

OVER DEN INVLOED VAN ENTING EN BASTAAR- DEERING OP DE VATBAARHEID VOOR PARASI- TAIRE AANTASTING.

III.

Voortzetting van blz. 14 van dezen jaargang.

DE CHIMAEREN.

In hoofdstuk I en II hebben wij uiteengezet, dat de veranderingen, die zich tengevolge van enting, in bepaalde eigenschappen kunnen voordoen, op te vatten zijn als modificaties, d.w.z. niet erfelijke wijzigingen, op één lijn te stellen met die, welke onder invloed van allerlei uitwendige omstandigheden optreden. Wij hebben verder in 't algemeen nagegaan, welke wijzigingen zich kunnen voordoen, hoe deze van invloed kunnen zijn op de vatbaarheid voor bepaalde parasieten en deze (werkelijk of slechts in schijn) kunnen verhoogen of verminderen. Wij hebben er verder op gewezen, dat het toch heel goed denkbaar is, dat bij houtgewassen de invloed der enting in sommige gevallen zeer ingrijpend is, omdat hier de onderstam gedurende tal van jaren de ent aldoor in dezelfde richting kan beïnvluenceeren. Wij zouden dezen invloed misschien het best kunnen vergelijken met dien van het overbrengen in een ander klimaat. Bekend zijn b.v. de proeven van Prof. BONNIER, die verschillende planten door scheuring verdeelde, het eene deel in de omgeving van Parijs, het andere in de Alpen voortkweekte en daarbij ook zeer ingrijpende veranderingen kon konstateeren, die echter evenmin erfelijk waren.

Wij willen thans eerst eenige zeer merkwaardige planten bespreken, welke men vroeger gewoonlijk met de naam van entbastaarden aanduidde, doch waarvoor thans meer en meer het door H. WINKLER ingevoerde woord chimaeren in gebruik komt. De bezwaren, die men tegen het woord „entbastaarden” moet inbrengen, hebben wij reeds aangegeven, daarentegen is het woord „chimaeren”, zooals wij zullen zien, zeer gelukkig gekozen.

Niet, dat de chimaeren nu juist voor de practijk van overwegend belang zijn. Wij hebben hier eveneens te doen met dubbelwezens, welke vaak door enting verkregen worden; bij de chimaeren echter is het contact tusschen de beide componenten veel inniger, het aanrakingsoppervlak veel grooter dan bij de gewone, uit onderstam en ent bestaande cultuurplanten.

Het is niet onmogelijk, dat we hier den wederzijdschen invloed zeer duidelijk zullen waarnemen. Er zijn met sommige van deze chimaeren eenige exacte proefnemingen gedaan betreffende het punt, wat ons hier interesseert.

Het zou hier te ver voeren op het, zeer interessante, onderzoek der chimaeren diep in te gaan. Daar ik echter niet mag veronderstellen, dat alle lezers met deze onderzoekingen bekend zijn, wil ik eenige hoofdzaken, voor zoover ze voor 't begrip van het volgende noodzakelijk zijn, hier meedeelen; voor het overige verwijs ik naar de leerboeken over erfelijkheidsleer¹⁾.

Het beroemdste voorbeeld dezer chimaeren, ofschoon niet het oudste, is ongetwijfeld *Cytisus Adami*, „Adams gouden regen”. Deze plant, die eenigszins den indruk maakt van een bastaard (althans een „tusschending”) tusschen den paarsen regen (*Cytisus purpureus*) en den gouden regen (*Laburnum vulgare*), heeft in hooge mate de aandacht getrokken, doordat zij geregeld takken voortbrengt van zuiveren gouden regen en ook, ofschoon zeldzamer, van paarsen regen. Er is over deze plant zeer veel te doen geweest. ADAM zelf, een Fransche kweker, beweerde, dat zij ontstaan was tengevolge van een enting van *Cytisus purpureus* op *Laburnum vulgare* (1829). De ent was afgestorven, doch uit een knop, ontstaan op de vergroeiingsplaats, had zich de vreemde plant ontwikkeld. Deze mededeeling werd door velen in twijfel getrokken; anderen, die haar accepteerden, meenden nu in deze plant de type van een door enting verkregen bastaard te mogen zien.

