OVER LIMIETVERHOUDINGEN IN MENDELSCHÉ POPULATIES.

door L. G. M. BAAS BECKING, (Amersfoort).

§ 1. Bij de bestudeering van de getalsverhoudingen die op den duur optreden tusschen de verschillende individueengroepen van een populatie waarin alle paringen even waarschijnlijk zijn ¹⁾, vond ik dat in een populatie waarbij die groepen minstens twee genotypische verschillen vertoonen het aantal van de homozygoot volgens een bepaalde wet verandert en eindigt met een limietwaarde te bereiken.

Hierdoor kwam ik op de gedachte om na te gaan of bij andere gamiën analoge verschijnselen zouden optreden. Dit bleek het geval te zijn bij zelfbestuiving (JENNINGS), gecombineerde allo- en geitonogamie (HEUKELS) en selectieve paring (WENTWORTH & REMICK). In deze gevallen traden de limieten ook reeds in populaties met één genotypisch verschil op.

Door de volgende beschouwingen wil ik trachten eenheid te brengen in de door bovengenoemde auteurs verkregen resultaten. De formules heb ik zooveel mogelijk grafisch voorgesteld, waardoor de practische toepassing m.i. meer direct kan geschieden dan door het opstellen van reeksen, zooals o. a. JENNINGS pleegt te doen. Bovendien demonstreeren de grafieken de feiten op meer directe wijze. Helaas geven de totnutoe verkregen resultaten geen aaneengesloten geheel.

Aan den eisch voor een veralgemeende populatie:

- 1°. Een willekeurige uitgangspopulatie,
- 2°. Een willekeurig aantal genotypische verschillen, wordt slechts door BRUCE voldaan.

Deze twee factoren in hun grootste algemeenheid ingevoerd geven

1) Rec. des Trav. Bot. Néerl. Vol. XV. p. 337—365, daar ook de litteratuur.

meestal aanleiding tot een zware mathematische behandeling. Vandaar dat de meeste auteurs zich vergenoegen met populaties waarin één genotypisch verschil optreedt.

In het algemeen heb ik de constitutie van een populatie door een verdeelde verticale lijn voorgesteld (y -as). Op de x -as zijn de opvolgende generaties als abcissen afgezet terwijl de z -as wisselende numerieke of genotypische constitutie van de populatie aangeeft. Het spreekt vanzelf dat men strikt genomen de verkregen lijnen geen „curven” mag noemen, aangezien ze niet continu verlopen. Er kunnen b. v. tusschen de generaties 3 en 4 geen andere x -waarden geïnterpoleerd worden.

Ik heb echter de lijnen beschouwd alsof ze continu waren. Deze onderstelling geeft practisch geen bezwaren. De formules zijn allen van de gedaante $y = f(x)$, waarin y is het aantal van een genotypisch bepaalde groep, x het aantal generaties.

Door verandering in de coëfficiënten dezer formule krijgt men verschillende lijnen die aanleiding geven tot het construeeren van ruimtemodellen. Zelfs de meest uitgewerkte formule sluit naar ik geloof zeer weinig aan bij de condities in de vrije natuur. Het verschil in weerstandsvermogen tusschen de verschillende groepen, de oekologische ongelijkwaardigheid etc., draagt hiertoe bij. Anders is dit in het laboratorium. Hier toch zal men de kruisingen kunstmatig uitvoeren, de zwakke individuen kunnen opkweken etc.

Het zal dan blijken dat meestal een populatie constant in samenstelling wordt na een klein aantal generaties. Verder dat, gegeven een bepaalde uitgangstoestand, er een bepaalde limietverhouding zal bestaan tusschen de genotypisch verschillende groepen.

Die limietverhoudingen hebben voor de populatie een groote beteekenis. Zij toch zijn het numerieke doel waarop haar samenstelling aanloopt. De afstand en de aard van dit doel te kennen is een belangrijk probleem in de erfelijkheidsleer.

