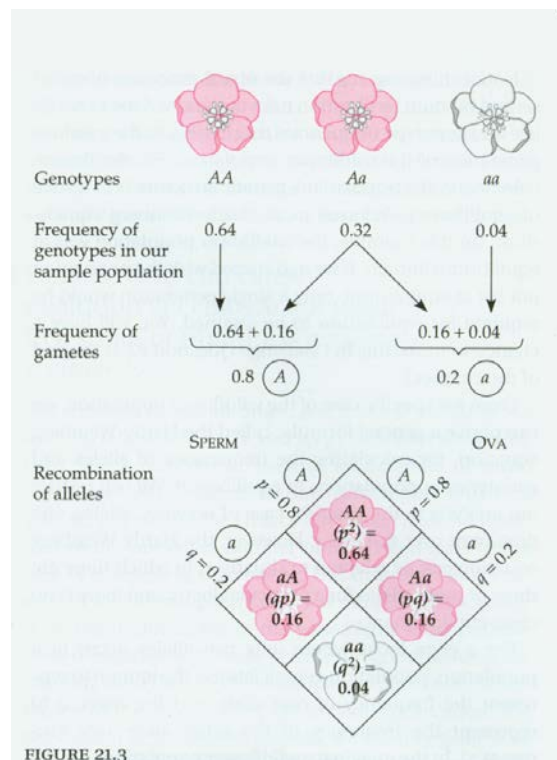


Dictaat Populatie- en Kwantitatieve genetica



Inhoudsopgave

1. Celdeling en vorming van gameten.....	1
1.1 Mitose.....	1
1.2 Meiose	3
1.2.1 Meiose I.....	3
1.2.2 Meiose II	5
1.3 Vorming van gameten bij hogere planten	6
1.3.1 Vorming van de eicel in het zaadbeginsel.....	6
1.3.2 Vorming van stuifmeelkorrels (zaadcellen)	7
2. Wetten van Mendel	8
2.1 Inleiding	8
2.2 Monohybride kruisingen	9
2.2.1 F_1	9
2.2.2 F_2 (zelfbestuiving van de F_1)	9
2.2.3 F_3 (zelfbestuiving van de F_2)	11
2.2.4 De terugkruisingstoets.....	11
2.2.5 Intermediaire erfelijkheid en subdominatie.....	11
2.3 Dihybride kruisingen.....	13
2.3.1 Onafhankelijke overerving.....	13
2.3.2 Overerving van gekoppelde genen.....	14
2.3.2 Three point test.....	16
2.4 Schijnbare afwijkingen van de wetten van Mendel	18
2.4.1 Certatie	18
2.4.2 Pleiotropie	18
2.4.3 Interactie van genenparen (epistasie)	19
2.4.4 Plasmatische erfelijkheid.....	20
2.4.5 Geslachtschromosomen.....	21
3. Polyploidie	22
3.1 Terminologie	22
3.2 Autopolyploïden.....	23
3.2.1 Eigenschappen van autopolyploïden	24
3.3.2 Ontstaan van autoploïden	24
3.2.3 Vererving van autopolyploïden	25
3.2.4 Toepassing van autopolyploidie in plantenveredeling	27
3.3 Allopolyploïden.....	28
3.3.1 Ontstaan van allopoloïden	29
3.3.2 Vererving van allopolyploïden.....	30
3.4 Haploidie	30
4. Populatiegenetica	32
4.1 Inleiding	32
4.2 Darwin's evolutie theorie	32
4.3 Hardy-Weinberg evenwicht	33
4.4 Verschuivingen in de genfrequenties	36
4.4.1 Migratie	36
4.4.2 Mutatie	36

4.4.3 Selectie	36
4.4.4 Genetic drift.....	36
5. Kwantitatieve genetica	37
5.1 Inleiding	37
5.1.1 De normale verdeling	37
5.1.2 Correlatie	40
5.2 Variatie	42
5.2.1 Fenotypische en genotypische variatie.....	42
5.2.2 Genotype x milieu interactie	43
5.2.3 Componenten van genetische variatie	45
5.2.4 Heritability in broad sense.....	46
5.2.5 Heritability in narrow sense	48
5.3 Selectieintensiteit en -response	50
Literatuurlijst.....	55

1. Celdeling en vorming van gameten

1.1 Mitose

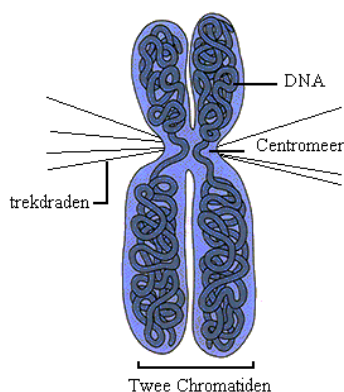
De mitose of kerndeling, waarbij de chromosomenparen zich verdubbelen en paarsgewijs uit elkaar gaan, is een onderdeel van de celcyclus. Het doel van de mitose is vermeerdering van het aantal cellen of wel groei van een organisme.

Een kern kan niet zomaar in tweeën worden gedeeld. De chromosomen moeten bij een mitose onveranderd worden doorgegeven van cel naar cel. De chromosomen die alle erfelijke informatie bevatten, worden dan ook verdubbeld of gekopieerd en daarna over beide cellen verdeeld. Deze erfelijke informatie is belangrijk voor de regeling van alle biologische activiteiten in de cel en daarmee belangrijk voor de ontwikkeling en de functie van de cel. De verdubbeling van de chromosomen vindt plaats tijdens de zogenaamde S-fase (S van synthese van DNA) van de celcyclus en maakt geen onderdeel uit van de mitose.

Na de S-fase waarin het erfelijk materiaal verdubbeld is volgt de eerste fase van de mitose: de *profase* of voorbereidingsfase. De profase wordt gekenmerkt door:

- vorming van de spoelfiguur
- verdwijnen van het kernmembraan
- spiralisatie van en aanhechting van de chromosomen.

In eukaryote cellen ligt net buiten het kernmembraan het *centrosoom* (spoellichaampje), dat zich bij de kerndeling verdubbelt, waarna de centrosomen zich langzaam naar een kant van de kern bewegen. Geleidelijk ontwikkelt zich uit elk van de centrosomen een structuur van draden. Deze draden zijn gemaakt van *microtubuli* (Latijn: tubuli, buisjes). Een aantal evenwijdig lopende microtubuli vormt samen bundels, *spoeldraden* genaamd, die groot genoeg zijn om met de lichtmicroscopie te zien. De microtubuli zijn gemaakt van het eiwit *tubuline*. Als de centrosomen elk aan één kant van de kern aangekomen zijn, is er een netwerk van draden ontstaan die de gehele kern omspannt. Dit wordt *spoelfiguur* genoemd. De spoelfiguur is voltooid aan het begin van de metafase.



Figuur 1.1 Een chromosoom (uit:www.wikipedia.nl)

Tegen het einde van de profase gaan de verdubbelde chromosomen, die nog kriskras verspreid en gekronkeld door de cel liggen, zich spiraliseren. Door het verkorten van de chromosomen worden zij dikker en met een goede lichtmicroscopie is dan te zien dat elk chromosoom uit twee identieke delen bestaat, de chromatiden (zie figuur 1.1). De chromatiden zijn na het

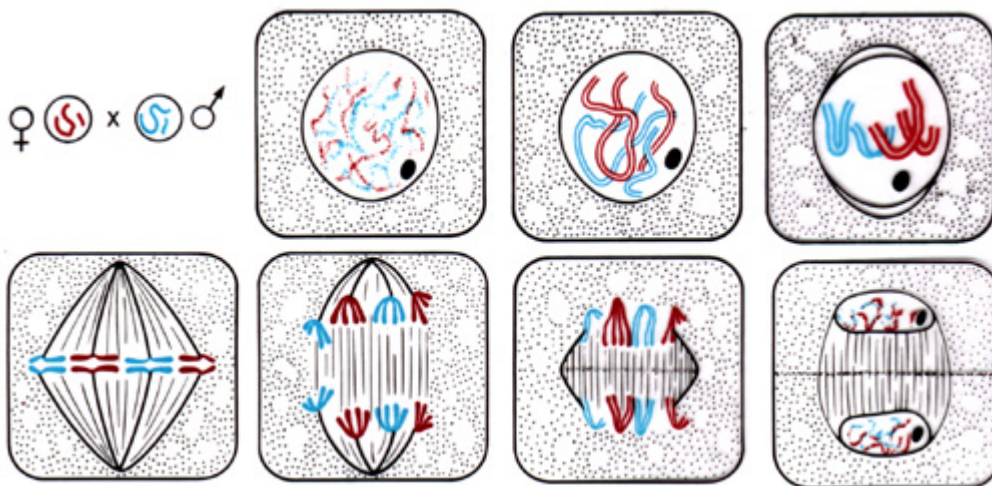
spiraliseren kort en dik genoeg om over de twee dochtercellen verdeeld te worden zonder dat zij breken. De chromatiden zitten aan elkaar vast in een gebied dat *centromeer* wordt genoemd. Elk van de chromatiden zit vast aan de draden van de spoelfiguur. Deze draden worden *trekdraden* genoemd. Door de spanning van de trekdraden aan elke kant van de chromatiden worden de chromosomen naar het midden van de cel gebracht. Een tweede soort draden van de spoelfiguur wordt *steundraden* genoemd, deze zitten niet vast aan de chromatiden, maar lopen door van centrosoom tot centrosoom.

Tijdens de zogenaamde *prometafase* verbreekt het kernmembraan. De microtubuli van het spoellichaamp kunnen nu doordringen in de kern. Op beide chromatiden van elk chromosoom ontwikkelt zich ter hoogte van het centromeer (een insnoering in het chromosoom) een structuur van eiwitten (het kinetochoor). Sommige microtubuli van het spoellichaampje hechten zich hieraan vast. Dit gaat gepaard met schokkerige bewegingen van de chromosomen.

Een cel met een spoelfiguur heeft twee uiteinden, de polen, en in het midden het equatoriale vlak. Wanneer de centromeren van elk van de chromosomen in één vlak in het centrum (equatoriale vlak) van de cel liggen, begint de *metafase*. De metafase is afgelopen zodra de chromatiden loslaten, doordat het centromeer zich in tweeën deelt. De twee chromatiden vormen nu elk een zelfstandig chromosoom. De metafase is een korte fase, voor de meeste cellen maar een paar minuten.

De beslissende fase van de mitose is de *anafase*. Het is alsof na een signaal de verbindingen tussen de chromatiden, op de plaats van de centromeren, loslaten en de enkele chromatiden (nu chromosomen) zich elk in tegengestelde richting naar de polen bewegen doordat de spoeldraden deze naar de polen trekken. De anafase stopt wanneer elke set chromosomen aangekomen is aan zijn pool. Hier zullen de nieuwe kernen gevormd worden.

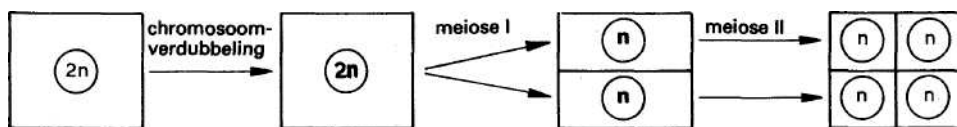
Tijdens de *telofase* despiraliseren de chromosomen, ontrollen zich, en worden weer lange dunne draden, die niet van elkaar te onderscheiden zijn met een lichtmicroscop. De chromosomen worden opnieuw 'verpakt' in een kernenvelop en de vorming van twee complete kernen is dan voltooid. Nadat de telofase ten einde is gekomen, is het resultaat twee nieuwe kernen. Hiermee is de mitose beëindigd. Nu volgt de celdeling. Figuur 1.2 laat de verschillende fasen van de mitose zien.



Figuur 1.2. De verschillende fasen van de mitose (Bron: www.afblum.be/bioafb/mitose/mitose.JPG, 23 januari '09)

1.2 Meiose

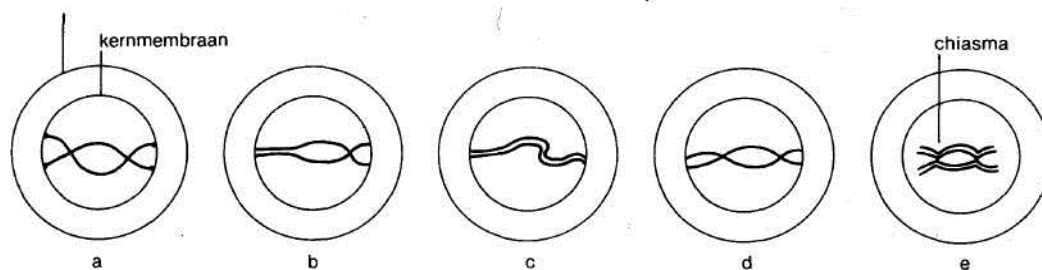
De meiose, ook wel reductiedeling genoemd, bestaat uit twee delingsprocessen: meiose I en meiose II (Figuur 1.3). De fase tussen beide delingsprocessen wordt *interkinese* genoemd. De meiose I wordt voorafgegaan door een interfase waarin ieder chromosoom zich verdubbelt. Het resultaat van de meiose is, dat er haploïde cellen worden gevormd waaruit door differentiatie gameten kunnen ontstaan. Tijdens de bevruchting versmelten mannelijke en vrouwelijke gameten tot een diploïde zygote ($n + n = 2n$).