Eerst toen het aan WINKLER gelukte langs experimenteelen weg, geheel op dezelfde wijze zooals het bij ADAM toevallig gebeurd was, thans opzettelijk, chimaeren te vormen, werd het duidelijk, dat ADAM's mededeeling volkomen juist was, doch tevens, dat ook deze organismen niet als bastaarden mogen worden beschouwd: *Cytisus Adami*, dit staat thans volkomen vast, is een gouden regen, die in plaats van zijn eigen opperhuid een *Cytisus purpureus*-epidermis heeft. De bijzondere kleur der bloemen ontstaat doordat het geel van den gouden regen door het paars van deze epidermis schijnt; deze combinatie geeft de eigenaardige vuilrose tint. Het ontstaan van takken, waarin elk der componenten zuiver optreedt, laat zich thans ook ongedwongen verklaren.

De naam chimaeren is ontleend aan een fabeldier der Grieksche mythologie, door HOMERUS beschreven: „van voren

1) Men zie b.v. het onlangs verschenen werk van Dr. M. J. SIRKS, Handboek der algemeene Erfelijkheidsleer, p. 284 e.v.

leeuw, van achteren slang, het middendeel geit''. Ofschoon iets minder bizar, beantwoorden de plantaardige chimaeren in hoofdzaak aan dit type; zij zijn samengesteld uit deelen van verschillende planten, die ieder op zichzelf hun eigenschappen zuiver bewaard hebben; evenmin als bij het fabeldier, is er sprake van bastaardeering tusschen de verschillende componenten. Chimaeren, zooals de *Cytisus Adami*; waarbij een kern van de ééne plantensoort omgeven is door een huid (één, twee of meer cellen dik) van een andere soort, noemt men omhullingschimaeren (periklinaalchimaeren); met de andere groep, de z.g. sectoriaalchimaeren, behoeven we ons hier niet bezig te houden.

Met sommige van deze omhullingschimaeren zijn nu onderzoekingen verricht betreffende de aantasting door zwammen; wij dienen deze wat nader te beschouwen.

Het zijn in de eerste plaats de tusschenvormen van meidoorn en mispel. Van deze „*Crataegomespilus*''-soorten is de oorsprong onbekend. Er zijn twee soorten van bekend, beide bestaande uit een kern van meidoorn, omhuld door celweefsel van den mispel. Bij *Crataegomespilus Asnieresii* bestaat dit laatste alleen uit de epidermis, slechts één cellaag dik, behalve op de vruchten, waar de mispelopperhuid uit meerdere cellagen bestaat. Bij *Crataegomespilus Dardari* bestaat het mispelomhulsel, behalve uit de opperhuid, ook uit een daaronder gelegen cellaag, de z.g. subepidermale laag.

Met deze planten hebben zich prof. E. FISCHER te Bern en zijn leerlinge, mej. G. SAHLI ¹⁾, bezig gehouden. Zij stelden een onderzoek in naar de vatbaarheid voor bepaalde roestzwammen, *Gymnosporangium clavariaeforme* en *confusum*. De planten werden geïnfecteerd door middel van de teleutosporen; die van *G. clavariaeforme* werden verzameld op *Juniperus communis*, die van *G. confusum* op *Juniperus Sabina*.

Over de proeven met *G. clavariaeforme* kunnen we kort zijn; zij werden op kleine schaal genomen. De meidoorn is vatbaar voor de aantasting door deze zwam, de mispel volkomen onvatbaar. Het bleek nu dat *Crataegomespilus Dardari*, op meidoornonderstam, in vier gevallen niet aangetast werd, terwijl dit met den onderstam wel het geval was: op dezen laatste traden spoedig pykniden en na eenige weken ook aecidiën op. De dubbele cellaag van mispelweefsel heeft dus in deze gevallen

1) Zie GERTRUD SAHLI, Die Empfänglichkeit von Pomaceenbastarden, — Chimären und intermediären Formen für Gymnosporangien. Centralbl. für Bakt. u.s.w. 2e Abt., 1916., en de daar geciteerde literatuur.

den meidoorn volkomen beschut tegen den zwaminfectie. Van de beide proefplanten van *Crataegomespilus Asnieresii* kon bij één met zekerheid infectie (vorming van aecidiën) geconstateerd worden: de mispelopperhuid alléén vormde derhalve geen beschutting voor den meidoorn.

