn.

3 GENETIC BACKGROUNDS EN SELECTIE

Een praktisch probleem is het volgende. Oefenen genetic backgrounds, die de verdoringsgraad verzwakken (z.g. 'gunstige' backgrounds) ook een gunstig effect uit op landbouwkundig belangrijke eigenschappen? Indien dit zo zou zijn, dan kon de necrose dienen als indicator bij de selectie van gunstige backgrounds, omdat necrotische planten en vooral de enkelheterozygoten van matig-necrotische kruisingen gevoelig zijn voor verschillen in genetic background (V, B.3), evenals voor verschillen in uitwendig milieu (VI, 2.3).

Het bovengenoemde probleem kan worden onderzocht door de landbouwkundige waarde te vergelijken van de groep normale planten (eventueel na één keer vermeerdere) uit splitsende populaties van een bepaalde kruising, welke populaties duidelijk verschillen in verdoringsgraad der enkelheterozygote verdorde planten bijv. II-26 en IV-11 (fig. 29) en IV-27-16 (fig. 32) van de kruising Heines 476 x Koga.

In de F_2 van deze zelfde kruising liep de zaadproductie der enkelheterozygote verdorde planten vrij sterk uiteen. Voor zover deze variatie kan worden toegeschreven aan verschillen in genetic background (B.3.2), zou hierin een selectie-mogelijkheid zijn gelegen. Systematisch onderzoek van dit probleem is nog niet uitgevoerd, ofschoon het misschien belangrijke conclusies zou kunnen opleveren ten aanzien van de behandeling van necrotische kruisingen door de kwekers.

4 HOMOEologe CHROMOSOMEN EN NECROSE-GENEN

Hexaploïde tarwe bevat 3 verwante genomen. Van elk chromosoom bestaan daarvoor nog twee homoeologe partners, zoals door SEARS (1959) is aangetoond. Van vele genen in tarwe kunnen dan ook 3 homoeologe loci verwacht worden. De necrose-genen Ne_1 en Ne_2 liggen op chromosoom 5B en 2A (TSUNEWAKI, 1960). Bevatten de homoeologe chromosomen van 5B en 2A (resp. 5A, 5D en 2B, 2D) recessieve allelen van Ne of 'modifiers' van de necrose of missen zij deze loci? Door analyse met behulp van monosomen kan dit probleem nader worden onderzocht. TSUNEWAKI en KIHARA (1961) vonden op chromosoom 3D van Chinese Spring een gen voor chlorose en op het homoeologe chromosoom 3B een modifier. Terecht stellen genoemde auteurs vast, dat de ligging op homoeologe chromosomen en het beïnvloeden van een zelfde eigenschap, resp. als major-gen en als modifier, niet bewijzen, dat het hier homoeologe loci betreft.

5 DOMINANTIEVERHOUDINGEN VAN DE VERSCHILLENDE ALLELEN DER NECROSE-GENEN

De dominantieverhoudingen van de zwakke, matige en sterke allelen van Ne_1 en Ne_2 kunnen worden onderzocht door lijnen met het genotype $Ne_1Ne_1Ne_2Ne_2$ te kruisen met carriers van Ne -allelen van verschillende expressiviteit. Zo heeft een dubbel-homozygoot-verdorde lijn uit Funo x Canad. 3842 het genotype $Ne_1^wNe_1^wNe_2^sNe_2^s$.

Kruising van deze lijn met Marquillo (genotype $Ne_1^m Ne_1^m ne_2 ne_2$) geeft een F_1 met het genotype $Ne_1^m Ne_1^m Ne_2^m ne_2$. Is Ne_1^m dominant over Ne_1^w , dan zal de F_1 letaal zijn (verdorringsgraad 8). Is Ne_1^w dominant over Ne_1^m , dan zal de verdorringsgraad overeenkomen met die van de planten met het genotype $Ne_1^m Ne_1^m Ne_2^m ne_2$, welke voorkomen in de F_2 van Funo x Canad. 3842 en een verdorringsgraad 4-5 bezitten. Bij intermediaire overerving zal de verdorringsgraad tussen 8 en 4-5 in liggen.

6 OORZAKEN VAN DE VARIATIE DER NECROTISCHE F_1 's

De gegevens over multiple allelie der necrose-genen (V, B.1) zijn nog vrij beperkt. Het bestaan van een aantal duidelijk verschillende allelen van Ne_1 en Ne_2 is aangetoond, doch onopgelost is het probleem, of de kleinere verschillen tussen F_1 's, die eveneens erfelijk zijn, ook berusten op multiple allelie, ofwel op verschillen in genetic background of op beide.

Voorbeelden van deze kleinere verschillen, die in V niet zijn besproken, doch wel in HERMSEN (1960), zijn: Ne_1^m van Bladette de Besplas is sterker dan Ne_1^m van Funo, Minister, etc.; Ne_1^m van *Triticum macha* is zwakker dan Ne_1^m van Koga. Onder de Ne_2 -carriers komen ook vele van dergelijke kleinere verschillen voor, zelfs binnen groepen van rassen, die hun necrose-gen aan dezelfde bron ontleenden (V, B.1, pag. 62 en VII, 2.4, pag. 102). De vraag rijst dan: is het gen in dit geval veranderd of is een zeldzame overkruising opgetreden vlak bij het gen, zodat de sterk met het gen gekoppelde background-genen zijn vervangen door andere, welke een verschillende verdorringsgraad teweeg brengen?

7 RECIPROKE KRUISINGEN

Significante verschillen tussen reciproke kruisingen konden voor bastaard-necrose bij tarwe niet worden aangetoond. Er kwamen wel reciproke verschillen voor in sommige Koga-kruisingen, maar deze waren meestal klein of traden slechts eenmaal op.

SCHMALZ (1959) vond kleine reciproke verschillen, o.a. in Salzmünder Standard x Garnet. Geen reciproke verschillen werden gevonden door CALDWELL en COMPTON (1943), SACHS (1953) en ROY (1955) in tarwe, door OKA (1956) in rijst, door HOLLINGSHEAD (1930) in *Crepis* en door GERSTEL (1954) en HUTCHINSON (1932) in katoen. Bij andere auteurs werden geen gegevens over reciproke kruisingen vermeld.

8 HET EFFECT VAN UITWENDIGE OMSTANDIGHEDEN OP DE VERDORRINGSGRAAD

In aansluiting op de gegevens in VI zou een systematisch onderzoek gewenst zijn omtrent de invloed van verschillende combinaties van milieu-factoren op de verdorringsgraad, teneinde ook de zeer sterk-necrotische F_1 's (graad 8) tot zaadzetting te kunnen brengen en de zaadproductie, vooral van de bijna-letale F_1 's, te kunnen

verhogen. Voorts moet worden nagegaan in welke mate en op welke wijze verschillende milieu-omstandigheden invloed kunnen uitoefenen op het effect van gendosering, multiple allelie en genetic backgrounds. De gegevens van hoofdstuk VI kunnen hierbij als uitgangspunt dienen, waarbij vooral van belang is, dat niet alleen het milieu de verdoringsgraad aanzienlijk kan veranderen, maar ook, dat de potentiële verdoringsgraad van een plant mede bepalend is voor de grootte van het milieu-effect.