Ik heb getracht te schematiseren:

- 1°. De panmixie in populaties met één en twee factoren;
- 2°. De autogamie in populaties met één tot n factoren;
- 3°. De gecombineerde allo- en geitonogamie in populaties met één, twee en drie factoren;
- 4°. De gevolgen van selectieve paring bij een populatie met een genotypisch verschil en wel:

- a. alle groepen afzonderlijk geselecteerd,
- b. dominant en recessief afzonderlijk geselecteerd,
- c. alleen dominanten geselecteerd.

§ 2. *Panmixie in populaties met een en twee factoren.*

De panmixie is te beschouwen als de meest algemeene vorm van gamie. Haar gevolgen zijn echter verschillend, naarmate in de populatie één of meer verschillen beschouwd worden.

A. *Een verschil.*

Stel de populatie bestaat uit R individuen

AA	}
S " Aa	
T " aa	

dan is door verschillende auteurs bewezen (het eerst door HARDY 1908) dat de in de F_1 ontstane verhouding

$AA : Aa : aa = (S + 2R)^2 : 2(S + 2R)(S + 2T) : (S + 2T)^2$
constant blijft in samenstelling.

B. *Twee verschillen.*

Hier is de constitutie van de populatie in de F_1 , niet constant, zooals ik bewijzen kon.

Is n.l. het aantal AB gameten in de P_1

M	aB	O
S	Ab	S
V	ab	V

dan is het aantal gameten AB na n generaties

$$m = 2^{\binom{2^n - n}{2}} \psi^{\binom{2^n - 2}{2}} \left\{ M + (2 - 1) \frac{(M + O)(M + S)}{\psi} \right\}^2$$

waarin ψ het totaal aantal gevormde gameten voorstelt. Deze vorm laat zich gemakkelijk bewijzen, en is over te voeren in een andere, die aangeeft het gedeelte dat de homozygoot uitmaakt van de heele populatie. Stel dit y , dan is na x generaties

$$y = 2^{-x} \left\{ \frac{M}{\psi} - \frac{(M + O)(M + S)}{\psi} + \frac{(M + O)(M + S)}{2\psi} \right\} \text{ of } y = 2^{-x} A + B.$$

Dit is een exponentieele functie, die voor $x = \infty$ asymptotisch verloopt t. o. v. van een lijn $y = B$.

Men ziet, dat in dat geval $y = \frac{(M + O)(M + S)}{2\psi^2}$.

De verschillende vormen waarin de „curve” zich kan voordoen zijn op Fig. 1 in den vorm van een ruimtemodel afgebeeld.

Hier volgt een lijstje van de uitdrukking $y = 2^{-x} A + B$.

$x = \infty ; y = B$	$x = -\infty ; y = \infty$
$x = 4 ; y = \frac{1}{16} A + B$	$x = -4 ; y = 16 A + B$
$x = 3 ; y = \frac{1}{8} A + B$	$x = -3 ; y = 8 A + B$
$x = 2 ; y = \frac{1}{4} A + B$	$x = -2 ; y = 4 A + B$
$x = 1 ; y = \frac{1}{2} A + B$	$x = -1 ; y = 2 A + B$
$x = 0 ; y = A + B$	$x = 0 ; y = A + B$

De negatieve x waarden geven natuurlijk aan het geval dat de panmixie reeds bestond voordat het experiment begon.

De vorm van de lijn is variabel (Fig. 1) en in hooge mate afhankelijk van den aard van de coëfficiënten A en B .

Gaan we dit na voor ver-

schillende M waarden.

1. $M = \psi$, d. w. z. alle gameten zijn $A B$, de populatie blijft steeds $A B$ en zal door een lijn // aan de x -as worden voorgesteld (Fig. 1 achterste vlak).

In dit geval zal

$$y = 2^{-x} \left\{ 1 - \frac{(M+O)(M+O)}{M^2} \right\} + \frac{M^2}{2M^2} \text{ of } y = + \frac{1}{2}.$$

2. $M = O$ (nul), dit is het andere uiterste.