Figuur 1.3. Schematisch overzicht van de meiose (Bron: Biemans, et al., 2000)

1.2.1 Meiose I

Na de DNA-synthese in de interfase gaat het chromatine condenseren en begint de profase. De fase waarin de chromosomen zichtbaar worden, noemt men het leptoteen (leptos = dun; tainia = bandje), zie figuur 1.4. Hoewel ieder chromosoom uit twee chromatiden bestaat, is ieder chromosoom nog slechts zichtbaar als een enkele draad. De afzonderlijke chromatiden worden pas later in de profase zichtbaar. Elk chromosoom is met beide uiteinden via speciale eiwitten verbonden met het kernmembraan. De chromosomen verplaatsen zich binnen de kern. De homologe chromosomen komen naast elkaar te liggen. Deze paring van de chromosomen begint op bepaalde punten en strekt zich vervolgens uit over het gehele chromosoom. Dit stadium van de profase noemt men het zygotteen (zygon = juk). In het daarop volgende stadium, het pachyteen (pachys = dik), zijn de chromosomen volledig gepaard. Ieder paar wordt een *bivalent* genoemd en bevat vier chromatiden. Het volgende stadium, het diplotteen (diploos = dubbel), begint met het uiteengaan van de gepaarde homologe chromosomen op de plaats van de centromeren. Op een aantal plaatsen kunnen de chromosomen in elkaar verstrikt zijn.

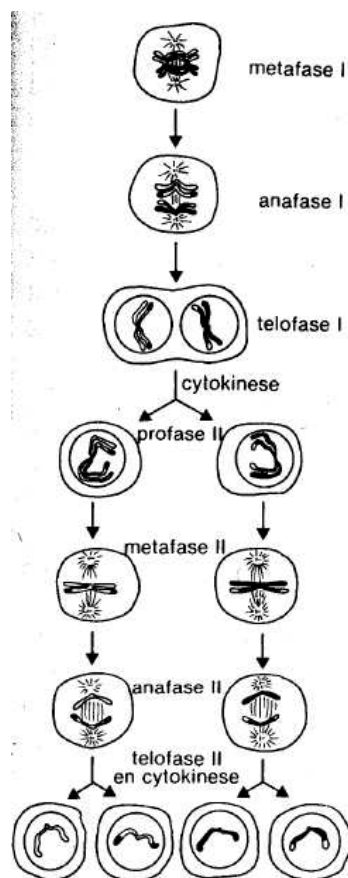


Figuur 1.3. Schema van de profase van de meiose I:
 leptoteen (a)
 zygotteen (b)
 pachyteen (c)
 diplotteen (d)

diakinese (e)

(Bron: Biemans et al., 2000)

Zo'n verstriking wordt *chiasma* genoemd (chi = letter X; kruising). De chiasmata zijn de plaatsen waar crossing-over heeft plaatsgevonden. Dit is het uitwisselen van overeenkomstige delen van de chromatiden van homologe chromosomen. Dit stadium kan zeer lang duren. Tijdens de diakinese (dia = tussen) laten de chromosomen los van het kernmembraan en vertonen een sterke condensatie. De beide homologe chromosomen gaan verder van elkaar en gaan zich rangschikken in het equatoriale vlak van de cel. De afzonderlijke chromatiden zijn in dit stadium lichtmicroscopisch te onderscheiden. Ook het kernmembraan is aan het verdwijnen en de centriolenparen wijken uiteen (Figuur 1.5).



Figuur 1.5. Schema van de meiose I en meiose II (Bron: Biemans et al., 2000).

Metafase: het kernmembraan is verdwenen en er is een spoelfiguur ontstaan. De bivalenten hebben zich zodanig georiënteerd dat de twee centromeren van ieder bivalent op gelijke afstand van het equatorvlak liggen.

Anafase: de scheiding van de homologe chromosomen wordt nu voltooid. De chromosomen, ieder bestaande uit twee chromatiden, worden naar de polen getrokken.

Telofase: de chromosomen komen bij de polen aan en gaan decondenseren. Er wordt een kernmembraan gevormd en tenslotte ook een celmembraan, al of niet met celwand. Er zijn

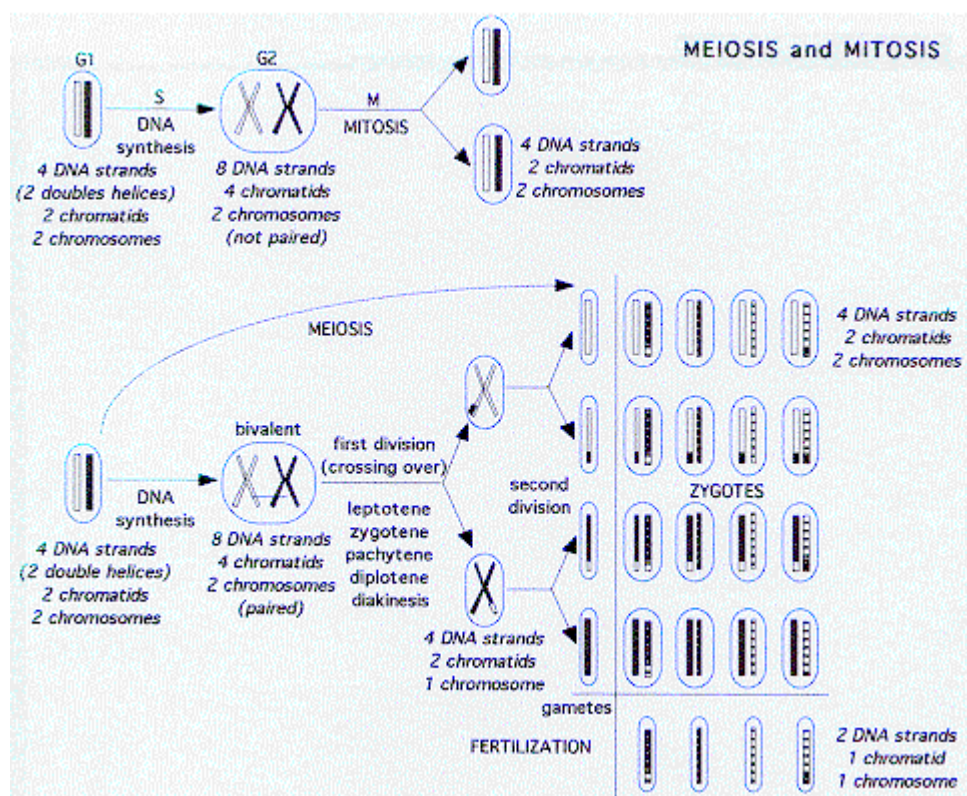
dus twee cellen ontstaan, elk met een haploïde kern. De fase die ligt tussen het einde van meiose I en het begin van meiose II wordt *interkinese* genoemd.

1.2.2 Meiose II

De tweede meiotische deling vertoont veel overeenkomst met de mitose. In de profase gaat het chromatine condenseren, waardoor de chromatiden korter en dikker worden. Het kernmembraan verdwijnt en de centriolenparen wijken uiteen. Tijdens de metafase rangschikken de chromosomen zich in het equatoriale vlak. De centromeren gaan zich delen. In de anafase laten de chromatiden van ieder chromosoom elkaar los en worden naar de tegenovergestelde polen getrokken. Vanaf het moment dat de chromatiden volledig van elkaar zijn gescheiden, worden zij chromosomen genoemd. Zodra de chromosomen bij de polen aankomen gaan ze decondenseren en spreekt men van de telofase. Tegelijkertijd wordt er een kernmembraan gevormd en de cytokinese voltrekt zich (zie figuur 1.5). Op deze wijze zijn er vier cellen ontstaan die elk haploïd zijn. Deze haploïde cellen kunnen zich vervolgens differentiëren tot gameten.

De twee delingen van de meiose verschillen door het uit elkaar gaan van homologe chromosomen in de meiose I en het uit elkaar gaan van chromatiden in de meiose II. De reductie van het aantal chromosomen vindt dus plaats in de meiose I. De duur van de meiotische deling is over het algemeen veel langer dan die van een mitotische deling. Vooral de profase van de meiose I verloopt relatief zeer langzaam.

In figuur 1.6 staat een schematisch overzicht van de meiose en de mitose.

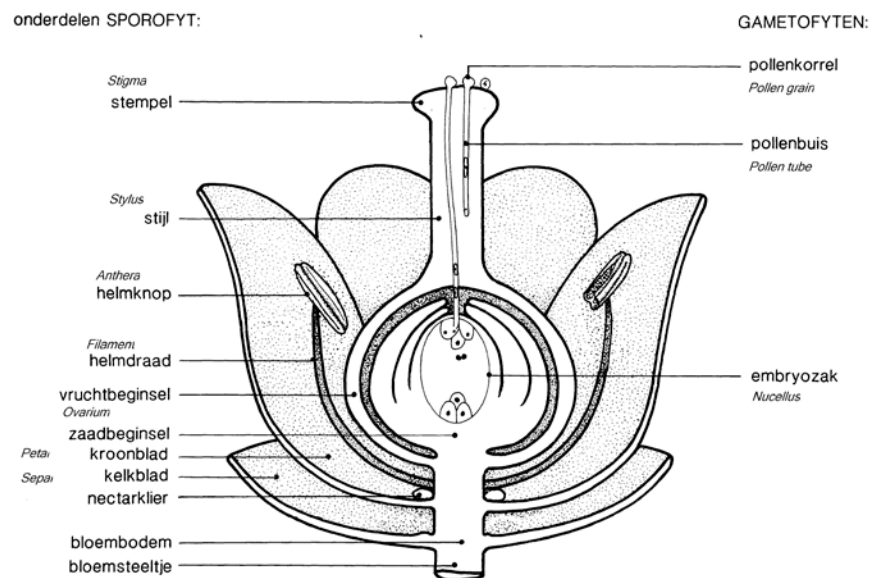


Figuur 1.6. Overzicht mitose en meiose (Bron: <http://atlasgeneticsoncology.org/Educ/Images/1MeioseEng.GIF>, 12 december '08)

1.3 Vorming van gameten bij hogere planten

Er wordt onderscheid gemaakt tussen de vorming van eicellen (oögenese) en de vorming van zaadcellen (spermatogenese).

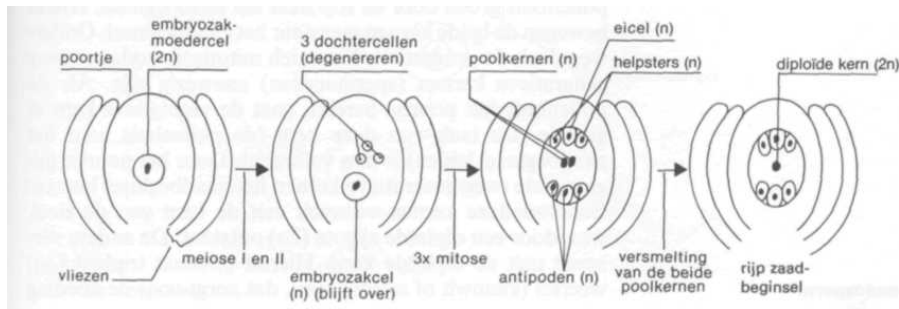
De vorming van gameten bij planten zal worden besproken aan de hand van de ontwikkeling van eicel en zaadcel bij de bedektzadige planten (Figuur 1.7).



Figuur 1.7. Delen van een bloem.

1.3.1 Vorming van de eicel in het zaadbeginsel

In het vruchtbeginsel komen jonge zaadbeginsels of zaadknoppen voor die uit kleincellig weefsel bestaan, dat nucellus wordt genoemd (Figuur 1.8). Het zaadbeginsel wordt omgeven door een of twee integumenten (zaadvliezen) waaruit later de zaadhuid zal ontstaan. Aan de top van het zaadbeginsel laten de integumenten een opening vrij, de micropyle (poortje), hetgeen belangrijk is voor de bevruchting.

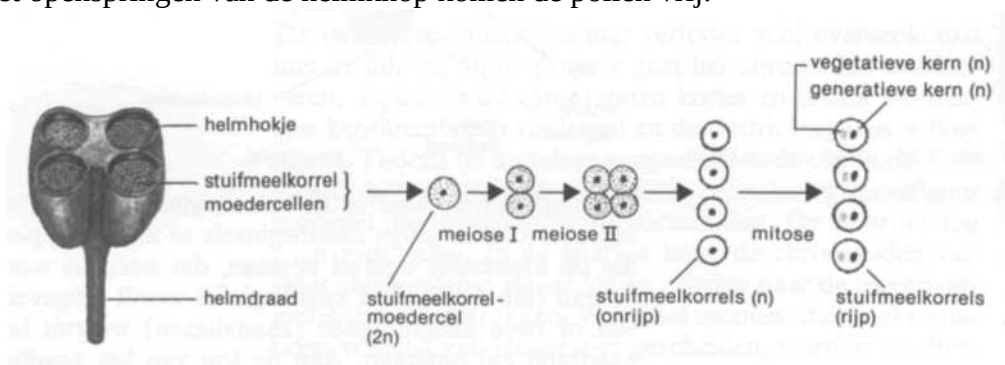


Figuur 1.8. Schematisch overzicht van de ontwikkeling van een zaadbeginsel bij bedektzadigen (Bron: Biemans et al., 2000).