Het gegeven, dat het absolute milieu-effect, beginnend bij de sterkst verdorde F_1 's, geleidelijk toeneemt tot een maximum en daarna vrij snel weer afneemt, heeft de volgende theoretische consequenties:

1. In een splitsende populatie, waarin verschillende genetic backgrounds voorkomen, kan de verdoringsgraad van een groep planten met hetzelfde necrose-genotype zozeer uiteenlopen, dat niet alle planten even milieu-gevoelig zijn. Verschillende uitwendige omstandigheden kunnen dan in verschillende mate de grenzen van de fenotype-klassen vervagen of verschuivingen van verschillende genotypen in de curven bewerken (V, B.2.3).
2. Een tweede consequentie is, dat het gendoserings-effect in een bepaalde populatie onder verschillende milieu-omstandigheden verschillend kan zijn. Stel milieu a is gunstiger dan milieu b. Liggen nu in een F_2 , die is opgekweekt in milieu b, de dubbelhomozygoten in het sterkst milieu-gevoelige traject, dan zouden, bij opkweek van deze F_2 in milieu a, de doseringseffecten van dosis 2 \rightarrow 3, maar vooral van 3 \rightarrow 4 kleiner zijn geweest dan in milieu b. Liggen in een F_2 (milieu b) de enkel-heterozygoten in het gevoeligste traject, dan zou bij opkweek in milieu a het doseringseffect van dosis 2 \rightarrow 3 kleiner en van dosis 3 \rightarrow 4 groter zijn geweest dan in milieu b. Zijn in milieu b de dubbelheterozygoten van genoemde F_2 in het gevoeligste traject gelegen, dan zou in milieu a het doseringseffect van dosis 3 \rightarrow 4, maar vooral van dosis 2 \rightarrow 3 groter zijn dan in milieu b.

9 DE FYSIOLOGISCHE BASIS VAN DE BASTAARD-NECROSE

Er zijn verschillende hypothesen opgesteld om 'hybrid weakness' fysiologisch te verklaren. Zo achtte SEARS (1944) een tekort van de een of andere essentiële stof de meest waarschijnlijke oorzaak. GERSTEL (1954) vindt bij katoen juist een teveel van een bepaalde schadelijke substantie het meest voor de hand liggend.

(McCALLA, 1961), die een vrij uitvoerig fysiologisch onderzoek wijdde aan een enkelvoudig-recessieve necrotische mutant bij mais, is van mening, dat in zijn necrotische planten een opeenhoping van giftige stoffen plaats vindt.

SCHMALZ (1959) past op het geval van bastaard-necrose enkele theorieën toe, die door HADORN (1955) voor de fysiologische werking van complementaire letale factoren in het algemeen werden geformuleerd. Deze houden het volgende in. De werking der complementaire factoren kan zijn:

- a. Cumulatief: beide factoren produceren een zelfde stof, waarvan pas bij een bepaalde drempelwaarde een schadelijke concentratie wordt bereikt.

b. Zuiver complementair: elk der genen regelt de productie van een andere op zichzelf onschadelijke stof. Pas bij combinatie van deze stoffen treedt het schadelijke effect op.

Verder kan de werking van de complementaire factoren direct zijn, indien de schadelijke stof direct de vorming, vervanging of het in leven blijven van de chloroplasten verstoort, ofwel indirect, als de schadelijke stof een substantie inactiveert, die voor een normale functie van het chlorophyl-apparaat noodzakelijk is. Het is niet mogelijk te zeggen, welke van deze hypothesen de juiste of zelfs de meest waarschijnlijke is. We zullen ons daarom beperken tot het aangeven van enige in dit proefschrift behandelde aspecten der bastaard-necrose, die van belang kunnen zijn voor een fysiologisch onderzoek van het verschijnsel.

- a.* De symptomen treden pas op na een periode van normale groei, die onder gewone omstandigheden kan variëren van enkele weken tot enkele maanden, terwijl in bepaalde F_1 's met het necrose-genotype de symptomen geheel achterwege blijven. De lengte van deze periode wordt genetisch bepaald (multiple allelie, gendosering), doch kan ook door uitwendige omstandigheden sterk worden beïnvloed.
- b.* De aard, de dynamiek (progressiviteit) en de graad der symptomen (II), kunnen eveneens aanknopingspunten geven voor een fysiologische benadering van het probleem.
- c.* Stengels en aren blijven veel langer groen dan bladeren en bladscheden, maar het is niet bekend, of de bastaard-necrose hier in het geheel niet optreedt (SCHMALZ, 1959), dan wel pas zo laat, dat zij niet van normale afrijping is te onderscheiden. SCHMALZ (1959) postuleert een genetisch remsysteem in stengels en aren.
- d.* De necrose-genen schijnen elk afzonderlijk geen nadelig effect te hebben, gezien de omstandigheid, dat vele zeer goede cultuurrassen carriers zijn van necrose-genen.

Uit dit hoofdstuk is wel gebleken, dat door de onderzoekingen, waarvan de resultaten in dit proefschrift zijn behandeld, veel nieuwe vraagstukken zijn gerezen, die om verder onderzoek vragen.

SAMENVATTING

Bastaard-necrose bij tarwe berust op 2 complementaire factoren. Van elk van deze factoren is het bestaan van een reeks van multiple allelen aangetoond, die onderling zeer verschillen in expressiviteit.

Verder is gebleken, dat het aantal dominante allelen in een necrotische plant (de gendosering) de graad van necrose mede bepaalt. De grootte van dit z.g. gendoseringseffect bleek nauw samen te hangen met de expressiviteit van de necrose-genen.

Een derde genetisch bepaalde oorzaak van variatie in necrose-grad is de genetic background. Een interactie met het gendoseringseffect kon worden aangetoond, doordat uit één F_1 -plant na enige generaties zelfbestuiving, populaties werden verkregen met zeer verschillende, min of meer constante gendoseringseffecten.

De invloed van uitwendige omstandigheden op de graad van necrose kan eveneens aanzienlijk zijn, zodanig zelfs, dat necrotische planten, die onder normale omstandigheden sterven in het uitstoelingsstadium, tot zaadzetting konden worden gebracht onder kunstmatige condities en de gemiddelde zaadopbrengst per plant van een reeks niet-letale F_1 's in doorsnee kon worden vervijfvoudigd.

Door de afstamming na te gaan van rassen, waarin een necrose-gen was gevonden, konden verscheidene bronnen van necrose-genen (meestal landrassen) worden opgespoord, terwijl tevens werd aangetoond, dat vooral het veelvuldig gebruik van bepaalde carrier-rassen als geniteur de verspreiding van de necrose-genen in de hand heeft gewerkt.

Ten behoeve van de tarwekwekers zijn enige methoden ter vermijding van de necrose aangegeven, terwijl tevens wordt uiteengezet, hoe de populaties, verkregen uit necrotische kruisingscombinaties, het best kunnen worden behandeld. Voorts is in tabel 27 een overzicht gegeven van de bijna 500 onderzochte rassen, species en selecties, gegroepeerd in N_{e_1} - en N_{e_2} -carriers en non-carriers, terwijl bij de meeste carriers de expressiviteit van het necrose-gen is aangeduid.

SUMMARY

In this thesis the results of investigations on hybrid necrosis in wheat are presented. A summary of each of the chapters is given below.

I THE GENETIC CAUSES OF HYBRID WEAKNESS AND INVIABILITY

The genetic causes of hybrid weakness and inviability may be different. A disharmony between hybrid embryo and maternal tissue, between the genotype of one parent and the plasmotype of the other, but also between the genotypes of both parents may result into abnormal hybrids. In the last case either the genomes of the parents may not match well, or the chromosomes are structurally too different to harmonize. However, also the action of specific genes (either additive or complementary) may cause hybrid weakness or inviability.

Examples are presented in chapter I. Hybrid necrosis in wheat is based on two complementary factors.