De proeven met *Gymnosporangium confusum* werden op grooter schaal genomen. Ook door deze zwam wordt de meidoorn aangetast, de mispel is er niet of in zeer geringe mate vatbaar voor. Het bleek nu in de eerste plaats, dat *Crataegomespilus Asnieresii* door de zwam werd aangetast, hij werd niet beschut door de resistente mispelhuid. Dit was reeds door prof. FISCHER in 1912 vastgesteld. Bij de infectie door deze roestzwammen, dringt de kiembuis niet door de huidmondjes binnen, deze buis doorboort de epidermis. De opperhuidscellen van den mispel worden dus doorboord door de kiembuis, waarna de zwam zich in het meidoornweefsel verder ontwikkelt. Hoe moeten wij dit verklaren? Is nu, onder invloed van den vatbaren meidoorn, ook de resistentie van de mispelepidermis afgenomen? Prof. FISCHER verwerpt dit; hij veronderstelt, dat de sporenkiembuizen het vermogen hebben de mispelhuid te doorboren. Gevallen, dat de kiembuizen in de epidermis van planten doordringen, waarop zij verder toch niet gedijen, zijn er meer bekend. Speciaal voor de roestzwammen zijn ze door KLEBAHN ¹⁾ vermeld: „Soms dringen de kiembuizen weliswaar in de epidermiscellen binnen, doch dan houdt de ontwikkeling op. De kiembuizen en de cellen, die hen voeden, sterven af en tengevolge van de bruin- of roodkleuring van den inhoud dezer cellen ontstaan bruine of roode vlekken op de entplaatsen. Dit nam ik b.v. waar aan *Polygonatum*-planten, die ik met de sporidiën van *Puccinia Convallariae-Digraphidis* bezaaid had.”

BREFELD ²⁾ vermeldt, dat de kiembuizen van stuifbrandconidiën, op voedsterplanten gebracht wier weefsel reeds minder geschikt was (doordat het reeds wat ouder was), wel binnen drongen en zich eenigszins ontwikkelden, doch dan den indruk maakten alsof zij „vast zaten” en vervolgens onder opzwellling en verkleuring hunner membranen afstierven.

Iets d.g. zouden we dan hier hebben, alleen met dit verschil, dat de kiembuizen, na de mispelepidermis doorboord te hebben, het ongewone buitenkansje hadden in meidoornweefsel te belanden.

1) KLEBAHN, Die wirtswechselnden Rostpilze, p. 36; 1904.

2) BREFELD, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. H. 11: Die Brandpilze, p. 35; 1895.

Het was in dit verband wel interessant na te gaan, wat zich nu bij *Crataegomespilus Dardari* voordoet, waar de beschuttende laag nog één cel dikker is. Uit het onderzoek van Mej. SAHLI blijkt nu, dat ook deze plant beslist vatbaar is. Tevens echter, dat in den regel de eerste kenteekenen van infectie en de ontwikkeling van pykniden en aecidiën bij *Cr. Dardari* later optreden dan bij *Cr. Asnieresii*, het snelst echter bij den meidoorn zelf. Mej. SAHLI neemt daarom, in overeenstemming met prof. FISCHER aan, dat de één-cel-dikke mispelepidermis (van *Cr. Asnieresii*) de kiembuizen van *Gymnosporangium confusum* weliswaar doorlaat, maar toch een remmenden, infectie-vertragenden invloed heeft. Bij *Cr. Dardari*, waar twee mispelcellagen doorboord moeten worden, is deze weerstand nog grooter en het optreden van het eerste teeken van infectie wordt nog meer vertraagd. Een beïnvloeding van de eigenschappen van het mispelweefsel door den meidoorn acht zij niet waarschijnlijk.