In een zaadbeginsel ontwikkelt zich de embryozak-moeder cel. Na de meiose ontstaan hieruit vier haploïde cellen waarvan drie degenereren. De overgebleven cel, die embryozakcel wordt genoemd, neemt in volume toe. De kern van deze cel deelt zich mitotisch, waardoor twee haploïde kernen ontstaan. Deze delen zich opnieuw, waarna de dochterkernen zich nog een keer delen. Op deze manier ontstaan in de embryozakcel acht haploïde kernen. Deze gaan zich op specifieke wijze rangschikken. De eicel met aan weerszijden de twee synergiden (helpsters) rangschikken zich aan de zijde van het poortje. De drie antipoden gaan naar de andere zijde. In het midden van de embryozak versmelten de twee poolkernen tot een diploïde kern. Het zaadbeginsel is nu rijp voor de bevruchting.

1.3.2 Vorming van stuifmeelkorrels (zaadcellen)

In de helmhokjes van de anthere (helmknop) komen stuifmeelkorrel-moeder cellen voor (Figuur 1.9). Hieruit ontstaan na meiose stuifmeelkorrels (pollen). Uit een stuifmeelkorrelmoeder cel ontstaan vier stuifmeelkorrels, elk met een dikke celwand. Na de meiose II volgt een deling van de kern. Hierdoor ontstaan in iedere stuifmeelkorrel twee haploïde kernen: een vegetatieve kern en een generatieve kern, ook wel spermacel genoemd. Na het openspringen van de helmknop komen de pollen vrij.



Figuur 1.9. Schematisch overzicht van de ontwikkeling van stuifmeelkorrels (Bron: Biemans et al., 2000).

2. Wetten van Mendel

2.1 Inleiding

De genetica of erfelijkheids leer onderzoekt de overdracht van informatie van de ene cel op de andere cel en van de ene generatie op de andere generatie.

De verbinding tussen de generaties wordt gevormd door de geslachtscellen of gameten. Het nieuwe organisme dat uit de bevruchte eicel (zygote) ontstaat, krijgt iets mee dat in staat is het zaad te doen uitgroeien tot een individu met dezelfde eigenschappen als de ouder, maar ook met andere eigenschappen. Hoe gaat deze overdracht van eigenschappen te werk, wat wordt er mee gegeven en hoe is dat georganiseerd? Van oudsher beseften men dat kruisingsexperimenten gebruikt kunnen worden om deze vraag op te lossen. Maar men kruiste planten, die in te veel eigenschappen verschilden. In de nakomelingschap vond men dan een mengsel van allerlei kenmerken van de ouders, waar geen touw aan was vast te knopen.

Zeer belangrijk voor de ontwikkeling van de genetica was het werk van de monnik Gregor Mendel, die in de kloostertuin in Brno (Hongarije) allerlei kruisingsexperimenten uitvoerde met erwten (*Pisum sativum*). Zijn werk was mede succesvol omdat hij slechts één of enkele kenmerken onderzocht. Zijn experimenten hebben geleid tot de ontdekking van bepaalde wetmatigheden bij de overerving: de zogenaamde wetten van Mendel.

Pas 35 jaar na publicatie van zijn ontdekkingen, rond 1900, werd het belang van zijn werk gezien en werden zijn wetten 'herontdekt' door de Nederlander De Vries, de Duitser Correns en de Oostenrijker Tschermak. Mendel zelf heeft nooit chromosomen gezien. Naar aanleiding van zijn erwten kruisingen heeft hij door scherp te redeneren een aantal wetten geformuleerd, die later algemeen bij planten, dieren en mens geldig bleken.

Mendels succes is voornamelijk te danken aan de volgende punten:

- 1) Mendel koos kenmerkenparen waarop de uitwendige omstandigheden maar weinig vat hebben, en waar de erfelijke aanleg maakt, dat het ene type optreedt of het andere.
- 2) In plaats van planten te kruisen die in zo veel mogelijk eigenschappen verschilden, gebruikte hij planten die in maar één of twee eigenschappen verschilden. Hij isoleerde zo één bepaald aspect van het uiterlijk, van het *fenotype*. Mendel's eerste stap was dus om het fenotype dat in feite één geheel is, op te delen in afzonderlijke eigenschappen. Met behulp van deze min of meer kunstmatige opsplitsing van de verschijningsvorm kon hij toen bewijzen dat de erfelijkheidssubstantie, het *genotype*, was opgebouwd uit afzonderlijke eenheden, de *genen*. De genen bewaren na kruising hun zelfstandigheid en worden onveranderd overgedragen op de nakomelingen.

Hij werkte met zeven (*monogene* !!!) alternatieve kenmerkenparen:

- | | |
|---------------------------|----------------------------|
| a. lengte van de stengel: | lang of kort |
| b. zaadkleur: | geel of groen |
| c. zaadvorm: | glad of gerimpeld |
| d. bloemkleur: | wit of violet |
| e. bloempositie: | in bladoksels of terminaal |
| f. peulvorm: | glad of ingesnoerd |
| g. peulkleur: | geel of groen |

- 3) Hij berekende exact de verhoudingsgetallen in elke generatie. Misschien realiseerde hij zich wel dat de resultaten duidelijker zouden worden als hij met grotere getallen ging werken.
- 4) Ook nam hij allerlei voorzorgsmaatregelen om ongewenste bestuiving te voorkomen.

2.2 Monohybride kruisingen

2.2.1 F₁

Mendel kruiste raszuivere lange erwtenplanten (lange stengel) met raszuivere korte erwten planten (korte stengel):

P ₁ (♀)	x	P ₂ (♂)	(P-generatie; parentes = ouders)
Laag		hoog	
↓			
F ₁ = 100% hoog			(F ₁ -generatie; filius = zoon)

Bovendien voerde hij de *reciproke* kruising uit:

P₁ (♀ hoog) x P₂ (♂ laag) en vond hetzelfde resultaat.

Mendel noemde lang *dominant* over kort, kort *recessief* ten opzichte van lang. Naar aanleiding van bovengenoemd kruisingsresultaat, werd de eerste wet geformuleerd:

1) de F₁ is gelijk aan het dominante oudertype (**dominantiewet**).

Voor het uitvoeren van de kruisbestuivingen, werden de bestoven bloemen tijdig geëmasculeerd (emasculatie = castratie = verwijderen van de meeldraden). Tevens blijkt dat bij een kruising als boven, waarbij de reciproke kruising achterwege wordt gelaten, het verstandig is het recessieve type als moeder te nemen. Immers, zelfbevruchting door onzorgvuldig emasculeren wordt dan direct opgemerkt.

2.2.2 F₂ (zelfbestuiving van de F₁)

Na zelfbestuiving van de bovenbesproken hoge F₁-planten, oogstte Mendel voor elke plant apart het verkregen zaad en zaaide dit op afzonderlijke veldjes uit. Alle planten die op zo'n veldje uitgroeiden, waren afkomstig van een en dezelfde F₁-plant en kunnen de F₂-lijn worden genoemd. Mendel concludeerde dat elke F₁-plant twee zuivere typen van gameten zou moeten vormen: gameten met de aanleg H voor lang en gameten met de aanleg h voor kort. Uit tellingen bleek dat in iedere F₂-lijn ongeveer ¼ van de planten kort en ¾ lang waren. Toen de hier genoemde verhouding 3:1 ook voor andere kenmerken gevonden werd, kwam Mendel tot de volgende uitleg. Een korte plant ontstaat alleen als hij zowel via de eicel als via de pollenkorrel de aanleg voor kort ontvangt.

Het telkens weer ¼ van het recessieve type in iedere F₂-lijn moet berusten op twee voorwaarden:

- a) De F_1 -plant produceert voor de helft eicellen met de aanleg H voor lang en voor de helft eicellen met de aanleg h voor kort. Ook produceren ze voor de helft pollenkorrels met de aanleg H voor lang en voor de helft pollenkorrels met de aanleg h voor kort.
- b) De twee typen eicellen combineren met de twee typen pollenkorrels volgens toeval.

Dat aan beide voorwaarden voldaan moet zijn, blijkt uit het hierna gegeven combinatieschema van de gameten (tabel 2.1). De pollen zijn de mannelijke gameten en de eicellen zijn de vrouwelijke gameten.

Tabel 2.1. Resultaten van kruising van F_1 -planten

$\frac{\text{♂}}{\text{♀}}$	H	h
H	HH	Hh
h	Hh	hh

Men spreekt van een *homozygoot* of zuiver genotype als een individu de erfelijke aanleg voor lang (HH) of voor kort (hh) in tweevoud bezit; met andere woorden een homozygoot is een zygooot die van beide ouders dezelfde aanleg ontving. Bezit een individu de erfelijke aanleg lang en kort beide (Hh), dan noemen we dat *heterozygoot*. Een heterozygoot is dus een zygooot die van beide ouders een verschillende aanleg ontving.

Met behulp van het besproken combinatieschema van de gameten formuleerde Mendel zijn tweede wet:

2) Bij zelfbestuiving van de F_1 ontstaat er een F_2 , waarin een splitsing is opgetreden: $\frac{3}{4}$ van de planten heeft de eigenschap van de ene ouder en $\frac{1}{4}$ van de andere ouder (*splitsingswet*).

Hieraan ligt ten grondslag dat een bastaard nakomeling Hh gameten voortbrengt met de aanleg H en h volgens de verhouding 1: 1. Mendel was nog niet bekend met chromosomen. Tegenwoordig weten we dat genetische informatie wordt overgedragen door chromosomen. De informatie voor een kenmerk die aanwezig is in een chromosoom, wordt *gen* genoemd. De plaats in het chromosoom waar dit gen voorkomt, noemt met de *locus*. De vorm waarin een bepaald gen zich manifesteert in het DNA van een chromosoom, wordt *allel* genoemd.

Vaak is een eigenschap het resultaat van de aanwezigheid van meerdere genen. Een bepaald gen kan niets doen als de omgeving van het gen de productie van het genproduct niet toestaat. Een genproduct is meestal een eiwit. Een eiwit kan gebruikt worden om een enzym van te maken. Daar is op zich al een enzym voor nodig. Een enzym kan alleen maar een substraat omzetten in een product en wel maar één stap per enzym. Ook kan een eiwit functioneren als een ‘trigger’ om een bepaalde reactie aan de gang te zetten. Als je dit tot je door laat dringen dan wordt het al wat moeilijker voor te stellen dat er een gen is dat bijv. ‘vroegheid’ of ‘resistentie’ heeft. En als dat al mogelijk is dan moet de omgeving, de rest van de genetische code maar ook het cytoplasma en de energievoorziening van de cel, er aan meewerken dat het effect van dat enzym zichtbaar wordt.

In diploïde ($2n$), somatische cellen komt elk chromosoom in tweevoud voor. In een diploïde cel komt voor een bepaald gen steeds twee allelen voor: één allel op het ene chromosoom en één allel op het andere chromosoom. De eerste diploïde cel van een organisme, de zygoote,

ontstaat na versmelting van een vrouwelijke met een mannelijke gameet. Mannelijke en vrouwelijke gameten ontstaan door meiose (zie paragraaf 2.2). In de meiose I (de reductiedeling) verdelen de homologe chromosomen zich over beide dochtercellen. In de daaropvolgende meiose II verdelen de chromatiden van de afzonderlijke chromosomen zich over de (haploïde, n) dochtercellen. Een heterozygote ouderplant Hh produceert daarom 50% gameten met het dominante allel H en 50% gameten met het recessieve allel h.

3.2.3 F₃ (zelfbestuiving van de F₂)

Mendel realiseerde zich dat van de planten van het dominante fenotype in de F₂ (ziet er genotypisch uit als 1/4 HH, 2/4 Hh, 1/4 hh) 1/3 gedeelte homozygoot dominant moet zijn en 2/3 heterozygoot dominant. Deze twee genotypen zijn op grond van hun fenotypen niet te onderscheiden, maar volgens Mendel moesten ze wel te onderscheiden zijn op grond van hun nakomelingen. HH planten (homozygoot) zullen alleen maar lange nakomelingen geven. De HH planten zijn namelijk zaadvast (ze vormen één type gameten; ouders en nakomelingen zijn gelijk), dit in tegenstelling tot Hh planten die niet zaadvast zijn; een aantal van hun nakomelingen heeft andere eigenschappen dan zij zelf hadden. De heterozygote dominante individuen zullen in hun nakomelingschap weer splitsing vertonen in de verhouding 3 : 1.

Mendel oogstte zaad van 100 lange F₂ planten (dat zaad is dus de F₃) in aparte zakjes. De inhoud van deze 100 zakjes zaaide hij in 100 verschillende rijen uit en zo kreeg hij dus 100 F₃ lijnen. Hij vond bij 28 lijnen (ongeveer 1/3) alleen lange planten en bij 72 lijnen (ongeveer 2/3) lange en korte planten. De 28 lijnen die alleen uit lange planten bestonden, leverden later alleen maar lange nakomelingen.

2.2.4 De terugkruisingstoets

Bij de terugkruisingstoets, wordt de F₁ teruggekruist met het recessieve oudertype.