II SYMPTOMATICS OF HYBRID NECROSIS IN WHEAT

Necrosis of the leaves, generally starting at the tip of the oldest leaf, is the final stage of a series of colour changes. The intermediate colour is either dull green or yellow with in both cases gradual transitions to normal and necrotic. The colour changes start on small spots becoming larger and more numerous until they join to larger spots or zones. The growth stage of the plant, in which the first symptoms appear ('phenokritische Phase', HADORN, 1955) is significantly correlated with the stage, where the necrotic plants succumb ('effektiv letale Phase', HADORN, 1955): see fig. 1. Under certain environmental conditions both stages are determined by the nature of the cross. They may vary greatly and on the basis of this variation 8 necrosis grades are introduced which are defined in tabel 1 and partly illustrated in photograph 10.

The above mentioned colour changes mark the degeneration of the chlorophyll apparatus in the mesophyll cells and the gradual dying of the leaf tissues. This is demonstrated by the photographs 1 to 9 inclusive.

III DISCUSSION OF THE LITERATURE ON HYBRID NECROSIS

Strong necrosis (F_1 lethal, necrosis grades 6-8) has been studied by American and European research workers who demonstrated a genetic basis of 2 complementary factors. Many breeders found strong necrosis in their material.

Moderate necrosis (grades 3–6) has been investigated by European research workers, particularly in the last decade.

Only two publications on weak necrosis are known to the author. The article by McMILLAN has been discussed at length in chapter III. His hypothesis of 3 complementary genes for 'firing' seems controversial.

In the tables 2, 3, 5, 6, 7 and 8 a classification according to genotype is presented of all varieties mentioned in the publications on hybrid necrosis.

IV MATERIAL AND METHODS

The starting material consisted of 7 *Triticum* species for the greater part *Triticum aestivum*. Until 1962 more than 3,000 crosses were made to investigate necrosis, chlorosis and dwarf growth in wheat.

The results of stem length measurements are presented in cumulative and in normal frequency curves (polygons): see fig. 15.

The segregation ratios observed in F_2 -, triple cross and F_3 -populations are plotted graphically on 'Binomial Probability Paper': figs. 3 to 13 inclusive. For reading the ratios an overlay has been added (appendix).

All correlations have been calculated according to SPEARMAN.

In section IV, 4 the symbolization of the complementary necrosis genes has been discussed. The basic symbol Ne is proposed with the subscripts 1 and 2 for the complementary genes, and the superscripts w , m and s for alleles with different expressivity (Ne_1^w , Ne_2^m , etc.).

V INVESTIGATIONS ON THE GENETIC BASIS OF HYBRID NECROSIS

V, A The genetic basis of necrosis-as-such

A genetic basis of 2 complementary genes is demonstrated both for weak, for moderate and for strong necrosis (A.1) by determining the segregation ratios necrotic: normal in F_2 -populations (figs. 3, 4 and 5; table 14), in triple crosses (figs. 6 and 7), in backcrosses (table 15), in crosses of normal plants from two 9 : 7- F_2 's with an Ne_1 - and an Ne_2 -carrier (tables 16, 17 and 18) and in F_3 -populations (figs. 8 to 13 inclusive and tables 20 to 23 inclusive).

Data are presented which suggest that 'firing' (McMILLAN, 1936) is determined by the same genes as 'progressive necrosis' (CALDWELL and COMPTON, 1943): A.2.

Section A.3 contains a list of 77 Ne_1 -carriers, 202 Ne_2 -carriers and 211 non-carriers (table 27). The expressivity of the necrosis genes of 191 out of the 279 carriers is indicated by w , m , etc. In table 28 the necrosis grades expected for each of the combinations of alleles are presented.

V, B The genetic basis of the variation in necrosis degree

1. In 109 F_1 's of crosses between 27 N_{e_1} -carriers and 14 N_{e_2} -carriers a large and discontinuous variation of the degree of necrosis was found (fig. 14). Three hypotheses to explain this variation (different loci, multiple alleles or different genetic backgrounds) were tested 1) directly by certain triple crosses (tables 30 and 32) and 2) indirectly by tracing the parentage of the carriers and the origin of their necrosis gene, in order to determine whether the differences found are the result of different forms of the necrosis genes or of differences in genetic background of the carriers. It was found that multiple allelism of the necrosis genes was the most probable hypothesis (tables 30 and 32, figs. 15, 16, 18 and 19). The existence of weak, moderate and strong alleles of N_{e_1} and N_{e_2} could be demonstrated and in the case of N_{e_2} also intermediate strengths (*wm* and *ms*) were found to occur. In two series of moderately necrotic crosses a significant correlation was found between the average necrosis degree of the F_1 and of the necrotic plants from its F_2 (figs. 21 and 22).
2. The dosage effect of the necrosis genes is the subject of section B.2. It is the main cause of the wide variation in necrosis degree occurring in segregating populations. The observed dosage effects depend on the measure chosen for the necrosis degree (stem length, 1000 grain weight: figs. 23 and 24) and on the expressivity of the necrosis genes (table 34; figs. 25 and 26).
3. The observed (phenotypic) ratios necrotic: normal in the F_2 of weakly necrotic crosses are closely related to the expressivity of the necrosis genes involved (table 36, fig. 28). The interaction of gene dosage and genetic background is treated in section B.3. A possible shift of the ratios by different genetic backgrounds in the F_2 of weakly necrotic crosses is discussed in B.3.1. In the F_2 of moderately necrotic crosses the grouping of the necrotic plants in phenotype classes (gene dosage effect) may be disturbed by different backgrounds (B.3.2, fig. 29). In section B.3.3 it is demonstrated that after a few generations of selfing, starting from one F_1 -plant, populations may result with different, more or less constant gene dosage effects (figs. 32, 33 and 34). This result is explained by different recombinations of the background genes, which become fixed during the course of selfing.

VI THE INFLUENCE OF DIFFERENT ENVIRONMENTAL CONDITIONS ON THE NECROSIS PHENOMENA

The nature of the symptoms of certain F_1 's may vary under different environmental conditions. In some weakly necrotic crosses the environment can be decisive for the occurrence of necrosis symptoms (VI, 1).

The degree of necrosis is also dependent on the environment. By raising normally lethal plants under artificial environmental conditions some may be brought even to seed production (VI, 2.2, table 38).

The transition between lethal and semi-lethal F_1 's is blurred by environmental variation. By raising 15 moderately necrotic F_1 's under very favourable conditions the average number of kernels per plant could be doubled; the 1000 grain weights were on average 2.5 times as high as under normal field conditions (table 40). The absolute environmental effect, starting with the strongly necrotic F_1 's, gradually increases to a maximum (table 40, column 4), after which a fairly rapid decrease follows (VI, 2.3, text).

VII SOURCES AND DISTRIBUTION OF THE NECROSIS GENES

The gene Ne_1^f mainly occurs in a number of varieties of *Triticum durum* and in hexaploid varieties with a *durum* wheat in their parentage (fig. 35).

The gene Ne_1^w owes its distribution notably to the variety Garnet (and some of its derivatives), which often has been used as a parent in crosses (fig. 36). The source of the Ne_1 -gene of Garnet could not be established with certainty. Less important sources of Ne_1^w are found in Egypt, Turkey and Russia (Caucasus).

The gene Ne_1^m has been detected in three groups of varieties named after the most important variety in each group:

1. the Federation group (fig. 37) comprising Australian varieties but also some varieties from the U.S.A.;
2. the Minister group (fig. 38) mainly consisting of Belgian varieties;
3. the Rieti group (fig. 39) consisting of Italian and Belgian varieties.