Hieruit komt te voorschijn:

$$y = 2 - x \left\{ - \frac{OS}{\psi^2} \right\} + \frac{OS}{2 \psi^2} \text{ of}$$

$$y = \left(\frac{1}{2} - 2 - x \right) \frac{OS}{\psi^2}.$$

Deze kromme lijn heeft de volgende gedaante (Fig. 1 voorste vlak):

$$\begin{aligned} x &= \infty; y = B \\ x &= 4; y = \frac{1}{8} B \\ x &= 3; y = \frac{3}{4} B \\ x &= 2; y = \frac{1}{2} B \\ x &= 1; y = O \end{aligned}$$

De M bereikt dus weer de limietwaarde B .

We kunnen ons nu afvragen of er een lijn kan zijn die de verhouding $\frac{M}{\psi}$ weergeeft, zoodanig dat ze in het xz vlak T op de z -as gelegen kan zijn, m. a. w. is er een populatie mogelijk waarin de M waarde invariant is.

In dat geval moet $A = 0$ zijn of

$$\frac{M}{\psi} = \frac{(M + O)(M + S)}{\psi^2} \text{ of}$$

$$M^2 + MO + MS + MO = M^2 + MO + MS + OS \text{ of}$$

$$MV = OS \text{ of } M = \frac{OS}{\psi} \text{ (Fig. 1, 2e vlak).}$$

Het 3e, 4e en 5e vlak op Fig. 1 geven weer het verloop der verhouding van de gameet AB in de totale gameten massa van A -waarden, liggende tusschen

$$M = \frac{OS}{V} \text{ en } M = \psi$$

Na een groot aantal generaties bereikt de populatie in hare samenstelling dus een limietverhouding, die verder constant blijft!

§ 3. Aan JENNINGS danken wij het bewijs van een zeer algemeene formule voor de samenstelling van een populatie met autogame syngameonten. Wanneer in de parentale generatie het aantal der individuen in iedere groep gelijk is wordt het $\frac{0}{10}$ der homozygoten y na x generaties voorgesteld door

$y = \left\{ 1 - 2^{1-x} \right\}^k$, waarin k voorstelt het aantal genotypische verschillen waarover de beschouwing zich uitstrekt.

De consequenties van deze formule zijn in tabelvorm, overzichte-

lijker in een ruimtemodel te demonstreeren. $y = \{1 - 2^{1-x}\}^k$ voor

	$x = 1$	$x = 2$	$x = 3$	$x = 4$	$x = 5$
I. $k = 1$	$y = 0$	$y = 0.50$	$y = 0.750$	$y = 0.875$	$y = 0.9375$
II. $k = 2$	$y = 0$	$y = 0.250$	$y = 0.5625$	$y = 0.765$	$y = 0.879$
III. $k = 3$	$y = 0$	$y = 0.125$	$y = 0.4234$	$y = 0.679$	$y = 0.824$
VI. $k = 4$	$y = 0$	$y = 0.0625$	$y = 0.314$	$y = 0.586$	$y = 0.797$
V. $k = 5$	$y = 0$	$y = 0.03125$	$y = 0.238$	$y = 0.356$	$y = 0.705$
VI. $k = \infty$	$y = 0$	$y = 0$	$y = 0$	$y = 0$	$y = 0$

I—VI correspondeeren met achterste (—resp. voorste) vlak in Fig. II. Men ziet hierin zeer duidelijk hoe de populatie bij een

klein aantal genotypische verschillen *snel*, bij een groot aantal verschillen *langzaam* het getal harer homozygoten ziet toenemen.

Voor het geval dat $k = \infty$ neemt het aantal der homozygoten

zeer langzaam toe, hetgeen we kunnen zien uit Fig. II voorste vlak.

Wanneer we n.l. de formule uitwerken krijgen wij:

$$y = 1^k - \frac{k}{1} 1^{k-1} 2^{(1-x)} + \frac{(k-1)}{1 \cdot 2} 1^{k-2} 2^2 (1-x) - \dots - \frac{k}{1} 1^{k-(k-1)} 2^{(k-1)(1-x)} + 2^k (1-x)$$

waaruit dit feit gemakkelijk af te leiden is.

We zien dus dat bij autogamie na zeer veel generaties de populatie uitsluitend uit homozygoten zal bestaan. De snelheid van dit proces is omgekeerd evenredig met het aantal genotypische verschillen.