F (♀) Hh	x	P ₁ (♂) hh
lang		kort

De nakomelingschap is 1/2 lang (Hh) en 1/2 kort (hh). Dit kan gemakkelijk afgeleid worden uit een combinatieschema van gameten. Immers er worden voor de helft eicellen gevormd van het type H en voor de helft eicellen van het type h. Deze beide combineren met de pollenkorrels (alleen van het type genotype h) volgens toeval. Toen deze en ook de reciproke kruising door Mendel uitgevoerd werd, bleken inderdaad de verwachte verhoudingsgetallen op te treden.

2.2.5 Intermediaire erfelijkheid en subdominantie

Er wordt gesproken over intermediaire erfelijkheid als het fenotype tussen dat van beide ouders ligt. Bij leeuwenbekjes (*Antirrhinum spp.*) wordt de bloemkleur bepaald door de allelen voor de kleur rood en wit, resp. A_R en A_W. Indien planten met rode bloemen worden gekruist met witbloeiende planten, dan verschijnen in de F₁ roze bloemen.

$$\begin{array}{c}
 P_1 (\text{♀}) A_R A_R \times P_2 (\text{♂}) A_W A_W \\
 \text{Rood} \qquad \qquad \text{Wit} \\
 \downarrow \\
 F_1 = 100 \% A_R A_W \\
 \text{Roze}
 \end{array}$$

De F_1 kan zuiver in het midden liggen, maar ze ligt in veel gevallen dicht bij één van de oudertypen, en soms zelfs heel dicht bij de ene ouder. We spreken dan van subdominantie.

2.3 Dihybride kruisingen

Indien twee verschillende genen worden getoetst bij een kruising, spreekt men van een dihybride kruising en bij drie genen van een trihybride kruising.

2.3.1 Onafhankelijke overerving

Indien bij een toetskruising de genen in verschillende chromosomen voorkomen, spreekt men van *onafhankelijke* overerving.

Pas toen Mendel wist hoe één factor overerft, ging hij op twee kenmerken tegelijk letten. Zo bestudeerde hij de overerving van zaadkleur (GG = geel, gg = groen) tegelijkertijd met die van zaadvorm (rond = RR, gerimpeld = rr).

Hij voerde de volgende kruising uit:

P ₁ (♀) GGRR x	P ₂ (♂) ggrr
geel rond	groen gerimpeld
↓	
F ₁ = 100% GgRr	
geel rond	

Na zelfbevruchting van een F₁ plant (GgRr) werden in de F₂ (dat zijn dus de zaden op de F₁ plant) de volgende resultaten gevonden (tussen haakjes de verhoudingsgetallen):

315 (9) zaden geel rond
101 (3) zaden geel gerimpeld
108 (3) zaden groen rond
32 (1) zaden groen gerimpeld

of wel:
416 (3) gele zaden
130 (1) groene zaden

of wel:
423 (3) ronde zaden
133 (1) gerimpelde zaden

Voor zowel de uitsplitsing geel/ groen als voor de uitsplitsing rond/ gerimpeld zien we telkens de splitsingsverhouding 3:1 optreden. Voor wat betreft de 9 : 3 : 3 : 1 verhouding geldt het volgende. In de lichaamscellen komen de genen steeds in tweevoud (2n) voor, in de geslachtscellen slechts in enkelvoud (n). In de geslachtscellen van de F₁ kunnen daarom de volgende vier combinaties voorkomen: GR, Gr, gR en gr. Bij onafhankelijke overerving komen ze ieder in een gelijk aantal voor, zowel bij de eicellen als bij de stuifmeelkorrels. Het combinatieschema van de gameten voor een zelfbestuiving van de F₁ ziet er als volgt uit (tabel 2.2):

Tabel 2.2. Resultaten dihybride kruising bij de erwt.

♀ \ ♂	$\frac{1}{4}$ GR	$\frac{1}{4}$ Gr	$\frac{1}{4}$ gR	$\frac{1}{4}$ gr
$\frac{1}{4}$ GR	1/16 GGRR	1/16 GGRr	1/16 GgRR	1/16 GgRr
$\frac{1}{4}$ Gr	1/16 GGRr	1/16 GGrr	1/16 GgRr	1/16 Ggrr
$\frac{1}{4}$ gR	1/16 GgRR	1/16 GgRr	1/16 ggRR	1/16 ggRr
$\frac{1}{4}$ gr	1/16 GgRr	1/16 Ggrr	1/16 ggRr	1/16 ggrr

Als de verhoudingsgetallen van alle gelijke fenotypen bij elkaar opgeteld worden, krijgen we het volgende resultaat:

Tabel 2.3. Resultaten fenotypen dihybride kruising bij de erwt.

Fenotype	Genotype
9/16 geel rond	G.R.
3/16 geel gerimpeld	G.r.
3/16 groen rond	ggR.
1/16 groen gerimpeld	ggrr

2.3.2 Overerving van gekoppelde genen

Tot nu toe zijn slechts gevallen aan de orde geweest, waarbij de betrokken loci op verschillende chromosomen liggen. Het is echter ook mogelijk dat twee loci A/a en B/b op één en dezelfde chromosoom liggen en op dat chromosoom niet te ver van elkaar verwijderd. We spreken dan van *koppeling*.

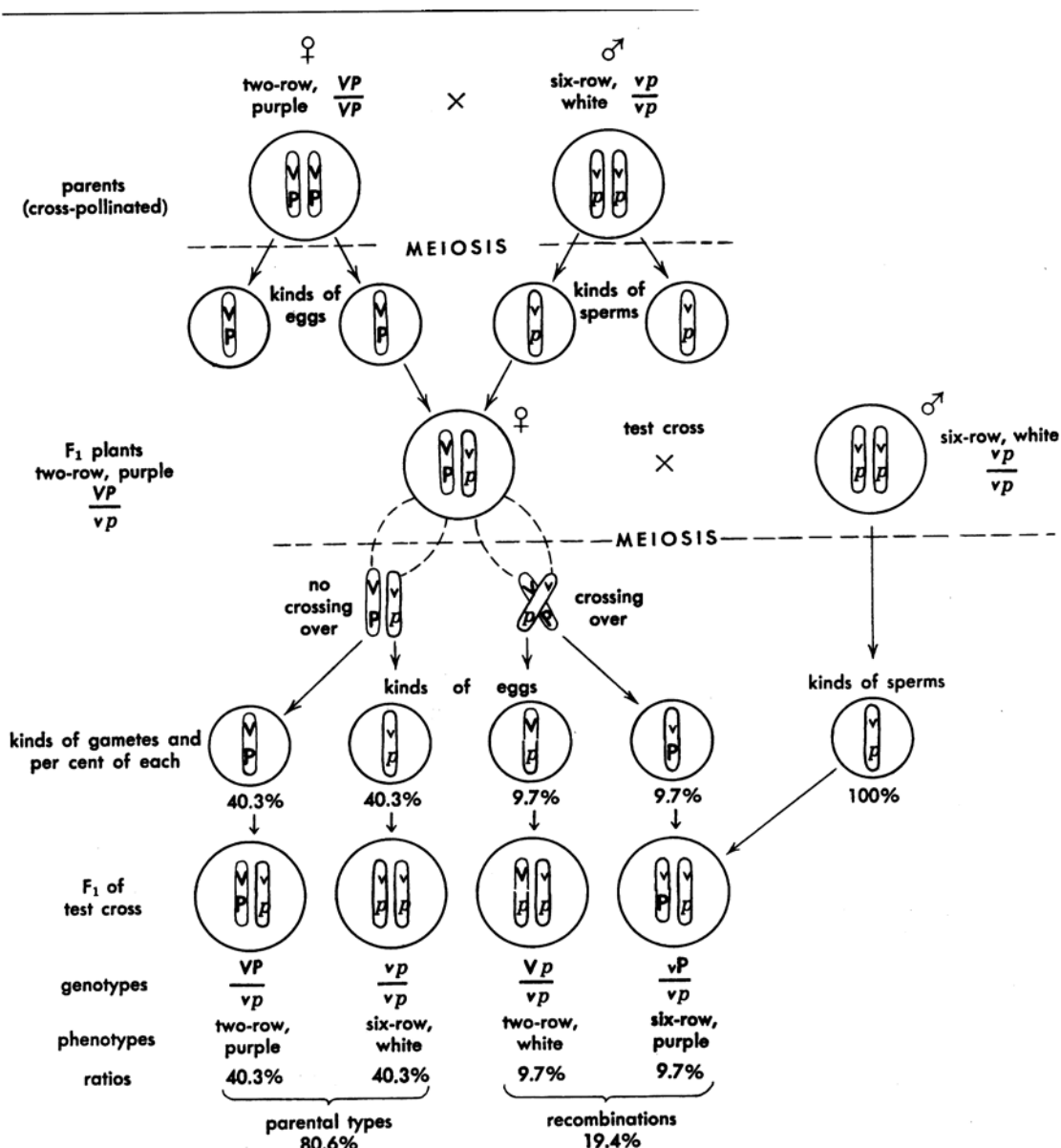
Tijdens de meiose worden de chromosomen verdeeld en een chromosoom komt in zijn geheel terecht in één van de geslachtcellen. Alle genen, die op dat chromosoom liggen komen dan dus ook als groep (*koppelingsgroep*) terecht in één van de geslachtcellen. Het aantal koppelingsgroepen is gelijk aan het aantal chromosomen in een haploïde cel.

Als genen van één chromosoom altijd gezamenlijk over erven, zouden er nooit nieuwe combinaties tussen genen van dezelfde koppelingsgroep ontstaan. Gelukkig is dat niet zo, want tijdens het begin van de meiose liggen de chromosomenparen vaak over elkaar of om elkaar heen gedraaid (zie figuur 1.4). Op de aanrakingspunten breken de chromosomen nog al eens. Daarna kan een stuk van de ene chromatide vastgroeien aan een stuk van de andere. Door deze zogenaamde *crossing-over* ontstaan daardoor andere allelencombinaties.

Ter illustratie een voorbeeld van een kruising tussen 2-rijige gerst met paarse lemma (schutblad) en 6-rijige gerst met witte lemma. 2 rijig is dominant over 6-rijig en een paarse lemma is dominant over een witte lemma.

P 2-rijig, paars x 6-rijig, wit
 VVPP x vvpp
 ↓
 F₁ VvPp

De F₁- plant ontving de dominante gekoppelde genen (VP) van de moederplant en de recessieve gekoppelde genen (vp) van de vaderplant (zie figuur 2.1).



Figuur 2.1. De verdeling van gekoppelde genen. Een gerstlijn met dominante gekoppelde eigenschappen 2-rijig en paarse lemma is gekruist met een gerstlijn met de recessieve eigenschappen 6-rijig en witte lemma. De heterozygote F₁ is gekruist met een 6-rijige lijn met witte lemma. De hybride vormt 4 typen gameten. Twee typen zijn recombinaties van de gekoppelde genen (Vp en vP), ontstaan door uitwisseling van chromosoomdelen gedurende

de meiose. Door deze *crossing over* kunnen gekoppelde genen recombineren (Bron: Sleper en Poehlman, 2006).

In 80,6 % van de F_1 gameten, komen de gekoppelde genen in dezelfde combinatie voor als die van de ouders (40,3% VP en 40,3% vp). In 19,6% van de gameten komen de genen in nieuwe combinaties voor (9,7% Vp en 9,7% vP). Dit laatste is het resultaat van crossing over tijdens de meiose. Door breuk en herstel van de chromatiden wordt erfelijke informatie uitgewisseld. Hoe vaak zo'n recombinatie voorkomt hangt af van de kans op een crossing over tussen a en B.

Het optreden van *chiasmata*, een kruisgewijze ligging van chromatiden, waarbij stukken van erfelijk materiaal kunnen worden uitgewisseld is bevestigd door microscopisch onderzoek aan chromosomen. Het is een algemeen verschijnsel dat zowel bij planten als bij dieren kan voorkomen. De crossing over werkt zeer precies. Breuk en herstel vinden altijd plaats op exact homologe plaatsen. Er worden wel genen uitgewisseld, maar genen gaan nooit verloren.

Hoe vaak komt crossing over voor? Als 2 genen A en B vlak naast elkaar liggen zal de kans klein zijn dat juist deze 2 genen crossing over plaats vindt. Het recombinatie percentage zal dan ook klein zijn. Naarmate de afstand tussen de genen toeneemt wordt de kans op crossing over groter. Genen en dus ook afstanden tussen genen zijn niet waarneembaar. Recombinatie percentages zijn echter wel meetbaar, zij volgen uit de resultaten van kruisingsproeven. Deze recombinatie percentages worden daarom in de praktijk gebruikt om de afstand tot de genen te onderzoeken.

Stel dat van de drie genen van eenzelfde chromosoom (A, B en C) bekend is dat de volgende recombinatie percentages als gevolg van 'crossing-over' gelden:

Tussen gen A en gen B: 5%

Tussen gen A en gen C: 3%

Tussen gen B en gen C: 2%

Dan geldt dat de volgorde op het betrokken chromosoom is: A – C – B.

Verder is de afstand tussen A en C groter dan tussen C en B.

2.3.2 Three point test

Het recombinatie-percentage of de recombinanten fractie geeft ons informatie over de relatieve afstand tussen twee loci. Willen we naast de relatieve afstand ook nog de volgorde bepalen op een bepaald chromosoom, dan moeten we met drie gekoppelde loci werken. Ook nu maken we gebruik van het terugkruisen met het recessieve genotype. We kruisen dus een triheterozygote plant AaBbCc met aabbcc. Weten we niets over eventuele koppeling van de drie eigenschappen waar we op letten, dan kunnen zich vier situaties voordoen:

1. ze liggen op drie verschillende chromosomen;
2. twee van de drie loci zijn gekoppeld;
3. de drie loci liggen op één chromosoom;
4. de drie loci liggen op één chromosoom, echter zeer dicht bij elkaar.