The sources of Ne_1^w from the first two groups are uncertain but Ne_1^m from the last group derives from the Italian local variety Rieti.

Of the gene Ne_2 5 main sources are discovered: Squarehead (fig. 40) and Noé (fig. 41) for European varieties, Crimean (fig. 42) and Mediterranean (fig. 43) for U.S.A. and Canadian varieties and Barleta (fig. 44) particularly for Argentinean varieties. Furthermore 13 less important sources have been found, mainly European local varieties which passed the Ne_2 -gene to one or more improved varieties. In general the Ne_2 -gene has its origin in Europe, particularly in Russia, England and the Mediterranean countries.

VIII HYBRID NECROSIS AS A PROBLEM FOR THE WHEAT BREEDER

In designing a wheat crossing programme a breeder can, if his crossing parents are mentioned in table 27, ascertain whether the F_1 will become necrotic and in most cases also the allelic combination of the F_1 . Table 28 indicates which necrosis-grade can be expected in that case. Table I interprets the necrosis grades and VIII, 2 describes how breeders can best treat their necrotic populations.

If the F_1 is phenotypically normal or weakly necrotic, then the phenotypically normal F_2 -plants are selected and from the resulting F_2 -plots only those without necrotic plants are retained.

If the F_1 is clearly necrotic and if it produces sufficient F_2 -seed, then the normal F_2 -plants form the starting material, which later on remains free from necrotic plants.

If a necrotic F_1 produces an insufficient quantity of seed, the seed production and the 1000 grain weights can be raised considerably by growing the plants under favourable conditions (table 40).

If under normal conditions a necrotic F_1 dies in the tillering stage or later, without producing seed, it can be brought to seed production under certain artificial conditions (VI, 2.3), while in the F_2 obtained in this way, all necrotic plants are lethal under normal conditions.

If an F_1 dies in the one-sprout stage or shortly after that, the desired gene combinations can be brought about by introducing a non-carrier variety as an intermediate link in the cross (VI, 1.2).

The occurrence of carrier and non-carrier lines in several varieties offers in some cases the possibility to avoid the necrosis.

There is a theoretical possibility to create non-carrier mutants by irradiation of carrier varieties but this method is considered impractical for the breeder, particularly because of the extensive crossing work involved in detecting the mutants.

IX DISCUSSION

In some *Triticum-Aegilops* and *Triticum-Agrophyrum* hybrids types of hybrid weakness occur which resemble hybrid necrosis, but are probably determined by other genes (IX, 1).

In section IX, 2 some methods are indicated for a further genetic analysis of the genetic background. The possibility is discussed that necrosis reducing backgrounds may also have a favourable effect on agronomically important characters. Methods to study this problem are briefly mentioned (IX, 3).

For the study of the dominance relations of the weak, moderate and strong alleles of Ne_1 and Ne_2 , the double homozygous necrotic plants may be successfully used (IX, 5).

A systematic study of the influence of different combinations of external conditions on the effects of gene dosage, multiple allelism and genetic backgrounds (IX, 8) is desirable.

In IX, 9 some aspects of hybrid necrosis are summarized which may be of interest for investigating the physiological basis of hybrid necrosis.

LITERATUUR

- AUSEMUS, E. R., J. B. HARRINGTON, L. P. REITZ en W. W. WORZELLA
 BAYLES, B. B. en J. A. CLARK
 A summary of genetic studies in hexaploid and tetraploid wheats. Majority report of Committee on nomenclature of genetic factors in wheat. *Journal of American Soc. of Agron.* 38 (1946) 1082-1099. Classification of wheat varieties grown in the United States in 1949. U.S.D.A., Washington D.C., Techn. Bull. no. 1083 (1954) 173 pp.
- BHOLA NATH en G. K. GOVANDA
 On the occurrence of the complementary gene for crumpled, *Cpa*, in Rozi cotton. *Indian Jour. of Genet. and Pl. Breed.* 3 (1943) 133-134. Persoonlijke mededelingen (1960, 1961).
- BOYD, W. J. R.
 BRIEGER, F.
 Vererbung bei Artbastarden unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Nicotiana*. *Der Züchter* 1 (1929) 140-152.
- BRINK, R. A. en D. C. COOPER
 The endosperm in seed development. *Botanical Review* 13 (1947) 423-541.
- BULLER, A. H. R.
 Essays on wheat. The McMillan Company, New York (1919), 339 pp. Chapter III: The discovery and introduction of Marquis wheat, 144-258.
- CALDWELL, R. M. en L. E. COMPTON
 Inheritance of a lethal seedling character in a common and a *durum* wheat. *Indiana Agric. Exp. Station, Ann. Rept. Dir.* (1938) p. 38, 42.
- Complementary lethal genes in wheat causing a progressive lethal necrosis of seedlings. *Jour. of Heredity* 34 (1943) 66-70.
- CASADY, A. J., E. G. HEYNE en D. E. WEIBEL
 CASPARI, E.
 CAUDERON, Y.
 Inheritance of female sterility in *Sorghum*. *Jour. of Heredity* 51 (1960) 35-38.
- Cytoplasmic inheritance. *Adv. in Genet.* 2 (1948) 1-69.
- Cross breeding (*Triticum* x *Agropyron*). European Grassl. Conf. Section B (1956) 61-63.
- Etude cytogénétique des *Agropyrum* français et de leur hybrides avec les blés. 1re thèse présentée à la Faculté des sciences de l'Université de Paris, 1958, p. 77.
- Persoonlijke mededeling (1961).
- CLARK, J. A., J. H. MARTIN en C. R. BALL
 CLARK, J. A. en B. B. BAYLES
 Classification of American wheat varieties. U.S.D.A., Washington D.C., Bull. no. 1074 (1922) 238 pp.
- Classification of wheat varieties grown in the United States. U.S.D.A., Washington D.C., Techn. Bull. no. 459 (1935) 164 pp.
- Classification of wheat varieties grown in the United States in 1939. U.S.D.A., Washington D.C., Techn. Bull. no. 795 (1942) 146 pp.
- DANTUMA, G.
 DEKAPRELEVICH, L. L.
 Persoonlijke mededelingen (1954-1961).
- en V. L. MENABDE
 On the obtaining of non-viable and partially viable combinations in wheat crosses. Proc. U.S.S.R. Congr. Genet., Plant- and Animal Breeding II (1930) 221-227. Russisch.
- Spelt wheats of western Georgia (western Transcaucasia). *Bull. of Appl. Bot., of Genetics and Plant Breed. Series V, nr. 1* (1932). Engelse samenvatting, 35-46.
- Dictionary of spring wheat varieties. The Northwest Crop Improvement Association, Minneapolis, Minnesota, 1941.
- DOBZHANSKY, T.
 Genetics and the origin of species. 3rd Edition 1951. Chapter VII: Isolating mechanisms, 179-212.