Intusschen zal men zich m. i. niet kunnen ontveinzen, dat door de waarnemingen van *Cr. Dardari* het standpunt van Prof. FISCHER wel wat zwakker is geworden; argumenten er vóór leveren zij zeker niet. Immers, indien dit standpunt juist is, zal men nu moeten aannemen, dat *Gymnosporangium confusum* in staat is meerdere cellagen van den mispel te doorboren. Er blijft hier m. i. een leemte in de waarnemingen: het gedrag van de sporen der zwam op den mispel. Wanneer men, bij infectie van den mispel met deze zwam, zou opmerken, dat een aantal sporen ontkiemen, en de opperhuid doorboren en ook daaronder gelegen cellen nog aantasten, (om dan tot stilstand te komen en af te sterven), was daarmede de zaak uitgemaakt. Zoolang dit niet het geval is, laten zich de verschijnselen even goed verklaren door een wijziging van zekere physiologische eigenschappen van de mispelcellen onder invloed van het zeer innige contact met het meidoornweefsel, een verklaring waar a priori weinig tegen in te brengen is. Mej. SAHLI vermeldt echter alleen: „Gar nicht oder sehr schwach und spät wird *Mespilus* befallen”. Indien hier ook al uit schijnt te blijken, dat ook de mispel soms wel zwak geïnfecteerd wordt, lijkt me een nauwkeurig onderzoek van het gedrag der zwamsporen op de mispelepidermis toch noodzakelijk om tot zekerheid te geraken.

Het is opvallend, dat wij een soortgelijke leemte aantreffen in het onderzoek van prof. KLEBAHN, een van de grootmeesters der mycologie, hetwelk ik thans nog in 't kort wil bespreken. KLEBAHN werkte met de chimaeren, die (zooals wij terloops reeds vermeldde) door H. WINKLER langs experimenteelen weg verkregen waren. Het zijn chimaeren van de tomaat en

de zwarte nachtschade (*Solanum lycopersicum* en *S. nigrum*), verkregen door de eerste op de tweede te enten — of ook wel omgekeerd. Nadat de beide componenten vergroeid waren, werd de vergroeiingsplaats doorgesneden; uit het wondweefsel op de doorsneden ontstaan dan adventiefknooppjes, die soms zich ontwikkelen tot chimaeren. De omhullingschimaeren, welke ons thans alleen interesseeren zijn in 't kort de volgende:

Solanum tuberosum: kern (hoofdmassa) der plant is nachtschade-weefsel, daaromheen één laag van tomatenweefsel.

Solanum proteus: kern van nachtschade, omhuld door dubbele laag van tomaat.

Solanum Koelreuterianum: kern van tomaat, omhuld door één laag van nachtschade.

Solanum Gaertnerianum: kern van tomaat, omhuld door dubbele laag van nachtschade.

Door WINKLER daartoe opgewekt, ging KLEBAHN¹⁾ nua hoe deze chimaeren zich gedragen bij infectie met *Septoria lycopersici*, een zwam waarvoor de tomaat zeer vatbaar is, waartegen de nachtschade daarentegen volkomen resistent is.

Septoria lycopersici dringt door de huidmondjes binnen, breidt zich in de intercellulairn in het spons- en palissadenparenchym uit, brengt dit plaatselijk tot afsterven en doet hierdoor gele tot grijsbruine vlekjes op de bladeren ontstaan, waarop zich groepen van pykniden vormen; hier en daar veroorzaakt zij veel schade aan de tomatencultuur. De proefplanten werden besmet door ze te penseelen of te bespuiten met een sporensuspensie. De gevolgen der besmetting werden macro- en microscopisch nagegaan. Voor de onderscheiding van het tomaten- en nachtschadeweefsel heeft men een steun in het feit, dat het tomatenmesophyll rijk is aan cellen met kristalzand; deze cellen grenzen meest aan de palissaden.

De resultaten van dit onderzoek laten zich aldus samenvatten: Bij *Solanum tuberosum* maakt de opperhuid van de tomaat het binnendringen van de zwam mogelijk. Deze dringt nog tamelijk ver in het nachtschadeweefsel door en kan hier blijkbaar eenige cellen doden en zich zwak ontwikkelen; zij breidt zich echter niet verder uit en vormt geen pykniden. Bij *Solanum proteus* sterke infectie met pykniden-vorming, begrijpelijk, daar zoowel de opperhuid als een groot deel van het mesophyll uit tomatenweefsel bestaat. Waar de pykniden gevormd worden, zijn ook steeds cellen met kristalzand waar te nemen. Bij *Solanum*

1) W. KLEBAHN, Impfversuche mit Propfbastarden, Flora, Neue Folge, 11er und 12ter Band.