Tabel 2.4. De aantallen nakomelingen in de 4 situaties.

Fenotype	1	2	3	4
ABC	100	150	300	400
ABc	100	150	10	0
AbC	100	50	50	0
Abc	100	50	40	0
aBC	100	50	40	0
aBc	100	50	50	0
abC	100	150	10	0
abc	100	150	300	400
	800	800	800	800

- Ad.1. Bij ongekoppelde loci vinden we altijd een 1:1:1:1:1:1:1:1 verhouding zoals aangegeven.
- Ad.2. Twee van de drie loci zijn gekoppeld. (Welke? In de *koppelings-* of in *afstotingsfase*? Wat is het recombinatiepercentage?)
- Ad.3. De meest frequente gameten ABC en abc zijn de oudergameten. De minst frequente zijn de double-cross-overs.
De volgorde van de loci met A, B of C in het midden is een kwestie van proberen. Na dubbele overkruising zijn in dit geval de gameten ABc en abC ontstaan. We concluderen dat het locus C/c in het midden ligt.
- Ad.4. Absolute koppeling in koppelingsfase van de drie loci.

Analyse van de derde situatie (kolom 3) levert:

Oudertypen ABC en abc: $(300 + 300) / 800 \times 100\% = 75\%$ geen overkruising.

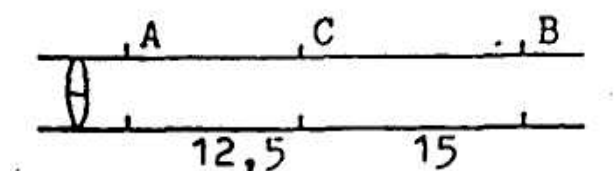
Crossing over tussen A en B bij AbC, Abc, aBC en aBc: $(50 + 40 + 40 + 50) / 800 = 22,5\%$

Crossing over tussen B en C bij ABc, aBc, AbC en abC: $(10 + 50 + 50 + 10) / 800 = 15\%$

Crossing over tussen A en C bij ABC, Abc, aBC en abC: $(10 + 40 + 40 + 10) / 800 = 12,5\%$

Dubbele crossing over bij ABc en abC: $(10 + 10) / 800 = 2,5\%$

Dit levert de volgende genenkaart op (figuur 2.2):



Figuur 2.2 Genenkaart rekenvoorbeeld.

N.B. Het recombinatiepercentage tussen A en B bedraagt 22,5% (Ga dit na!) Dit is lager dan $12,5 + 15 = 27,5\%$. Dit wordt veroorzaakt door dubbele overkruising ($2 \times 2,5\%$). Bij dubbele overkruising wordt namelijk de enkele overkruising tussen A en B opgeheven. Alleen het tussenstuk wordt verwisseld (C voor c).

Met behulp van het nodige kruisingswerk kan zo de ligging van tientallen genen op een chromosoom worden vastgesteld. Van een aantal belangrijke cultuurgewassen is het genoom in kaart gebracht.

2.4 Schijnbare afwijkingen van de wetten van Mendel

Soms worden bij zelfbevruchting van een bastaard (Aa of AaBb) afwijkingen gevonden van de normale verhoudingen volgens Mendel.

De oorzaken die hieraan ten grondslag kunnen liggen, worden in de volgende paragrafen besproken.

2.4.1 Certatie

Het gebeurt vaak dat twee typen pollenkorrels, bijvoorbeeld H en h (aanleg voor resp. hoge en lage planten) met verschillende snelheid door de stijl groeien. Als de snelgroeierende de H pollenkorrel is, dan zal bijvoorbeeld bij zelfbevruchting van Hh planten, meer dan $\frac{3}{4}$ van de nakomelingen hoog zijn. Dit verschijnsel heet *certatie* (= wedstrijd). Het certatie-effect wordt nog duidelijker als men Hh planten op twee verschillende wijzen met hh terugkruist.

- a. Bij $F_1(\text{♀}) \text{ Hh} \times P_2(\text{♂}) \text{ hh}$
 hoog laag
Nakomelingschap 1/2 hoog (Hh) en 1/2 laag (hh), ook in geval van certatie.
- b. Bij $P_1(\text{♀}) \text{ hh} \times F_1(\text{♂}) \text{ Hh}$
 laag hoog
Nakomelingschap ongelijk aan 1/2 hoog (Hh) en 1/2 laag (hh) in geval van certatie.

2.4.2 Pleiotropie

We spreken van *pleiotropie* (= veel veranderen) als een genenpaar meerdere, op het eerste gezicht niet met elkaar samenhangende kenmerken beïnvloedt. Een voorbeeld van pleiotropie komt tot uiting bij de boon 'Wagenaar'. Van dit ras is het bekend dat het bijzonder dradige bonen op kan leveren wat veroorzaakt wordt door sklerenchymvezels. Deze vezels treden ook op in bladstelen en nerven en zodoende zien planten van dit ras er in de regel veel steviger uit dan van andere rassen. Het blijkt echter niet mogelijk stevige planten te krijgen met draadlose bonen!

Omdat het over 2 verschillende kenmerken gaat, zou men kunnen aannemen dat het om 2 genen gaat (dradigheid en stevigheid). Dat zij steeds gecombineerd voorkomen is eventueel ook te verklaren door koppeling. Deze interpretatie is dus onjuist. Het gaat om slechts 1 gen, namelijk het gen voor aanleg van sklerenchymvezels.

Een ander voorbeeld, het 'uzu' gen in gerst in recessieve vorm leidt tot een kortere stengel, kleinere zaden en een rechtopstaand vlagblad.

2.4.3 Interactie van genenparen (epistasie)

Eerder werd uitgelegd hoe, indien sprake is van twee genenparen (kenmerkparen) die liggen in twee verschillende chromosomenparen, in de F_2 een uitsplitsing kan ontstaan van 9:3:3:1 (dus vier verschillende fenotypen). Vaak gebruikt men in dit verband het hier weergegeven zogenaamde F_2 -fenotypen combinatieschema (tabel 2.5).

Tabel 2.5. F_2 -fenotypen combinatieschema.

Genen paren	A/a	
B/b	¾ A.	¼ aa
¾ B.	9/16 A.B.	3/16 aaB.
¼ bb	3/16 A.bb	1/16 aabb

	A.	aa
B.	9	3
bb	3	1

De uitsplitsingsverhouding 9 : 3 : 3 : 1 zal echter niet optreden indien er sprake is van interactie van genenparen. Als twee verschillende genenparen samen betrekking hebben op hetzelfde kenmerk wordt gesproken van *epistasie*. Door de interactie tussen de twee genenparen zal een afwijking van de 9 : 3 : 3 : 1 verhouding worden geconstateerd. Voorbeelden van epistasie zijn (zie figuur 2.3):

1) Als voorbeeld kan A staan voor een gen dat een zwarte kleurstof produceert en B voor een gen verantwoordelijk voor een gele kleurstof. Als de zwarte kleurstof aanwezig is, is het onmogelijk om te constateren of de gele kleurstof aanwezig is. De F_2 splitst dan uit in 12 (zwart) : 3 (geel) : 1 (kleurloos). Of wel 12 A. .., 3 aaB. en 1 aabb. (*dominante epistasie*)

2) Een ander voorbeeld is het geval dat anthocyaan, de stof die de kleur van de bloem bepaalt. De twee factoren die in het spel zijn, zijn de aanwezigheid van de kleurstof anthocyaan en de pH van het celvocht. De eigenschap 'anthocyaan aanwezig' (A) domineert over 'geen anthocyaan' (a); de eigenschap 'basisch celvocht' (B) over 'zuur celvocht' (b). Een bloem die anthocyaan bevat, is bleeklila als het celvocht zuur reageert en violet als het basisch is; een bloem zonder anthocyaan is altijd wit. De F_2 splitst dan uit in 9 (violet) : 3 (lila) : 4 (kleurloos).

Of wel 9 A.B., 3A.bb en 4 aa .. (*recessieve epistasie*)

3) Gerst met 2 dominante genen A en B blijkt resistent te zijn tegen sommige roest fysio's. De F_2 splitst dan uit in resistent (A.B.) en vatbaar (A.bb, aaB., aabb) in de verhouding 9 : 7. (*complementerende genen*)

4) De genen afzonderlijk veroorzaken hetzelfde effect en het effect wordt ook veroorzaakt door de genen gezamenlijk. Het herderstasje bijvoorbeeld, heeft driehoekig zaad als één van de genen in dominante vorm C of D aanwezig is of beide genen in dominante vorm CD aanwezig zijn. Als beide genen in recessieve vorm aanwezig is, heeft het zaad een ovale vorm. Of wel driehoekig zaad (C.dd, ccD., C.D.) en ovaal zaad (ccdd) in de verhouding 15: 1. (*duplicerende genen*)

5) Eén gen kan de expressie van een ander gen onderdrukken. Het dominante gen R voor een rode kleur van maïskorrels heeft geen effect in de aanwezigheid van het dominante onderdrukkende gen I. Of wel in de F₂ ontstaan rode (R.ii) en witte maïskorrels (R.I., rrI. en rrii) in de verhouding 13 : 3. (*onderdrukkende genen*)

6) De twee genen veroorzaken hetzelfde effect, maar de effecten zijn *additief* als beide genen aanwezig zijn. In gerst veroorzaken zowel A als B kafnaalden van gemiddelde lengte, terwijl de aanwezigheid van twee dominante genen zorgen voor lange kafnaalden. Of wel A.bb, aaB. gemiddelde kafnaalden, A.B. lange kafnaalden en aabb zonder kafnaalden in de verhouding 9: 6: 1. (*additieve genen*)

	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

(a) Complementary genes 9 : 7

	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

(b) Additive genes 9 : 6 : 1

	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

(c) Duplicate genes 15 : 1

	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

(d) Suppressor genes 13 : 3

	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

(e) Dominant epistasis 12 : 3 : 1

	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

(f) Recessive epistasis 9 : 3 : 4

Figuur 2.3. Afwijkingen van de Wetten van Mendel als gevolg van interactie tussen genenparen (epistasie). (Bron: Acquaah, G., 2007.)

2.4.4 Plasmatische erfelijkheid

Plasmatische vererving laat zich verklaren uit het feit dat er buiten de chromosomen in het plasma (bijvoorbeeld in plastiden en mitochondriën) DNA voorkomt. De in de chromosomen gelegen genen vormen het genotype, terwijl de in het plasma gelegen genetische determinanten het *plasmatype* bepalen. Voor beide samen gebruikt men de term *idiotype*. Bij de chromosomale erfelijkheid zijn reciproke kruisingen in het algemeen gelijk, afgezien van een aantal speciale gevallen. Bij de plasmatische erfelijkheid zijn de reciproke kruisingen in het algemeen verschillend, en de nakomelingen lijken het meest op de moeder. Dit laatste komt doordat, zowel bij hogere planten als dieren, de vrouwelijke gameet veel cytoplasma bevat, terwijl de mannelijke gameet geen of bijna geen plasma meebrengt bij de bevruchting.

2.4.5 Geslachtschromosomen

Het blijkt dat er één paar chromosomen bij de mens het geslacht bepaalt. Deze chromosomen noemen we de *geslachtschromosomen*. Bij de mens heeft de vrouw twee gelijke geslachtschromosomen, die *X-chromosomen* worden genoemd. De man heeft twee verschillende geslachtschromosomen. Een ervan is gelijk aan de X-chromosomen van de vrouw. Het andere chromosoom, dat herkenbaar is aan zijn afwijkende vorm of lengte, wordt *Y-chromosoom* genoemd.

Genen die op het X of Y-chromosoom liggen, heten geslachtsgekoppeld ("sex linked"). Bepaalde eigenschappen zijn dus ook geslachtsgekoppeld. Wanneer de geslachtsgekoppelde eigenschap gelocaliseerd is op een gedeelte van het X-chromosoom dat op het Y-chromosoom ontbreekt, komen die eigenschappen niet meer even frequent voor bij mannelijke en vrouwelijke planten.

Bij tweehuizige planten, planten die in een aparte mannelijke en vrouwelijke vorm voorkomen (bijvoorbeeld asperge, hennep), wordt het geslacht ook bepaald door geslachtschromosomen.

Bij eenhuizige planten (tweeslachtige planten met aparte mannelijke en vrouwelijke bloemen op een plant) en planten, waarin meeldraden en stampers in een bloem zitten, is geen sprake van geslachtschromosomen.

3. Polyploidie

De tot nu toe gehanteerde regels van erfelijkheid hebben alleen betrekking op diploïde organismen. Deze regels zijn dan ook niet algemeen toepasbaar op haploïde (o.a. bacteriën, schimmels en mossen) en polyploïde organismen. Veel cultuurgewassen zijn polyploïd. Het is veelal niet eenvoudig om bij uitsplitsingen in de nakomelingschappen aan te geven, of we te maken hebben met een polyploïde vererving (met weinig genen) of dat het een kwantitatieve vererving is (met veel genen).