- EAST, E. M. en D. F. JONES Inbreeding and outbreeding, their genetic and sociological significance. Monographs on experimental biology, London, 1919, 285 pp.
- FEERES, W. Persoonlijke mededelingen (1959, 1960, 1961).
- FERGUSON, J. H. A. Some applications of binomial probability paper in genetic analyses. *Euphytica* 5 (1956) 329-338.
- Binomiaal-waarschijnlijkheidspapier, een praktisch hulpmiddel. *Landbouwk. Tijdschr.* 72 (1960) 87-93.
- FORLANI, R. Il Frumento. Monograph di Genetica Agraria, Pavia, 1954, 315 pp.
- GEORGE, D. W. Persoonlijke mededeling (1959).
- GERSTEL, D. U. On the influence of temperature on a genetic ratio. *Jour. of the Elisha Mitchell scientific Society* 69 (1953) 84.
- A new lethal combination in interspecific cotton hybrids. *Genetics* 39 (1954) 628-639.
- Guide to varieties of field and vegetable crops under trial, observation and propagation. Publ. of the National Institute of Agricultural Botany, Cambridge, England, 1929-
- HADORN, E. Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung. Stuttgart, 1955, 338 pp.
- HARLAND, S. C. The genetics of cotton. Part XIII. A third series of experiments with the crinkled dwarf mutant of *Gossypium barbadense* L. The cross *barbadense* crinkled x *hirsutum* crinkled. *Jour. of Genetics* 31 (1935) 21-26.
- HARRISON, B. J. Autogenous necrosis in an *Antirrhinum* species hybrid. *Nature* 187 (1960) 527-528.
- HEBERT, T. T. en G. K. MIDDLETON Lethality in a wheat cross. *Agronomy Journal* 47 (1955) 196.
- Persoonlijke mededeling (1958).
- HERMSEN, J. G. TH. Semi-lethality in hybrid offspring of wheat. *Euphytica* 6 (1957) 18-25.
- Classification of wheat varieties on the basis of their genotype of necrosis. *Euphytica* 8 (1959) 37-46.
- Quantitative investigations on progressive necrosis in wheat hybrids. *Euphytica* 9 (1960) 141-172.
- The symbolization of complementary necrosis genes in wheat: a proposal. *Wheat Information Service* 12 (1961) 22-23.
- HEYNE, E. G., G. A. WIEBE en R. H. PAINTER Complementary genes in wheat causing death of F₁ plants. *Jour. of Heredity* 34 (1943) 243-245.
- HEYNE, E. G. Persoonlijke mededelingen (1958, 1960, 1961).
- HIORTH, G. Über Hemmungssysteme bei *Godetia whitneyi*. *Zeitschr. für indukt. Abst. u. Vererb. Lehre* 82 (1948) 13-63.
- HOLLINGSHEAD, L. A lethal factor in *Crepis* effective only in an interspecific hybrid. *Genetics* 15 (1930) 114-141.
- HOROVITZ, N. Descripción de las principales variedades agrícolas de trigo cultivadas en la Argentina. *Estacion Exp. de Pergamino, Publ. nr. 20* (1945) 19-139.
- HUTCHINSON, J. B. The genetics of cotton. Part VII. 'Crumpled', a new dominant in Asiatic cottons produced by complementary factors. *Jour. of Genetics* 25 (1932) 281-291.
- en R. L. M. GHOSE On the occurrence of crinkled dwarf in *Gossypium hirsutum*. *Jour. of Genetics* 34 (1937) 437-446.
- HUTCHINSON, J. B. The crinkled dwarf allelomorph series in the New World cottons. *Jour. of Genetics* 47 (1946) 178-207.

- JONARD, P.
— en M. SIMON
KOSTYUCHENKO, I. A.
KUSATZ, H.
LANGFORD, A. N.
LAROSE, E., P. DIEUDONNÉ,
L. LACROIX, A. MOËS,
L. NOULARD en CH. BONNIER
LEHMANN, E.
LUPTON, F. G. H. en J. BINGHAM
LUPTON, F. G. H.
—
MACINDOE, S. L. en
C. W. BROWN
MARTIN, P.
MCCALLA, D. R.
MCEWAN, J. M.
MCMILLAN, J. R. A.
—
MELCHERS, G.
MICHAELIS, P.
MORRISON, J. W.
MOSTELLER, F. en J. F. TUKEY
National Committee of Genetics and Breeding of the Japan Science Council.
NISHIKAWA, K.
—
OEHLER, E.
OKA, H.
PEACHY, R. A.
POCHARD, E.
- Les blés tendres cultivés en France. Inst. Nat. de la Rech. Agron., Paris, 1951, 491 pp.
Les blés tendres cultivés en France. Inst. Nat. de la Rech. Agron., Paris, 1961, 209 pp.
The premature perishing of the hybrids in wheat crosses. *Bull. of Appl. Bot., Genet. and Plant Breed., Series A*, 19 (1936) 127-137. Russisch.
Persoonlijke mededeling (1960).
Autogenous necrosis in tomatoes immune from *Cladosporium fulvum* Cooke. *Canad. Jour. of Res.* 26 (1948) 35-64.
Classification et identification des races de froment, orge, avoine et épeautre, cultivées en Belgique. *Bull. de l'Inst. Agr. et des Stat. de Rech. de Gembloux* (1956) 305 pp.
Zur Genetik der Entwicklung in der Gattung *Epilobium* II. *Jahrb. wiss. Bot.* 88 (1939) 284-343.
First annual report of the Plant Breeding Institute, Cambridge, 1958-1959, Section Winter wheat, p. 18.
Persoonlijke mededeling (1960).
Studies in the breeding of self-pollinating cereals. 3. Further studies in cross prediction. *Euphytica* 10 (1961) 209-225.
Wheat breeding and varieties in Australia. *N.S.W. Dept. of Agric., Science Bull. nr. 76* (1958) 223 pp.
Persoonlijke mededelingen (1960, 1961).
Physiological studies on a necrotic mutant of corn. *Canad. Jour. of Bot.* 39 (1961) 1337-1349.
The wheat varieties of New Zealand. *Nw. Zeal. Dept. for Scient. and Ind. Res., Bull. nr. 131* (1959) 36 pp.
'Firing' - A heritable character of wheat. *Jour. of the Council for Scient. and Ind. Res.* 9 (1936) 283-296.
Investigations on the occurrence and inheritance of the grass clump character in crosses between varieties of *Triticum vulgare* (Vill.). *Counc. for Scient. and Ind. Res., Bull. no. 104* (1937) 68 pp.
Genetik und Evolution. *Zeitschr. für indukt. Abst. und Vererb. Lehre* 76 (1939) 229-259, vooral 246-248.
Cytoplasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance. *Adv. in Genet.* 6 (1954) 288-402.
Dwarfs, semi-lethals and lethals in wheat. *Euphytica* 6 (1957) 213-223.
Ontwerpers van 'Binomial Probability Paper'. Gedrukt door Codex Book Company, Norwood, Mass. (1946).
Rules for nomenclature and symbolization of genes, and gene symbols in wheats. *Wheat Information Service* 1 (1954) 25-34.
Hybrid lethality in crosses between emmer wheats and *Aegilops squarrosa*. I. Vitality of F₁ hybrids between emmer wheats and *Aegilops squarrosa* var. *typica*. *Seiken Zihō* 11 (1960) 21-28.
Persoonlijke mededelingen (1960, 1961).
Persoonlijke mededeling (1960).
Complementary dominant lethal genes in rice. *Ann. Rept. of the Nat. Inst. of Genet., Japan* 7, nr. 22 (1956) 37-38.
Cereal varieties in Great Britain. Crosby Lockwood and Son, Ltd., London (1951) 202 pp.
Persoonlijke mededeling (1960).