Koelreuterianum ontstaan groote vlekken met pykniden; de epidermis van *Solanum nigrum* beschut deze plant niet tegen het binnendringen der kiembuizen. Dit laat zich verklaren uit 't feit, dat zij slechts door de huidmondjes behoeven te groeien om het tomatenweefsel te bereiken. Bij *Solanum Gaertnerianum* zijn de resultaten eenigszins onzeker, in twee jaren ook verschillend; in 1913 was er echter geen aantasting.

Vergelijkt men deze resultaten met die van SAHLI (betreffende de *Crataegomespilus*-soorten, t.o. van *Gymnosporangium*) dan is er in zoover overeenstemming, dat de beide chimaeren, waarbij slechts de opperhuid door de onvatbare plant geleverd wordt, door deze niet beschermd worden tegen *G. clavariaeforme* (*Crat. Asnieresii* en *Solanum Koelreuterianum*). Ook voor *Gymnosporangium confusum* bleek *Crataegomespilus Asnieresii* vatbaar te zijn, ofschoon in geringe mate. Daar waar twee of meer onvatbare lagen aanwezig zijn, verleende dit de plant in den regel resistentie, zoo bij *Crat. Dardari* en *S. Gaertnerianum* (1913); *Crat. Dardari* bleek echter, ondanks de dubbele mispellaag vatbaar voor *Gymnosporangium confusum*. De invloed van een of meer v a t b a r e buitenlagen, rondom een resistente kern, kunnen we alleen bij *Solanum tubingense* en *proteus* beoordeelen.

En dan blijkt hier, dat bij *S. proteus* de dubbele laag de zwam in staat stelt zich volkomen te ontwikkelen, en dat de enkele laag, bij *S. tubingense*, de zwam een geringe ontwikkeling in het nachtschadeweefsel mogelijk maakt. Oppervlakkig beschouwd (en practisch gesproken) is de plant resistent. Bij microscopisch onderzoek blijkt echter, dat er kleine bruine plekjes op de bladeren ontstaan; in deze plekjes vindt men 5—15 palissadencellen bruin gekleurd, blijkbaar afgestorven. „Of we hier te doen hebben met een door de nabijheid van het tomatenweefsel opgewekte vatbaarheid, of wel, dat de zwam de cellen doodt en vervolgens als een saprophyt een armelijk bestaan leidt, laat zich voorloopig niet uitmaken.”

Op de vraag of daar waar de epidermis tot de onvatbare soort behoort, deze een zekere vatbaarheid verkrijgt, of wel dat zij, volgens de voorstelling van SAHLI als een weerstand werkt, en evenmin of het onvatbare kernweefsel onder invloed van het vatbare buitenweefsel minder resistent wordt, geven de proeven van KLEBAHN dus geen beslist antwoord.

Op dit vraagstuk, het belangrijkste uit een theoretisch oogpunt, zullen verdere onderzoekingen, over andere chimaeren uitgebreid, licht moeten werpen. Zooals ik reeds opmerkte zal hierbij echter het gedrag der sporen, wanneer zij op de resistente component gebracht worden, nauwkeurig (ook microscopisch) na-

gegaan moeten worden; ook het verloop van het infectieproces op de vatbare plant moet zoo volledig mogelijk bekend zijn.

Thans nog iets over de practische zijde van het vraagstuk. H. WINKLER ¹⁾, die door zijn chimaeren-synthesen zoo'n krachten stoot aan het onderzoek gegeven heeft, heeft reeds spoedig ook getracht er een practischen kant aan te vinden. Hij meende deze te zien, in het verschaffen van een resistente opperhuid aan cultuurgewassen, vatbaar voor bepaalde parasieten-aantastingen. Het denkbeeld op zichzelf heeft veel aantrekkelijks, immers, indien dit gelukt, kan het mogelijk zijn een bepaalde hooggeschatte variëteit, met al haar voor de practijk waardevolle eigenschappen te „immuniseeren” door haar eenvoudig, overigens onveranderd, in een „beter vel” te steken.