3.1 Terminologie

Ploidie is een term die betrekking heeft op het aantal chromosoomstellen (= genomen) per cel. Een *genoom* omvat een voor elke soort specifiek aantal chromosomen, die als groep een functionele eenheid vormen. Deze chromosomen verschillen onderling in vorm, structuur en geneninhoud en elk type chromosoom komt in een genoom als regel slechts één keer voor. Zo'n genoom duiden we aan als het basisgenoom van een organisme. Het aantal chromosomen van zo'n basisgenoom krijgt het symbool x . Voor land- en tuinbouwgewassen ligt x in het algemeen tussen de 5 en 20.

Het aantal chromosomen in de geslachtscellen (= gameten) van een plant wordt aangeduid met n en noemen we het *haploïde* aantal. Bevruchting (versmelting van n vaderlijke + n moederlijke chromosomen) leidt tot een zygote met $2n$ chromosomen. Een plant bevat in haar *somatische cellen* (= lichaamscellen) dus $2n$ chromosomen, dat is het zogenaamde *somatische aantal* chromosomen. $3n$ is het symbool voor het aantal chromosomen in het endosperm.

Planten met $2n = x$ chromosomen (= *monoploïden*) komen in de natuur sporadisch voor. Ze bezitten wegens steriliteit geen 'fitness'. Kunnen zij zich niet vegetatief vermeerderen, dan verdwijnen zij, ofwel ondergaan een natuurlijke verdubbeling van het aantal chromosomen tot $2x$, zodat zij dan 'complete' gameten met x chromosomen kunnen vormen.

Planten met $2n = 2x$ chromosomen bezitten somatisch twee genomen en heten *diploïd*. Planten met $3x$ (*triploïd*), $4x$ (*tetraploïd*), $5x$ (*pentaploïd*), $6x$ (*hexaploïd*) etc. chromosomen, in één woord met een veelvoud van x dat groter is dan twee vallen onder de categorie *polyploïden*.

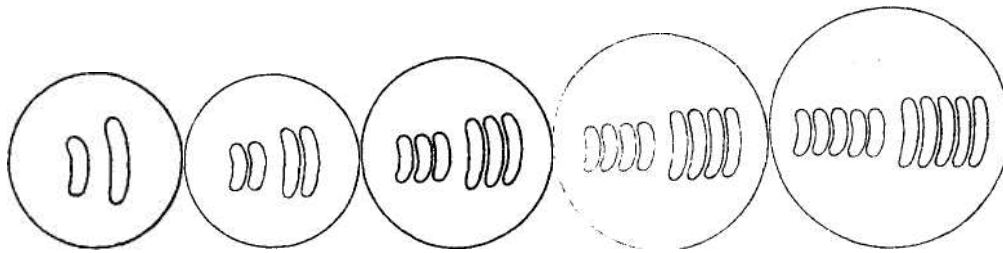
Voor planten met even veelvouden van x chromosomen ($2x$, $4x$, etc.) gebruiken we de verzamelnaam *orthoploïden*, voor die met oneven veelvouden (x , $3x$, $5x$, etc.) *anorthoploïden*. Orthoploïden kunnen evenwichtige gameten produceren ($n = x$, $2x$, $3x$, etc.), ook wel *euploïde* gameten genoemd. Anorthoploïden produceren in hoofdzaak *aneuploïde* gameten (aantal chromosomen in de gameten geen geheel veelvoud van x en daardoor variabel) en als ze nakomelingen produceren, zijn de meeste *aneuploïd*.

In de natuur ontstaan incidenteel planten uit onbevruchte gameten. Deze planten met het haploïde aantal ($=n$) chromosomen noemen we *haploïden*. We onderscheiden *monohaploïden* ($n = x$) ontstaan uit diploïde planten, *dihaploïden* ($n = 2x$) uit tetraploïde planten etc.

Een zeer belangrijke onderscheiding is die in *autoploïden* en *alloploïden*.

3.2 Autopolyploïden

Een *autopolloid* bezit twee of meer gelijksoortige (= *homologe*) chromosomen. Homologe chromosomen kunnen volledig paren tijdens de meiose. Homologe chromosomen bezitten wel dezelfde structuur en als regel eenzelfde genenvolgorde, maar een gen kan dominant zijn op het ene, doch recessief op een homoloog chromosoom. Bij autopolyploïden kunnen zelfs meer dan twee allelen per locus voorkomen. Figuur 3.1 geeft een reeks van autopolyploïden. In tabel 4.1 worden enkele voorbeelden gegeven van autopolloïde land- en tuinbouwgewassen.



Figuur 3.1 Een reeks autopolloïden met $x = 2$:

$2n = x$ (monopolloid)

$2n = 2x$ (diploïd)

$2n = 3x$ (triploïd)

$2n = 4x$ (tetraploïd)

$2n = 5x$ (pentaploïd)

$2n = 6x$ (hexaploïd)

Tabel 3.1. Autopolyploidie in land- en tuinbouwgewassen.

Gewas	$x =$	$2n =$					
		2x (wilde soort)	3x	4x	5x	6x	8x
Aardbei	7	+		+			+
Appel	17	+	+	+			
Aardappel	12	+		+			
Chrysant	9	+	+	+		+	
Freesia	11	+	+	+			
Iris	12	+	+	+		+	
Kropaar	7			+			
Lucerne	8			+			
Prei	8			+			
Radijs	18	+		+			
Roos	7	+	+	+	+	+	
Watermeloen	11		+				

3.2.1 Eigenschappen van autopolyploïden

Wanneer men autopolyploïden vergelijkt met hun diploïde uitgangsvormen, dan vallen aantal verschillen op, die op enkele uitzonderingen na, algemeen zijn:

- 1) Grotere cellen, die vaak leiden tot grotere organen, zoals zaden, vruchten (van belang voor bessen, fruit, e.d.), bloemen (van belang voor sierplanten), bladeren en stengels (belangrijk voor voedergewassen).
- 2) Dikkere bladeren met kleinere lengte-breedteverhouding. De bladeren zijn vaak donkerder groen en meer behaard.
- 3) Grotere huidmondjes en epidermiscellen, terwijl de sluitcellen van de huidmondjes meer chloroplasten bevatten. Deze laatste eigenschap wordt vaak benut als een middel om polyploïden van diploïden te onderscheiden (biet, aardappel, klaver, leeuwebek).
- 4) Soms grotere pollenkorrels met meer kiemporen dan diploïden.
- 5) Langzamere groei, latere en soms kortere en minder rijkere bloei dan diploïden.
- 6) De fertiliteit van autopolyploïden is vaak minder dan die van corresponderende diploïden, wat de zaadteelt in het algemeen bemoeilijkt, maar vooral een handicap is voor gewassen, die om de zaden worden geteeld.
- 7) Pollenbuizen van 4x-planten groeien vaak langzamer dan die van 2x-planten (certatie).

3.3.2 Ontstaan van autoploïden

Autopolyploïden kunnen zowel generatief als somatisch ontstaan:

a. Generatief:

Bij de reductiedeling (meiose I of meiose II) worden een enkele keer de twee anafasegroepen in een kern verenigd, zodat 2x-gameten ontstaan.

$$2x + x \rightarrow 3x \text{ zygote}$$

$$2x + 2x \rightarrow 4x \text{ zygote}$$

Er ontstaan zo dus auto-triploïden ($2n = 3x$) en/of autotetraploïden ($2n = 4x$) uit kruisingen tussen normale diploïde planten.

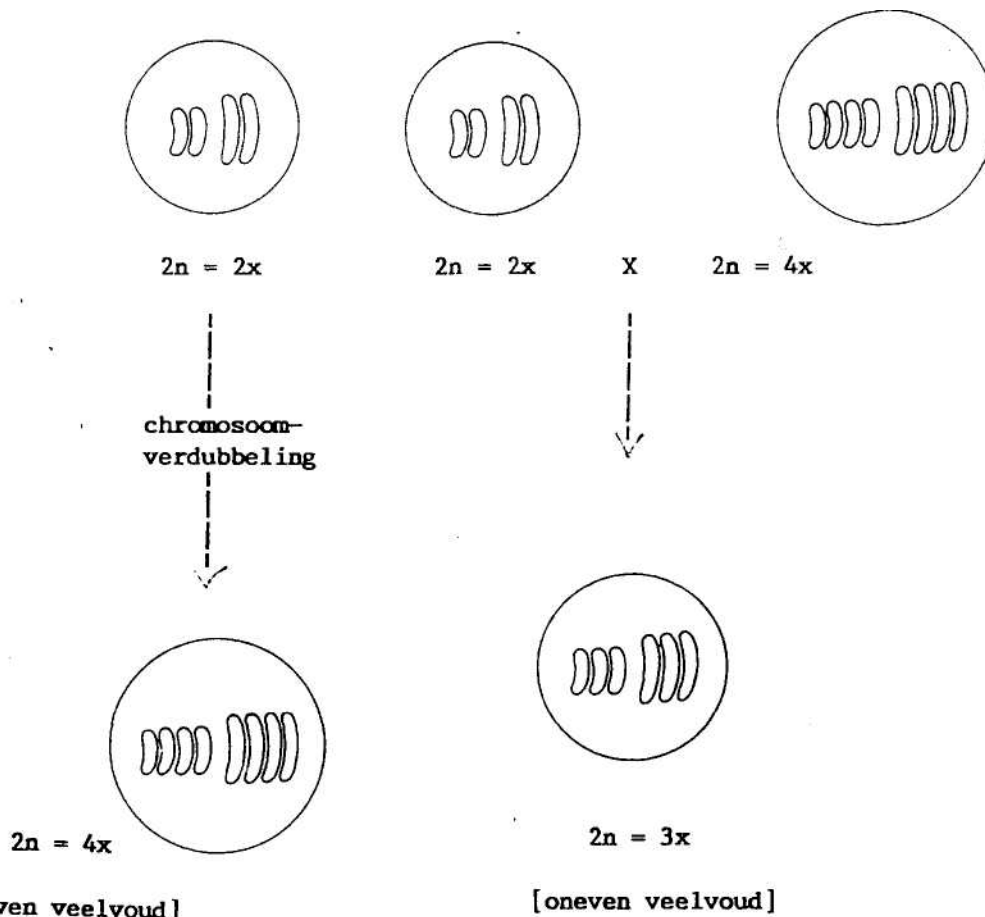
b. Somatisch:

Bij de mitose kunnen een enkele keer spontaan 4x-kernen ontstaan, die een 4x- weefsel opleveren. Meestal zullen dergelijke verdubbelde cellen verloren gaan, tenzij ze in een groeipunt ontstaan. Ze kunnen dan uitgroeien tot een polyploïde scheut of een scheut met polyploïde sectoren.

In de praktijk kan men kunstmatig verdubbeling van het chromosoomaantal verkrijgen door middel van een chemische behandeling van plantmateriaal. Meestal maakt men gebruik van

de stof *colchicine*, die is geëxtraheerd uit de herfsttijloos *Colchicum autumnale*, zelf wonderlijk genoeg een diploïd gewas. Colchicine is oplosbaar in water en geeft in oplossingen van 0,01-0,3 % de beste resultaten. Colchicine verhindert de anafasebeweging van de chromosomen omdat het invloed heeft op de werking van de spoelfiguur. Zaden, stekken of ander vegetatief materiaal worden in de colchicine-oplossing gelegd: vervolgens wordt het plantmateriaal afgespoeld en tot groei gebracht.

In figuur 3.2. is schematisch de te onderscheiden autopolyploïden naar ontstaanswijze weergegeven.



Figuur 3.2. Het ontstaan van een reeks autopolyploïden met $x = 2$

Het onderscheid in figuur 3.2 tussen het aanwezig zijn van een even aantal genomen t.o.v. een oneven aantal genomen wordt gemaakt, in verband met het gedrag in de meiose. De autoploïden met een oneven aantal genomen leveren steriele gameten. Immers er kan geen normale reductie van het aantal chromosomen (genomen) tot de helft plaatsvinden.

3.2.3 Vererving van autopolyploïden

De vererving van de tetraploïden(auto) t.o.v. de diploïden met volledige dominantie zijn hier in schema aangegeven naar fenotypen en genotypen (tabel 3.2)

Tabel 3.2 Vergelijking van de fenotypen en genotypen van een diploïd en tetraploïd.

diploïd		tetraploïd
A.	<i>fenotypen</i>	A...
aa		aaaa
AA	<i>genotypen</i>	AAAA quadriplex
Aa		AAAa triplex
aa		AAaa duplex
		Aaaa simplex
		aaaa nulliplex

Onze cultuuraardappel is een segmentalloploïd. Voor sommige eigenschappen reageert een aardappel als een autopolloïd en voor andere eigenschappen als een allopolloïd. In dat laatste geval kan een aardappel zich soms dan ook gedragen als een diploïd.

Bij de reductiedeling (meiose) worden de chromosomen door paring tot de helft teruggebracht. Bij polyploïden kunnen er meerdere combinaties mogelijk zijn van paring van chromosomen tot gametenvorming. Voor autotetraploïden wordt dit in tabel 3.3 uitgewerkt.

Tabel 3.3. De mogelijke gameten in vorm en aantal van autotetraploïden bij de mogelijke allelen A en a.