N. B. In een panmictische populatie zal dit verschijnsel ook optreden. Hoe grooter het aantal genotypische verschillen, des te langzamer nadert de lijn tot de limiet.

Men merke op dat de lijn van JENNINGS in formule kan gebracht worden als $y = 2f(x)A + B$.

§ 4. De beide uitersten, panmixie en autogamie laten nog een groote reeks van overgangen toe.

In de natuur zal het vaak voorkomen dat er een bepaalde verhouding bestaat tusschen allogamie en geitonogamie. Wanneer we deze verhouding kennen is van een bepaalde populatie ook de limietverhouding gegeven. We beschouwen het geval dat de individengroepen gelijk in aantal zijn. HEUKELS heeft zich met dit geval bezig gehouden en heeft gevonden dat, wanneer er A geitono- (of auto) game bevruchtingen tegenover B allogame optreden het aantal der homozygoten na x generaties is:

$$\text{voor één factor: } y = \frac{A+B}{A+2B} - \frac{A+B}{A+2B} \left\{ \frac{A}{2(A+B)} \right\}^x$$

$$\text{voor twee factoren: } y = \frac{A+B}{A+2B} \cdot \frac{3A+2B}{3A-4B} - \left\{ \frac{A}{2(A+B)} \right\}^{x-1} \times \frac{A}{A+2B} + \left\{ \frac{A}{4(A+B)} \right\}^{x-1} \times \frac{3A}{4(3A+4B)^1}$$

Wanneer $B = 0$, dan komen de formules voor autogamie (§ 2) te voorschijn. Wanneer $A = 0$ blijkt de populatie constant in samenstelling te zijn. Om de panmixie formules hieruit te vinden, moeten

1) HEUKELS gebruikt inplaats van A en B , x en y hetgeen ik om begrijpelijke redenen hier niet navolg.
Genetica.

we eerst bedenken dat het aandeel der homozygoten in de panmixieformule van één genotypisch verschil is: $\frac{(S+2R)^2 + (S+2T)^2}{4(S+R+T)^2}$.

Hierin moeten we stellen $S=R=T$, dit wordt dus $\frac{1}{2}$. Stellen wij dit in de formule van HEUKELS dan blijkt deze waarde slechts in een bepaalde limietverhouding op te gaan.

Na ∞ generaties is toch het $0/0$ homozygoten in de populatie met één verschil $\frac{A+B}{A+2B}$, en dit wordt $\frac{1}{2}$, wanneer $2A+2B=A+2B$, m. a. w. wanneer $A=0$. Deze populatie is dan verder invariant.

Het is interessant om voor een populatie met één verschil de gevolgen van allo- en geitonogamie na te gaan wanneer deze in verschillende verhoudingen voorkomen. Stellen we dit in tabelvorm samen.

$y = \frac{A+B}{A+2B} - \frac{A+B}{A+2B} \left\{ \frac{A}{2(A+B)} \right\}^x$ voor A, B en x variabel			$x=1$	$x=2$	$x=3$	$x=4$	$\dots x=\infty$
$A=5$	$B=0$	$y = \frac{5}{5} \left\{ 1 - \left(\frac{5}{10} \right)^x \right\}$	$y = \frac{1}{2}$	$y = \frac{3}{4}$	$y = \frac{7}{8}$	$y = \frac{15}{16}$	$y = 1$
$A=4$	$B=1$	$y = \frac{5}{6} \left\{ 1 - \left(\frac{4}{10} \right)^x \right\}$	$y = \frac{1}{2}$	$y = \frac{21}{30}$	$y = \frac{39}{50}$	$y = \frac{203}{250}$	$y = \frac{5}{6}$
$A=3$	$B=2$	$y = \frac{5}{7} \left\{ 1 - \left(\frac{3}{10} \right)^x \right\}$	$y = \frac{1}{2}$	$y = \frac{91}{140}$	$y = \frac{971}{1400}$	$y = \frac{9919}{14000}$	$y = \frac{5}{7}$
$A=2$	$B=3$	$y = \frac{5}{8} \left\{ 1 - \left(\frac{2}{10} \right)^x \right\}$	$y = \frac{1}{2}$	$y = \frac{96}{160}$	$y = \frac{992}{1600}$	$y = \frac{9984}{16000}$	$y = \frac{5}{8}$
$A=1$	$B=4$	$y = \frac{5}{9} \left\{ 1 - \left(\frac{1}{10} \right)^x \right\}$	$y = \frac{1}{2}$	$y = \frac{99}{180}$	$y = \frac{999}{1800}$	$y = \frac{9999}{18000}$	$y = \frac{5}{9}$
$A=0$	$B=5$	$y = \frac{5}{10} \left\{ 1 - \left(\frac{0}{10} \right)^x \right\}$	$y = \frac{1}{2}$	$y = \frac{1}{2}$	$y = \frac{1}{2}$	$y = \frac{1}{2}$	$y = \frac{5}{10}$