„Waarop de immuniteit berust,” zegt WINKLER, „weten wij in de meeste gevallen niet; het is echter zeker, dat de eigenschappen van de epidermis daarbij vaak een beslissenden rol spelen.” Hij wil dan, dat men voor aardappelen, tabak, tomaten enz., naar „chimaerenpartners” zal gaan zoeken, die ze tegen zwammen, bladluizen enz. min of meer beschutten. In het bijzonder verwacht hij er ook veel van voor den wijnbouw: een chimaere van *Vitis vinifera* met een Amerikaanschen „covercoat” moet de redding brengen van de druifluis-misère. Immers de wortels ontstaan endogeen (uit het inwendige); bij vegetatieve vermeerdering (door stekken) van deze chimaeren, krijgt men dus steeds weer planten, die wat 't bovenaardsche deel betreft, chimaeren zijn, terwijl 't wortelstelsel geheel Amerikaansch, d.w.z. resistent is. De smaak echter zou zuiver „Europeesch” zijn, immers verreweg het grootste deel van het vruchtvliesch (en in 't bijzonder de vruchtwand, die naar 't schijnt in hoofdzaak de aromatische stoffen levert) ontstaat uit de buitenste cellagen.

WINKLER komt hier dus, zij 't ook op beteren, theoretischen grondslag, in de door DANIEL aangegeven richting (zie II, Afl. 1, pag. 2).

Het is mij niet bekend of er sedert 1913, toen WINKLER hierop wees, in deze richting gewerkt is. Ofschoon het denkbeeld aantrekkelijk is, komt het me voor, dat men voorloopig toch geen groote verwachtingen van deze methode mag koesteren. Zooals wij reeds zagen, komt men van de groote betekenis van de epidermis, t.o. der resistentie meer en meer terug. Waar bovendien uit de proeven van FISCHER en SAHLI bleek, dat de immune

1) H. WINKLER, Chimärenforschung als methode der Biologie. Sitzungsber. der Phys. Med. Gesellschaft zu Würzburg 1913.

opperhuid alléén in geen enkel geval resistentie verleende en ook de dubbele laag bij *Crat. Dardari* nog geen beschutting opleverde, is het wel duidelijk, dat de zaak zoo eenvoudig niet is. Dit neemt niet weg, dat men in bepaalde gevallen wel in deze richting zal kunnen zoeken. Wanneer men b.v. door een sterk behaarde plant van een gladde opperhuid te voorzien de infectiekans sterk kon verminderen, zou hier reeds veel gewonnen zijn. In het bijzonder lijkt mij een experimenteel onderzoek naar de mogelijkheid om door chimaerevorming een luis-vrije druif te kweken niet hopeloos.

Ik wil ten slotte nog opmerken, dat er in de laatste jaren feiten bekend geworden zijn, die er op wijzen, dat er onder onze cultuurplanten wel eens meer chimaeren konden verscholen zitten, dan men vermoedt. BATESON ¹⁾ heeft gewezen op het in de tuinbouwliteratuur hier en daar vermelde feit, dat sommige planten bij 't voortkweken uit wortelstekken geregeld afwijkende vormen geven. Zoo geeft een rose *Bouvardia*-variëteit (Bridesmaid) uit wortelstekken steeds een rooden vorm, identiek met den onder den naam van Hogarth bekenden vorm. BATESON verklaart dit, door aan te nemen, dat Bridesmaid een chimaere is, met een Hogarth-kern. Daar de wortels endogeen ontstaan, wordt bij wortelstekken „Hogarth” steeds „onthuld” en komt er zuiver uit. De oorsprong dezer chimaeren is volgens BATESON naar alle waarschijnlijkheid te zoeken in een somatische factoren-splitsing van een heterozygote plant. Terwijl nu in dit geval, door de kleur der bloemen de splitsing der componenten zich verraadt, is het m. i. zeer waarschijnlijk, dat in andere gevallen zulke splitsingen optreden zonder zichtbare verschijnselen, n.l. waar zij betrekking hebben op physiologische eigenschappen. Op deze wijze zouden zich onverklaarbare veranderingen in resistentie (resp. vatbaarheid) kunnen voordoen. Het is een feit, dat misschien bij de bestudeering van de ziekten onzer cultuurgewassen in sommige gevallen in 't oog dient gehouden te worden.

Ook bij infectieproeven, waar men gaarne met vegetatief vermenigvuldigde planten werkt, in de overtuiging dan met volkomen zuiver vergelijkbaar materiaal te werken, zal men er somtijds rekening mee moeten houden.

(Wordt vervolgd)

H. A. A. VAN DER LEK.

1) W. BATESON, Root-cuttings, chimaeras and „Sports”, I; Journal of Genetics, Vol. VI. 1916.

idem II; Journal of Genetics, Vol. XI. 1921.