	<i>gametenfrequentie</i>		
<i>Genotype</i>	<i>AA</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>
AAAA	1	0	0
AAAa	1/2	1/2	0
AAaa	1/6	4/6	1/6
Aaaa	0	1/2	1/2
aaaa	0	0	1

Opdracht:

Ga na welke genotypen er ontstaan uit zelfbevruchting en uit kruisingen van tetraploïde genotypen:

- simplex x simplex
- duplex x triplex
- triplex x simplex
- quadriplex x nulliplex

Herhaalde zelfbevruchting is een snelle manier om te komen tot homozygote lijnen. Het mitotisch verdubbelen van het aantal chromosomen leidt nooit direct tot nieuwe rassen. Daarom is veredeling op tetraploïd niveau altijd nodig voor het verkrijgen van 'verdubbelde' rassen. Een diploïde zelfbevruchter, gebracht op tetraploïd niveau moet ook weer homozygoot worden afgewerkt. Als men 99 % homozygotie wil bereiken, dan kost dat bij de autotetraploïden 27 generaties, terwijl dat bij de diploïden na 7 generaties is bereikt (zie tabel 3.4).

Tabel 3.4. Verloop van de homozygotering op een locus A via herhaalde zelfbevruchting van een autotetraploïde plant met het genotype AAaa (= F₁) ter vergelijking van een diploïd met het genotype Aa.

	<i>Homozygotenfrequentie</i>	
	Autotetraploïd (AAAA + aaaa)	Diploïd (AA + aa)
F₁	0	0
F₂	0.0555	0.5
F₃	0.1944	0.75
F₄	0.3256	0.875
F₅	0.4375	0.9375

Het is mogelijk om bij de autopolyploïden een hogere graad van heterosis te bereiken dan bij de diploïden. Een gen met meerdere allelen (*multiple allelie*) kan meer heterosis bewerkstelligen. Enerzijds is daarom te verwachten dat het effect van inteelt bij autopolyploïde kruisbevruchtende gewassen sterker is. Anderzijds zal het inteelteffect bij autopolyploïde kruisbevruchters minder snel optreden door het zeer traag toenemen van de homozygotie (zie tabel 3.4).

3.2.4 Toepassing van autopolyploïdie in plantenveredeling

Het kunstmatig verdubbelen van de chromosomen is niet een garantie voor het verkrijgen van goede (betere) rassen. Er zijn alleen goede resultaten te verwachten bij het verhogen van het ploïdieniveau als wordt uitgegaan van:

- een niet te hoog aantal chromosomen;
- kruisbevruchtend gewas;
- om vegetatieve delen (bladeren, stengels, wortels, bloemen) te telen gewas.

Er is vooral veel succes verkregen bij groenvoedergewassen en vele sierplanten (grootbloemig). De natuurlijke autopolyploïde gewassen blijken ook kruisbevruchters te zijn en om de vegetatieve delen of bloemen geteeld te worden, grassen (kropaar en timothee), cultuuraardappel, lucerne, prei, narcis, tulp.

Triploïde rassen worden geteeld van o.a. de suikerbiet (bijzondere groeikracht), banaan (natuurlijke triploïd, zaadloos), watermeloen (kunstmatige triploïd, zaadloos), sierplanten (asters, Darwintulpen), loofbomen (els, populier, berk) en fruitbomen (appel). (Zaadloosheid bij komkommer wordt veroorzaakt door *parthenocarpie*). Triploïden zijn niet direct via zaad te vermeerderen, doordat de meiose niet normaal kan verlopen. Gebrekkige of ontbrekende zaadzetting na zelfbevruchting of na bestuiving met pollen van diploïden is dan het gevolg. Bij veel gewassen past een 3x embryo niet bij een 4x of 5x endosperm, waardoor de 3x embryo's aborteren. Dit is bij vegetatief vermeerderde gewassen minder erg en bij gewassen als banaan en watermeloen zelfs hoogst gewenst. Bijzonder groeikracht en zaadloosheid zijn dus de voornaamste drijfveren voor het telen van 3x-rassen.

Het is erg belangrijk te onderkennen dat polyploïdisatie niet een nieuwe veredelingsmethode is, maar een techniek die de genetische variatie vergroot. Dit 'hulpmiddel' tot vergroting van de genetische variatie moet dan ook worden ingepast in de bestaande veredelingsmethoden van het betreffende te veredelen gewas. In tabel 3.5 is de samenstelling van de F₂ weergegeven na kruising van diploïde ouders met het aantal genen waarin deze van elkaar

verschillen. Bij het maken van kruisingen op tetraploïd niveau is de mogelijke omvang van de F_2 nog veel groter, zoals in tabel 3.5 duidelijk is te zien.

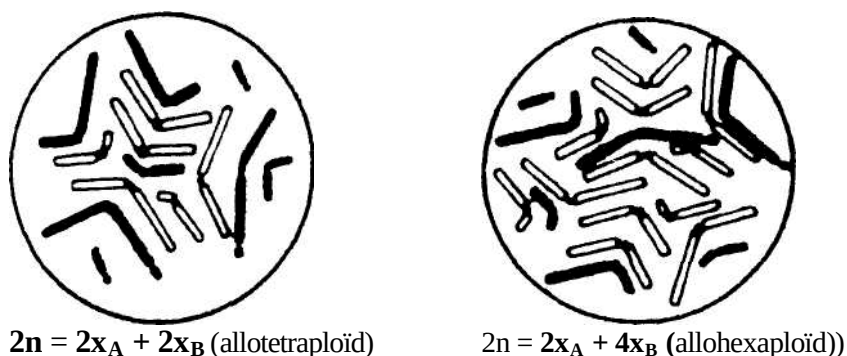
Tabel 3.5. Een vergelijking tussen de kleinst mogelijke omvang van een F_2 populatie tussen een diploïd en een tetraploïd met aantal genen waarin de ouders met elkaar verschillen.

<i>aantal</i>		
<i>genen</i>	<i>diploïd</i>	<i>tetraploïd</i>
1	4	9
2	16	81
3	64	729
5	1.024	59.049
8	65.536	43.046.721
n	4n	9n

Om de beste planten te selecteren uit een mogelijke kruisingspopulatie bij tetraploïden is nog vele malen moeilijker t.o.v. de diploïden, zoals tabel 3.5 ook duidelijk laat zien. Daarom wordt o.a. bij een tetraploïd gewas ook geprobeerd om een groot gedeelte van de veredeling te laten plaatsvinden op diploïdniveau. Deze overgang van tetraploïde tot diploïde planten gebeurt door het induceren van haploïden (planten verkregen zonder bevruchting tot een embryo). Ook wordt er al meer gebruik gemaakt van antheren-/ pollenculture's om haploïden te induceren.

3.3 Allopolyploïden

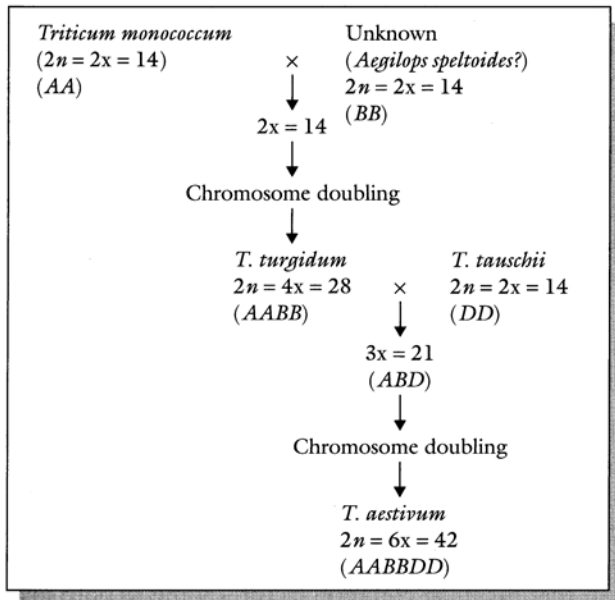
Een allopoloïd ontstaat na een kruising van twee of meer soorten of geslachten en bevat de wat betreft structuur en/of geneninhoud en –volgorde van de verschillende genomen van de desbetreffende oudersoorten of oudergeslachten. Elk genoom kan eenmaal of meerdere malen voorkomen. De genomen van beide ouders zijn niet homoloog, wel enigszins verwant (*homeloog*). Figuur 3.3 laat twee typen allopoloïden zien.



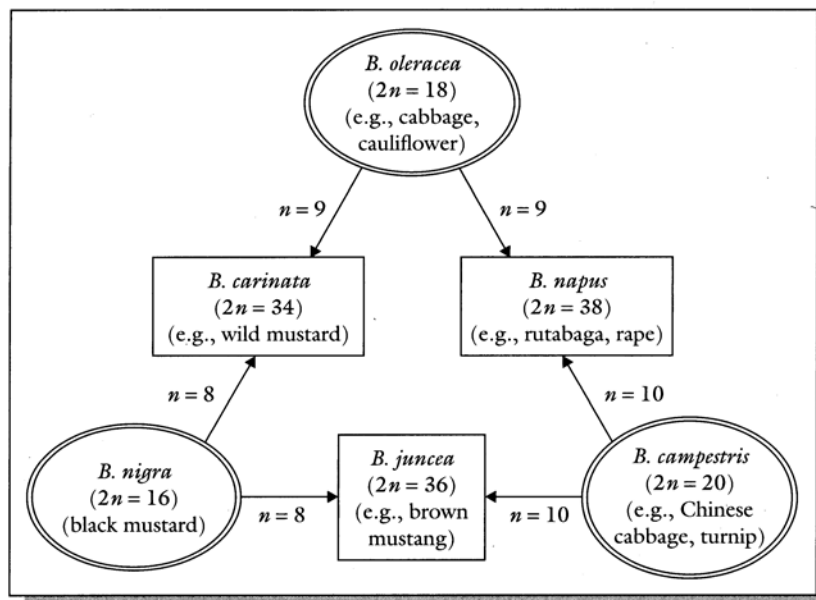
Figuur 3.3. Twee typen allopoloïden met $x_A = 4$ en $x_B = 3$

3.3.1 Ontstaan van allopoloïden

De allopoloïden ontstaan door kruising tussen verschillende soorten. Volgend op de kruising wordt chromosoomverdubbeling toegepast. Voorbeelden van allopoloïden zijn het ontstaan van tarwe (*Triticum aestivum*) (figuur 3.4) en van verschillende *Brassica* soorten (figuur 3.5).



Figuur 3.4. Het ontstaan van tarwe (*Triticum aestivum*). (Bron: Acquaah, G., 2007.)



Figuur 3.5. Het ontstaan van verschillende allopolyploïden in *Brassica*. (Bron: Acquaah, G., 2007.)

3.3.2 Vererving van allopolyploïden

In een allopoloïd treedt als regel slechts paring op tussen de homologe chromosomen, die van dezelfde oudersoort afkomstig zijn, terwijl paring tussen homeologe chromosomen van verschillende ouders geheel of grotendeels achterwege blijft. In tabel 4.1 zijn de verschillende ploëdietypen met bijbehorende genoomformules en symbolen samengevat.

Tabel 3.4. Samenvatting ploëdietypen met bijbehorende genoomformule, genoomtype en maximale homologe paring in de meiose.

Ploëdietypen	Genoomformules	Genoomsymbolen	Maximale homologe paring
monoploëid	$2n = x$	A	geen
autodiploëid	$2n = 2x$	AA	bivalent
autotriploëid	$2n = 3x$	AAA	trivalent
autopolyploëid	$2n = px$ ($p > 2$)	AA ..A	multivalent
allopolyploëid	$2n = x_A + x_B$	AB	geen
allotetrapolyploëid	$2n = 2x_A + 2x_B$	AABB	bivalent
allohexapolyploëid	$2n = 2x_A + 2x_B + 2x_C$	AABBCC	bivalent

Multivalenten komen in principe alleen voor bij autopolloëiden, terwijl in zuivere allopolloëiden maximaal bivalenten paring optreedt. Dit houdt in, dat zuivere allopolloëiden functionele diploëiden zijn. Als de allopolloëiden zijn opgebouwd uit verschillende (homeologe) genomen met een gelijk aantal chromosomen dan worden deze aangeduid met de term, *monobasische* allopolloëiden. Bij een ongelijk aantal chromosomen tussen de homeologe genomen, spreekt men van *polybasische* allopolloëiden.

Opdracht:

Geef genoomformules voor de volgende gewassen en bepaal ook het aantal chromosomen in een somatische cel(lichaamscel):

- diploëid (gerst $x = 7$, leeuwebek $x = 8$, mais $x = 10$, tomaat $x = 12$);
- autotriploëid (zaadloze banaan en watermeloen $x = 11$, de cultuur aardappel *Solanum chouca* $x = 12$);
- autotetraploëid (kropaar $x = 7$, lucerne $x = 8$, aardappel $x = 12$);
- autohexaploëid (timotheegrass $x = 7$, bataat $x = 15$);
- allodiploëid (de cultuuraardappel *Solanum ajanhuira* $x = 12$);
- allotetraploëid (witte klaver $x_A = x_B = 8$, tabak $x_A = x_B = 10$, durumtarwe $x_A = x_B = 7$, aardnoot $x_A = x_B = 10$, koolzaad en koolraap $x_A = 9$ en $x_B = 10$);
- allohexaploëid (tarwe, haver en rietzwengkrass $x_A = x_B = x_C = 7$).