De resultaten zijn grafisch voorgesteld op Fig. III.

Op het achterste vlak loopt de homozygotenlijn identiek met de „autogamiecurve”. In tegenstelling met de autogamiecurve heeft iedere populatie hier hare bijzondere limiet. De lijn Y Z stelt de

Fig. III

verhouding $\frac{A}{B}$ van $\infty \rightarrow 0$ voor. Voor A is 0 volgt de populatie, zooals boven werd aangetoond, de wetten van de panmixie. Panmictische populaties met één verschil zijn immers constant. (Voorste lijn in de figuur).

De homozygoot-limieten waren

volgens HEUKELS en BONE

voor één verschil $y_{x=\infty} = \frac{A+B}{A+2B}$

voor twee verschillen $y_{x=\infty} = \frac{(A+B)(A+B)}{(A+2B)(3A+4B)}$

voor drie verschillen $y_{x=\infty} = \frac{(A+B)(21A^2+28AB+8B^2)}{(A+2B)(3A+4B)(7A+8B)}$

Deze formules heb ik voor verschillende A en B waarden uitgewerkt (Fig. IV).

Fig. IV

De abscis geeft aan het $\frac{0}{100}$ allogame bevruchtingen.

$K=1$ is de curve voor één verschil.

$K=2$ is de curve voor twee verschillen.

$K=3$ is de curve voor drie verschillen.

De figuur is gemakkelijk uit onderstaande tabel te construeeren.

$A = 5$	$B = 0$	$(K=1) Y_{x-\infty} = 1, -$	$(K=2) Y_{x-\infty} = 1, -$	$(K=3), Y_{x-\infty} = 1, -$
$A = 4$	$B = 1$	" = 0,83	" = 0,72	" = 0, 66
$A = 3$	$B = 2$	" = 0,71	" = 0,54	" = 0, 44
$A = 2$	$B = 3$	" = 0,62	" = 0,42	" = 0, 30
$A = 1$	$B = 4$	" = 0,55	" = 0,32	" = 0, 20
$A = 0$	$B = 5$	" = 0,50	" = 0,25	" = 0,125

Deze tabel heeft het voordeel dat men in de practijk tusschenliggende $\frac{0}{0}$ onmiddellijk door interpolatie kan vinden en omgekeerd een gevonden $\frac{0}{0}$ theoretisch kan interpreteren. Ook voor $K > 3$ kan men gemakkelijk de bijbehorende curven vinden als men bedenkt, dat voor $A = 5$ $B = 0$ de y waarde steeds 1 blijft en voor $A = 0$, $B = 5$, $Y = \frac{1}{2K} \frac{0}{0}$.

B. v. Bij $K = 2$ vinden we voor $B = 25 \frac{0}{0}$ $Y = \text{plm. } 0,65$.

We stellen nu in formule $\frac{(A+B)}{(A+2B)} \frac{(3A+2B)}{(3A+4B)}$ overeenkomstig hiermede $A = 3$, $B = 1$ en krijgen $\frac{4}{5} \times \frac{9+2}{9+4} = \frac{4}{5} \times \frac{11}{13} = \frac{44}{65}$ is iets minder dan $\frac{2}{3}$. Interpolatie bekortte hier den weg aanzienlijk.