- PUGSLEY, A. T.
REEKERS, P.
RILEY, R. and G. KIMBER
- ROY, R. P.
- SAGHS, L.
- SAUNDERS, A. R.
- SAWANT, A. C.
- SCHMALZ, H.
- SCHULZE, R.
SEARS, E. R.
-
- SIMON, M.
- Sortenbeschreibungen von Kulturpflanzen. Weizen. Arbeitsgemeinschaft f. landw. Versuchswesen, D.L.G. Verlag, Frankfurt (Main) 1959.
- STARK, E.
- STEBBINS, G. L.
-
- STEPHENS, S. G.
-
- TSUNEWAKI, K.
- en H. KIHARA
- VAART, F. M. VAN DER
- VALDEYRON, G.
VILMORIN, M. DE
- WELLS, D. G.
WIEBE, G. A.
- WIENHUES, F. en J. GIessen
- Persoonlijke mededeling (1958).
Persoonlijke mededelingen (1960, 1961).
Aneuploids and the cytogenetic structure of wheat varietal populations. *Heredity* 16 (1961) 275-290.
Semi-lethal hybrids in crosses of species and synthetic amphidiploids of *Triticum* and *Aegilops*. *Ind. Jour. of Genet. and Plant Breed.* 15 (1955) 88-98.
The occurrence of hybrid semi-lethals and the cytology of *Triticum macha* and *Triticum varilovi*. *Jour. Agric. Sci.* 43 (1953) 204-213.
Complementary lethal genes in the cowpea. *So. Afric. Jour. of Sci.* 48 (1952) 195-197.
Semi-lethal complementary factors in a tomato species hybrid. *Evolution* 10 (1956) 93-96.
Subvitale F₁-Kombinationen beim Weizen. I. Genetische Untersuchungen. *Der Züchter* 29 (1959) 207-218.
Persoonlijke mededeling (1960).
Inviability of intergeneric hybrids involving *Triticum monococcum* and *Triticum aegilopoides*. *Genetics* 29 (1944) 113-127.
The aneuploids of common wheat. Proc. 1th Internat. Wheat Genet. Symp. (1959) 221-229.
Les nouvelles variétés de blé tendre inscrites au catalogue des espèces et variétés depuis 1947. Inst. Nat. de la Rech. Agron. (1955), 137 pp.
Contributions of Russian plant-introductions to the development of Canadian cereal crops. *Scient. Agric.* 28 (1948) 425-443.
Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press, New York (1950). Chapter VI: Isolation and the origin of species, 189-250.
The inviability, weakness and sterility of interspecific hybrids. *Adv. in Genet.* 9 (1958) 147-217.
The genetics of 'corky'. I. The New World-alleles and their possible role as interspecific isolating mechanism. *Jour. of Genet.* 47 (1946) 150-161.
The genetics of 'corky'. II. Further studies on its genetic basis in relation to the general problem of interspecific isolating mechanisms. *Jour. of Genet.* 50 (1950) 9-20.
Monosomic and conventional gene analyses in common wheat. II. Lethality. *Jap. Jour. of Genet.* 35 (1960) 71-75.
F₁ monosomic analysis of *Triticum macha*. *Wheat Information Service* 12 (1961) 1-3.
Genetische relatie van enkele tarwerassen. *Cocobro Jaarboekje* 1 (1951) 104-105.
Génétique et amélioration des plantes. Paris (1961) 374 pp.
Cent ans de sélection généalogique et cinquante ans de génétique appliquée à Verrières. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung* 29 (1951) 288-301.
Persoonlijke mededeling (1960).
Complementary factors in barley giving a lethal progeny. *Jour. of Heredity* 25 (1934) 272-274.
Die Abstammung europäischer Weizensorten. *Zeitschr. für Pflanzenzüchtung* 37 (1957) 217-230.

WHITEHOUSE, R. N. H.
WHITESIDE, A. G. O. en
R. F. PETERSON

Persoonlijke mededeling (1959).
Handbook of Canadian varieties of barley, field beans, flax, oats,
spring wheat and winter wheat. Can. Dept. of Agr., Res. Branch,
1961.

WILLIAMS, N. D.
ZEEMAN, C.

Persoonlijke mededeling (1961).
Persoonlijke mededelingen (1957, 1960).

FOTO'S

Object van foto 1 t/m 4: ziek blad van Koga × Canad. 3842.

Beschrijving: bladbasis normaal glanzend groen; bladtop necrotisch; middeldeel matgroen met als overgangszone naar de basis: matgroen gevlekt op donkergroene achtergrond en als overgangszone naar de top: lichtbruin gevlekt op matgroene achtergrond. Vergroting van foto 1 is drie kwart maal die van foto 2 t/m 4.

Subject of the photographs 1 to 4 inclusive: diseased leaf of Koga × Canad. 3842.

Description: leaf base normal, glossy green; leaf tip necrotic; centre dull green; transition from dull green to the base and to the tip: dull greenish and light brownish spotted zones respectively. Magnification in photo 1 is $\frac{3}{4}$ × that of photo 2 to 4 inclusive.

Foto 1. Normale mesophyl-cellen uit de bladbasis.

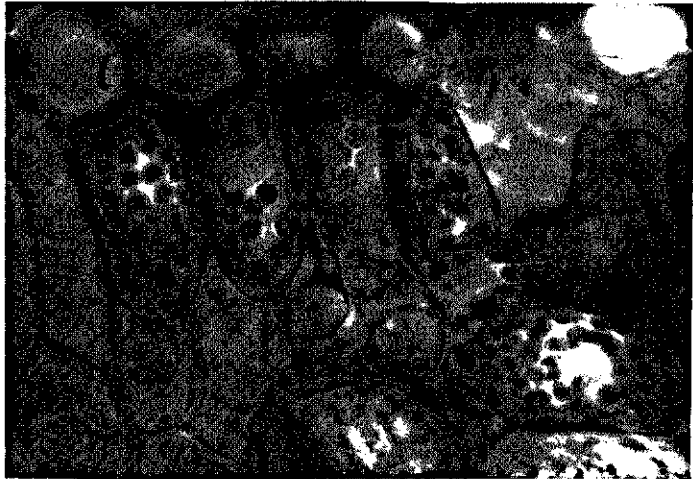


PHOTO 1. *Normal mesophyll cells from the leaf base.*

FOTO 2. Mesophyl-cel uit het gevlekte overgangswefsel van normaal naar matgroen.



PHOTO 2. *Mesophyll cell from the mottled region between normal and dull green.*

FOTO 3. Mesophyl-cellen uit het matgroene deel van het blad.

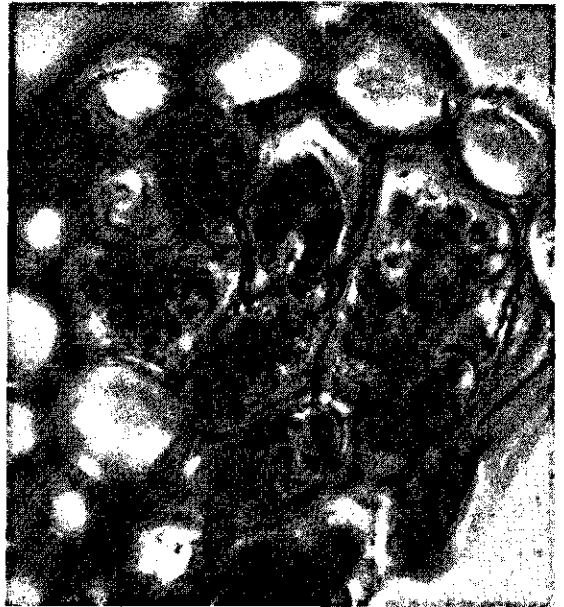


PHOTO 3. *Mesophyll cells from the dull green part of the leaf.*

Foto 4. Mesophyll-cellen uit het necrotische bladweefsel.



PHOTO 4. *Mesophyll cells from the necrotic leaf tissue.*

Object van foto 5 t/m 9: ziek blad van Koga × Zanda.

Beschrijving: bladbasis lichtgroen met verspreide donkergroene plekken; bladtop necrotisch; middendeel geel met als overgang naar de basis geelachtig groen gevlekt en naar de top geelachtig bruin gevlekt.

Vergroting voor alle foto's gelijk.

Subject of the photographs 5 to 9 inclusive: diseased leaf of Koga × Zanda.

Description: leaf base light green with scattered dark green patches; leaf top necrotic; centre yellow with a transition zone to the base showing yellow to light green mottling, and to the tip yellow to light brown mottling.

Same magnification for all photographs.

Foto 5. Mesophyll-cellen uit de bladbasis. Pijlen: cellen met normale chloroplasten.

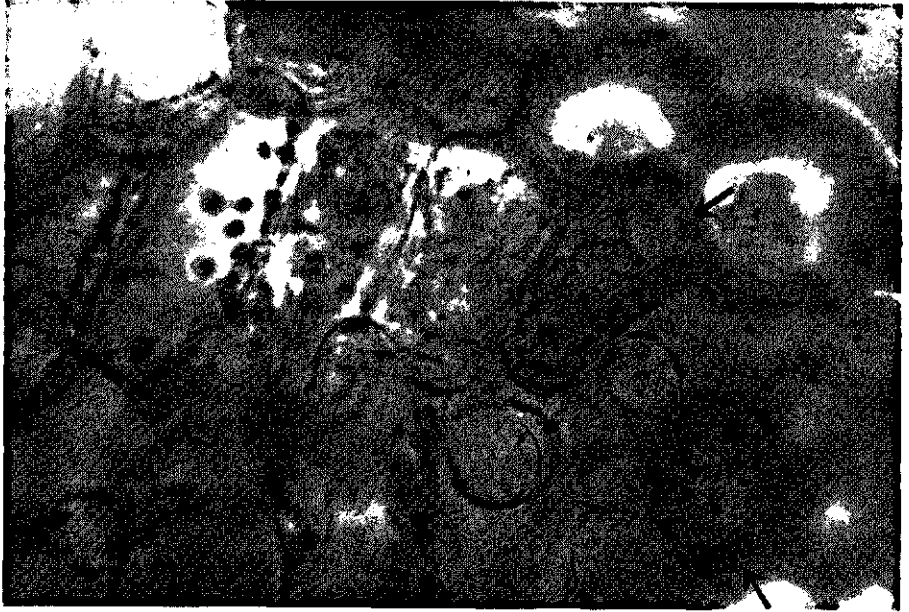


PHOTO 5. *Mesophyll cells from the leaf base. Arrows: cells with normal chloroplasts.*

Foto 6. Zelfde cellen als foto 5, alleen andere instelling.

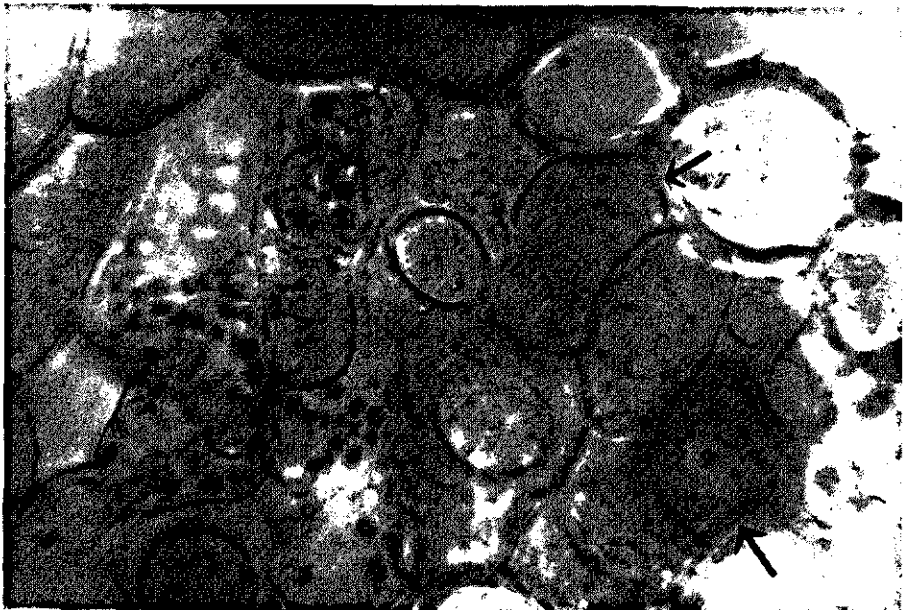


PHOTO 6. *Same cells as photo 5, other focussing.*

Foto 7. Drie cellen uit de bladbasis.

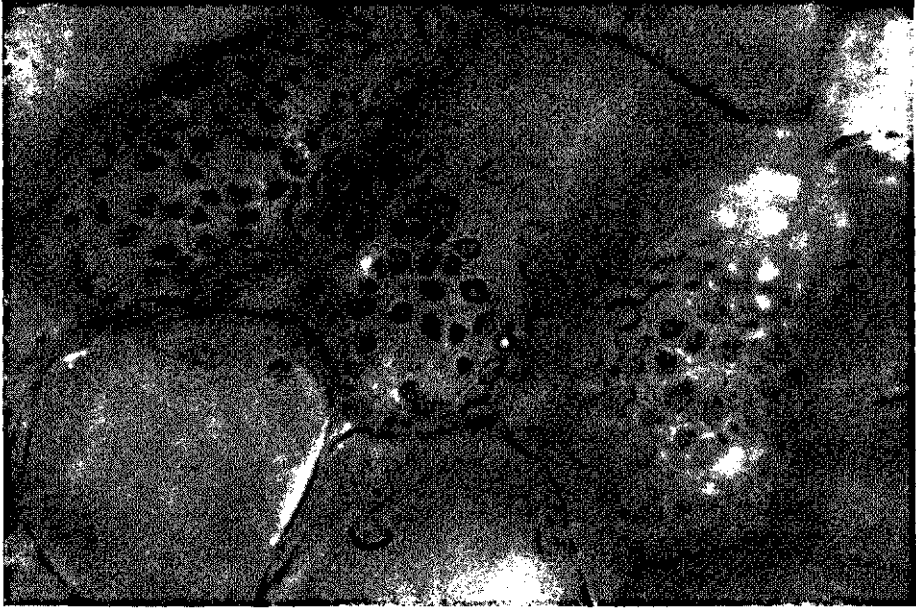


PHOTO 7. *Three cells from the leaf base.*

Foto 8. Mesophyll-cellen uit het gele tot geelgroene deel van het blad.



PHOTO 8. *Mesophyll cells from the yellow to yellowish green region of the leaf.*

Foto 9. Mesophyl-cellen uit het geelbruine bladweefsel.