Stellen wij $x = \infty$ dan zal natuurlijk de limiet voor $A = 5$ $B = 0$ (d. w. z. autogamie) 1 moeten zijn; m. a. w. de homozygoten zullen op den duur de heele populatie innemen. Dat dit langzaam gaat heeft ons Fig. 2, voorste vlak, verduidelijkt. Is hier echter $B = 5$, $A = 0$ dan krijgen we voor limiet $Y = \frac{1}{2k}$ voor $k = \infty$, dit wordt

0; een resultaat dat ons geen bevreemding hoeft te baren omdat het aantal homozygoten in een panmictische populatie met haar enorm aantal mogelijke combinaties geheel in het niet zal zinken.

Het is opvallend dat ook de formules van HEUKELS voorgesteld

kunnen worden door $A \left\{ \frac{f(x)}{1-2B} \right\}$ of i. h. a. $y = A 2^{f(x)} + B$.

§ 5. Beschouwen we nu een populatie met één genotypisch verschil, waarin niet een natuurlijke-, doch een selectieve paringswijze optreedt.

WENTWORTH & REMICK geven formules voor drie gevallen van selectieve paring, die allen leiden tot verdwijnen van bepaalde individuengroepen.

1) Volgens W. & R. zal de populatie, waarin steeds iedere groep (AA, Aa en aa) met zichzelf bestoven (resp. bevrucht) wordt, na n generaties de volgende samenstelling verkrijgen:

$$\left[\frac{2^n r + (2^{n-1} - 1) s}{2^n} \right] AA + \left(\frac{2^n s}{2^n} \right) Aa + \left[\frac{(2^{n-1} - 1) s + 2^n t}{2^n} \right] aa, \text{ dus}$$

$$AA : Aa : aa = \left[r + (2^{n-1} - 2^{-n}) s \right] : (2^{1-n} s) : \left[(2^{n-1} - 2^{-n}) s + t \right]$$

Dit wordt na ∞ generaties ($n = \infty$)

$$(r + \frac{1}{2} s) : 0 : (t + \frac{1}{2} s).$$

De heterozygoten verdwijnen dus geheel en AA zal zich verhouden tot aa als $(2r + s) : (2t + s)$.

2) Het kruisen van de dominant $\times$ dominant en recessief $\times$ recessief geeft na n generaties:

$$AA : Aa : aa = \{ (2r + s) [2r + (n - 1) s] \} : [(2r + s) 2s] : [(n - 1) s^2 + 2(2r + ns) t].$$

Volgens de gewone methode is hieruit voor $n = \infty$ te berekenen $AA_{\infty} : Aa_{\infty} : aa_{\infty} = (2r + s) : 0 : (2t + s)$; dus volmaakt hetzelfde resultaat als in het vorige geval verkregen werd.

De verhouding limeitert echter langzamer, zooals uit een willekeurig voorbeeld ($r : s : t = 2 : 3 : 1$) moge blijken.

ALLE GROEPEN ONDERLING GEPAARD.			F GENE- RATIE	DOMINANT $\times$ DOMINANT, RECESSIEF $\times$ RECESSIEF		
AA	Aa	aa		AA	Aa	aa
333	500	167	1	333	500	167
458	250	292	2	408	350	242
520	125	355	3	448	269	283
552	63	386	4	479	218	303
			5			
583	$\boxed{O}$	417	11			
			40	583	$\boxed{O}$	417

In het eerste geval wordt de limiet na 11, in het tweede geval na 40 generaties bereikt.

3). Wanneer steeds in een populatie de recessieven worden weggeworpen, dan krijgt men na n generaties:

$$[2r + (n - 1) s]^2 AA + 2n [2r + (n - 1) s] Aa + s^2 aa.$$

Na een zeer groot aantal generaties zal de geheele populatie uit AA bestaan, echter zal de aa veel eerder uit de populatie verdwijnen.

Voorbeeld. $r:s:t = 2:3:1$.