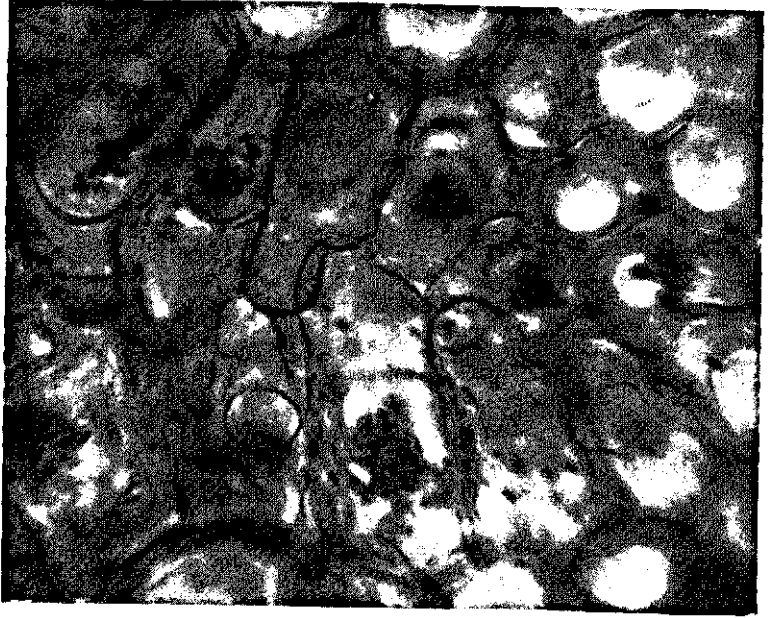


PHOTO 9. *Mesophyll cells from the yellowish brown leaf tissue.*

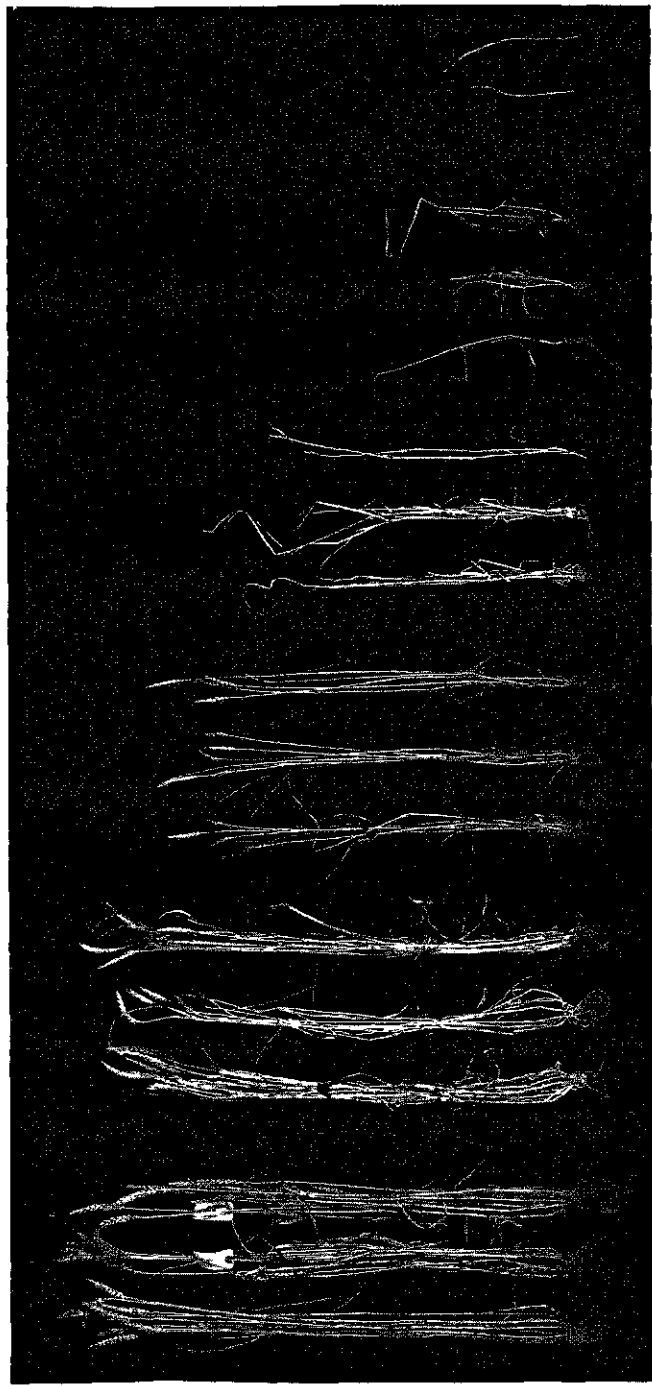


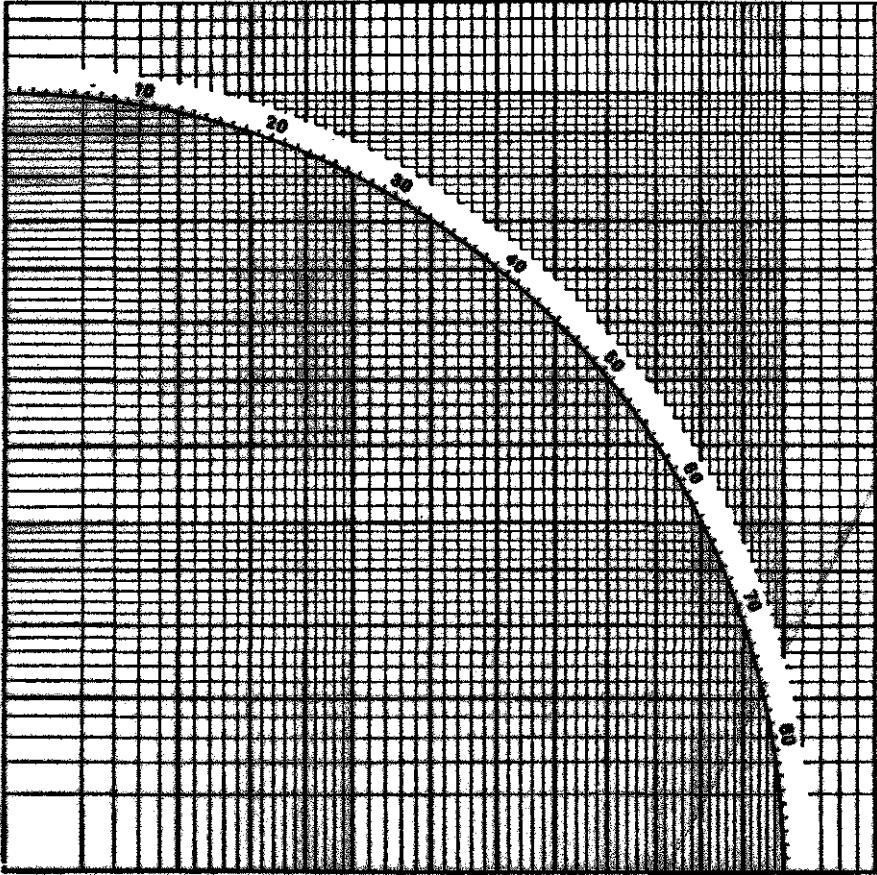
Foto 10. Eindstadium ('effektiv-letale Phase') van 6 groepen van planten met verschillende verdoringsgraden. De graden 0-3 zijn samengevat, omdat bij geen van deze zwakke verdoringsgraden een uiterlijk waarneembare depressie optreedt. Alle planten zijn afkomstig van Heines 476 × Koga.

PHOTO 10. Final stage of 6 groups of plants with different necrosis grades. The grades 0-3 are taken together because of the absence of a visible depression. All plants are from Heines 476 × Koga.

Foto 11. Overzicht van het veldje van de triple-kruising (Minister \times Nowinka) \times Purdue nr. 1.



PHOTO 11. *Photograph of the triple cross (Minister \times Nowinka) \times Purdue no. 1. See further text.*



BIJLAGE. Transparant met vierkantswortel-schaalverdeling (IV, 2) voor het aflezen van de splitsingsverhoudingen in fig. 3 tot en met fig. 13.

APPENDIX. Overlay with square-root scale (IV, 2) for reading the segregation ratios in the figs. 3 to 13 inclusive. The right angle vertex of each of the triangles has the number of necrotic and normal plants for its coordinates.