	AA	Aa	aa	PRO MILLE
$F 1$	327	490	183	
$F 2$	490	420	90	
$F 3$	591	404	5	
$F 4$	689	308	3	
$F 5$	732	266	2	
$F 6$	744	255	1	
$F \infty$	1000	0	0	

§ 6. De draagwijdte van de bovenbesproken formules kunnen wij het beste toetsen aan een en dezelfde populatie, welke wij aan zes verschillende paringsvormen onderworpen denken.

Zij $AA + Aa + aa$ een populatie waarin de individuengroepen door gelijke aantallen worden gerepresenteerd.

Fig. V geeft ons de gevolgen van de verschillende gamiën. De middelste verticale lijn geeft weer de constitutie van de populaties A, B, C, D, E en F in de P_1 generatie. De verhoudingen voor A, B en C in de finale generaties zijn naar links, die van E, D en F naar rechts afgezet.

Het gebied der heterozygoot is zwart gekleurd :

A	stelt voor de panmixie.	} Natuurlijke Gamie.
B	„ „ $\frac{1}{2}$ auto gamie.	
	$\frac{1}{2}$ allo gamie.	
C	„ „ de auto gamie.	} Artificiële Gamie.
D	„ „ selectie der drie groepen.	
E	„ „ „ „ dominanten en recessieven.	
F	„ „ „ „ dominanten.	

Het blijkt zeer duidelijk uit de figuur dat vak B een gemiddelde is van A en C , aangezien bij B na ∞ generaties de groepen gelijk vertegenwoordigd zijn; dat verder de gamiën C, D en E een gelijke limiet geven, die echter door D het eerst, het laatste door E bereikt wordt. De heterozygoten verdwijnen volkomen. In tabelvorm wordt dit:

PARINGSVORM.	F. Gene- ratie	PRO MILLE		
		<i>A A</i>	<i>A a</i>	<i>a a</i>
<i>A</i> panmixie	1	250	500	250
	2	250	500	250
	3	250	500	250
	4	250	500	250
	5	250	500	250
	6	250	500	250
	∞	250	500	250
<i>C</i> autogamie	1	250	500	250
	2	375	250	375
	3	438	125	438
	4	469	62	469
	5	484	32	484
	6	492	16	492
	∞	500	0	500
<i>B</i> $\frac{1}{2}$ autogaam, $\frac{1}{2}$ allogaam	1	167	666	167
	2	250	500	250
	3	292	416	292
	4	313	374	313
	5	323	354	323
	6	326	376	326
	∞	333	333	333
<i>D</i> alle groepen geselecteerd	1	250	500	250
	2	417	166	417
	3	458	82	458
	4	479	42	479
	5	486	28	486
	6	494	12	494
	∞	500	0	500
<i>E</i> dominanten en recessieven geselecteerd	1	250	500	250
	2	333	333	333
	3	375	250	375
	4	400	200	400
	5	417	166	417
	6	428	144	428
	∞	500	0	500
<i>F</i> dominanten geselecteerd	1	250	500	250
	2	444	444	112
	3	563	374	63
	4	640	320	40
	5	694	277	28
	6	720	240	20
	∞	1000	0	0

In F (zie ook fig. V) verdwijnen de recessieven zeer snel, de heterozygoten eerst na een zeer groot aantal generaties.

Het is mogelijk aan een bepaalde populatie de hier beschreven paringsvormen uit te voeren en de resultaten te controleeren.

Aangezien de Mendelsche hypothesen in den laatsten tijd van vele zijden worden aangevallen schijnt mij de toetsing van bovenstaande theoretische resultaten in de praktijk aan een en dezelfde populatie wel eenig belang te hebben.

De vraag blijft echter of een mathematische behandeling van ingewikkelder problemen (factorenkoppeling, crossing-over etc.) resultaten zal geven die overeenstemmen met de praktijk. Juist in dergelijke gevallen namelijk liggen m. i. de zwakke punten van de Mendelsche hypothesen, aangezien door de noodige onderstellingen op deze wijze wel ieder optredende getalverhouding verklaard zou kunnen worden.

(Ingezonden 30 April 1919.)