3.4 Haploëdie

Voor de veredeling kan het ook van belang zijn om in plaats van het aantal chromosomen te verdubbelen, ze juist te handhaven. Haploëiden kunnen ontstaan uit onbevruchte eicellen (parthenogenese) en uit andere delen van de embryozak. Bij sommige planten (tomaat, paprika, kool, tabak) lukt het om haploëiden uit stuifmeelkorrels te kweken. Helmknoppen

worden dan op een bepaald voedingsmedium gebracht. De plantjes, die via *antherencultuur* ontstaan, zijn meestal haploïd. Haploïden groeien minder fors dan diploïden. Ze zijn meestal steriel omdat bij gebrek aan homologenparing in de meiose geen of weinig gebalanceerde gameten ontstaan.

Voor de veredeling zijn haploïden van belang:

- 1) als het doel is om kleinere plantjes (dwergvormen) te maken of planten met kleinere bloemen. Een voorbeeld hiervan is *Pelargonium* “Kleine Liebling” ($2n = x$). De bloemen zijn kleiner, maar er zijn veel meer bloemen in een tros. De bloemen zijn ook langer houdbaar omdat, door steriliteit, geen bevruchting en zaadzetting optreedt.
- 2) als methode om planten in een keer homozygoot te maken. Dit is bijvoorbeeld van belang in de hybridenveredeling. Het produceren van homozygote ouderlijnen door vele generaties zelfbevruchting is een langdurig, dus kostbaar proces, dat nu aanzienlijk versneld kan worden. De werkwijze is als volgt:
Haploïde planten kunnen verkregen worden door uit te gaan van haploïd weefsel. Meestal wordt gebruik gemaakt van het mannelijk deel van het voortplantingsorgaan van de plant. Er zijn dan twee mogelijkheden: de gehele helmknop kan in vitro worden gebracht (*antherencultuur*) of er kan eerst een zeefprocedure worden uitgevoerd, waarbij alleen de haploïde cellen, de *microsporen*, worden geïsoleerd. Wanneer de antheren of microsporen in de juiste ontwikkelingsfase zijn geïsoleerd en de juiste temperatuursbehandelingen zijn uitgevoerd, is het mogelijk de normale ontwikkelingsweg van microspore naar pollenkorrel te blokkeren. De microsporen groeien, eventueel via een tussenfase van callus, uit tot haploïde embryo's en haploïde planten. Door de toepassing van colchicine kunnen deze haploïde planten weer diploïd worden gemaakt. Bij de meeste gewassen verdubbelt een deel van de haploïden spontaan (kool 50%, meloen enkele %). Na genoomverdubbeling zijn de planten volledig homozygoot.

4. Populatiegenetica

4.1 Inleiding

In hoofdstuk 2 is het gedrag van genenparen bij één of slechts enkele planten en hun nakomelingschappen besproken. De resultaten, een F_2 - verhouding van 3:1 of 9:3:3:1 en/of terugkruisingsverhoudingen van 1:1 en 1:1:1:1, geeft enerzijds informatie over het aantal genenparen die in het spel zijn en anderzijds geeft het informatie over het genotype van de planten die bij de kruising betrokken zijn.

Een andere benadering is het bestuderen van de veranderingen van de genetische samenstelling van groepen van planten, bijvoorbeeld een zaadproductieveld van een populatieras. Ook in de natuur komen groepen planten voor, die zich onderling geslachtelijk voortplanten. De groepen planten of wel populaties zijn in de natuur geïsoleerd van andere populaties door natuurlijke barrières. Dit kunnen zijn:

- fysiologische isolatie: verschil in bloeitijdstip;
- geografische isolatie: eilanden, bergketens.

Een populatie is een groep van planten die onderling kruisen (of zouden kunnen kruisen) of die afkomstig zijn van gemeenschappelijke oorsprong. In het eerste geval moet men vooral denken aan kruisbevruchters, het tweede geval betreft vooral zelfbevruchters. Als er geen immigratie is van planten of van stuifmeel spreekt men van een *gesloten* populatie.

Bijvoorbeeld:

- een geïsoleerd gelegen veld van een kruisbevruchter (rogge door de wind bestoven of spruitkool door insecten bestoven);
- een verzameling lijnen van een zelfbevruchter. De lijnen zijn tot één oorsprong te herleiden (bijv. een kruising, een terugkruisingsprogramma);
- een verzameling lijnen van een kruisbevruchter. De lijnen zijn ontwikkeld uit bekend uitgangsmateriaal.

De populatiegenetica doet onderzoek naar de verdeling van de genen binnen een populatie.

4.2 Darwin's evolutie theorie

In 1859 publiceerde Darwin zijn bekende boek "The origin of species". Darwin kwam met een nieuwe verklaring voor het verschijnsel evolutie. Darwins' theorie over evolutie begint met de aanwezigheid van variatie, variatie aanwezig tussen individuen van dezelfde soort. Darwin geeft aan dat een populatie, bestaande uit bepaalde soorten op een bepaald tijdstip, individuen bevat met verschillende eigenschappen. De volgende generatie van de populatie zal uit een groter aantal van die individuen bestaan die het best overleven en zich het beste kunnen voortplanten onder de gegeven milieuomstandigheden (survival of the fittest). De frequentie van de verschillende typen binnen een soort zal veranderen in de tijd.

De belangrijkste factor die tot het ontstaan van een soort leidt, is *natuurlijke selectie*. Selectie bepaalt welke mutaties zullen blijven voortbestaan en welke weer zullen verdwijnen. Als ten gevolge van klimaatveranderingen andere genen meer in het voordeel komen, zal dat de

genetische opbouw van een populatie beïnvloeden. Dientengevolge is selectie de bepalende factor met betrekking tot de vraag in welke richting de evolutie zich beweegt.

Er is een duidelijke overeenkomst tussen het evolutie proces door Darwin beschreven en het proces waarmee de plantenveredelaar zijn gewas wil verbeteren. De plantenveredelaar selecteert de hoogst opbrengende planten uit een populatie en gebruikt deze planten als ouders van de volgende generatie. Als de eigenschappen die de hogere opbrengst veroorzaken overerfbaar zijn, dan zal de volgende generatie een grotere opbrengst hebben. Door *kunstmatige selectie* in de plantenveredeling en fokkerij binnen welke soort dan ook (honden, duiven, koolgewassen, orchideeën etc) kan een grote vormenrijkdom worden gecreëerd binnen enkele jaren.

Darwins' evolutie theorie door natuurlijke selectie kan in 3 principes samengevat worden:

- 1) *principe van variatie*: tussen individuen binnen een populatie bestaan verschillen in morfologie, fysiologie en gedrag;
- 2) *principe van overerving*: nakomelingen lijken meer op hun ouders dan op niet verwante individuen;
- 3) *principe van selectie*: sommige individuen zijn succesvoller in het overleven en voortplanten dan andere individuen in onder gegeven milieuomstandigheden.

Voor de duidelijkheid, selectie kan alleen veranderingen in de samenstelling van een populatie veroorzaken als er variatie tussen de individuen van een populatie aanwezig is. Als alle individuen gelijk zijn, is er geen verschil in voortplanting tussen de individuen. Bovendien moet de aanwezige variatie overerfbaar zijn.

4.3 Hardy-Weinberg evenwicht

Ieder diploïd organisme bevat in elke cel van ieder gen 2 allelen. Een populatie is opgebouwd uit heel veel organismen, zodat een populatie van elk gen een zeer groot aantal allelen bevat (de genenpool). De allelen van een gen in een populatie komen in een bepaalde verhouding voor, de allelfrequentie. Een voorbeeld verduidelijkt het principe van allelfrequentie.

Stel in een wilde populatie van bloemen komen 2 variëteiten voor. Een allel voor roze bloemen (allel A) is dominant over een allel voor witte bloemen (allel a). In dit vereenvoudigde voorbeeld komen voor bloemkleur slechts 2 allelen voor bloemkleur voor. De populatie bestaat uit 500 planten. Twintig planten hebben witte bloemen en zijn dus homozygoot recessief (aa). Van de 480 planten met roze bloemen zijn er 320 homozygoot dominant (AA) en 160 heterozygoot (Aa).

Omdat de planten diploïd zijn, zijn er 1000 allelen voor bloemkleur in de populatie aanwezig. Van het dominante allel zijn er 800 aanwezig ($320 \times 2 = 640$ voor de AA planten en 160×1 voor de Aa planten). Dat wil zeggen dat de frequentie van het A allel in de genenpool van deze populatie 80% is, of 0,8. De allelfrequentie van het a allel is 20%, of 0,2.

De frequentie van de genotypen is gebaseerd op de allelfrequenties:

AA = 0,64 (320 van de 500 planten)

Aa = 0,16 (160 van de 500 planten)

aa = 0,04 (20 van de 500 planten)

De allelfrequentie A wordt gelijk gesteld aan p en de allelfrequentie van a gelijk aan q. Als in een populatie kruisingen aselekt tot stand komen, spreken we van *random mating*. In het geval van de wilde populatie van roze en witte bloemen betekent dat de versmelting van eicellen en pollenkorrelcellen compleet at random plaats vindt. De kans dat een eicel met allel A en een pollenkorrelkern met allel A samenkomt is dan $0,8 \times 0,8 = 0,64$ of wel 64 % van de volgende generatie bestaat uit het genotype AA. Zie figuur 4.1. De frequentie van het aa genotype is $0,2 \times 0,2 = 0,04$ of wel 4%. De frequentie van het Aa genotype is $0,8 \times 0,2 \times 2 = 0,16$ of wel 16%.

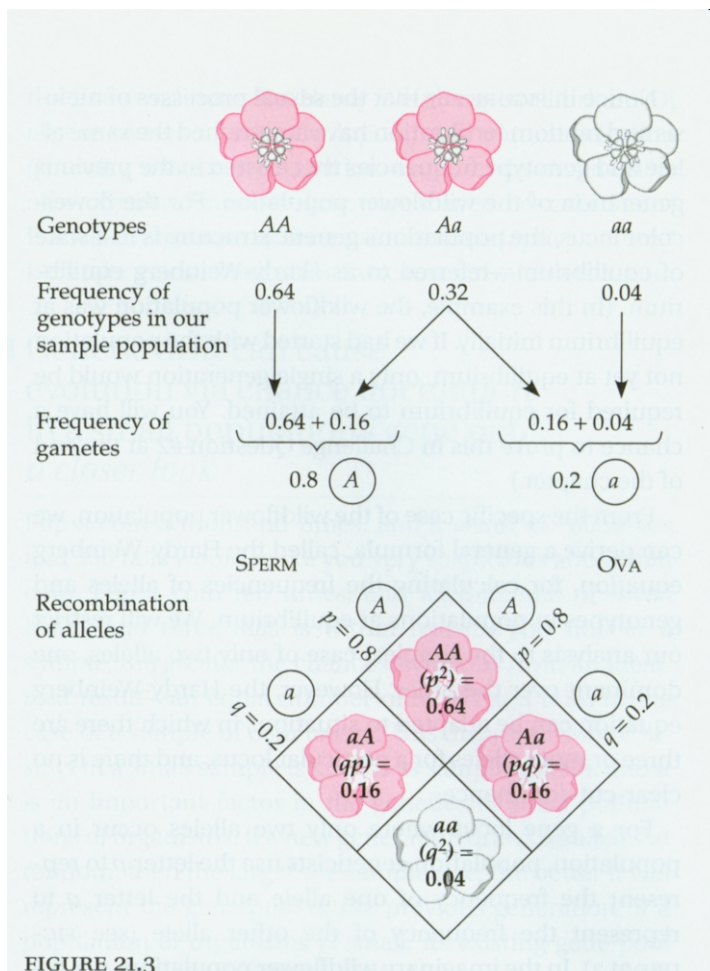


FIGURE 21.3
Figuur 4.1 Het Hardy-Weinberg evenwicht. De genetische structuur blijft constant over de generaties. Bron: Campbell, 1996.

Onder bepaalde condities blijft de frequentie van de allelen van generatie tot generatie constant. De basisregel van de populatiegenetica luidt, dat elke willekeurige populatie met p A allelen en q a allelen in de pollenwolk en eicellenverzameling er na random mating als volgt uit ziet:

$$p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa$$

In 1909 werd deze regel door Hardy en Weinberg opgesteld, onafhankelijk van elkaar en wordt het *Hardy-Weinberg evenwicht* genoemd. De verkregen populatie is dan in evenwicht, omdat bij gelijkblijvende p en q de samenstelling van de populatie niet veranderd. Immers in deze populatie maken AA planten uitsluitend A-pollen (fractie p^2). De Aa-planten maken ook A-pollen (de helft van $2pq = pq$). Samen is dit $p^2 + pq = p(p + q) = p$, want $p + q = 1$. De p

en q van de volgende generatie is dus gelijk aan de voorgaande. Zo blijft het evenwicht gehandhaafd: dezelfde p en q leveren weer dezelfde genotypenverhouding volgens Hardy en Weinberg. Om dit evenwicht te bereiken en te behouden, moet de populatie aan de volgende voorwaarden voldoen:

- 1) de populatie moet voldoende groot zijn;
- 2) er is geen uitwisseling van genen met andere populaties (geen emigratie of immigratie)
- 3) er zijn geen mutaties
- 4) de paring van de individuen is volgens toeval (at random)
- 5) er is geen selectie, de overlevingskansen van alle genotypen zijn gelijk.

Voorbeeld

Zo zal zowel populatie 1: $0,3 AA + 0,6 Aa + 0,1 aa$,

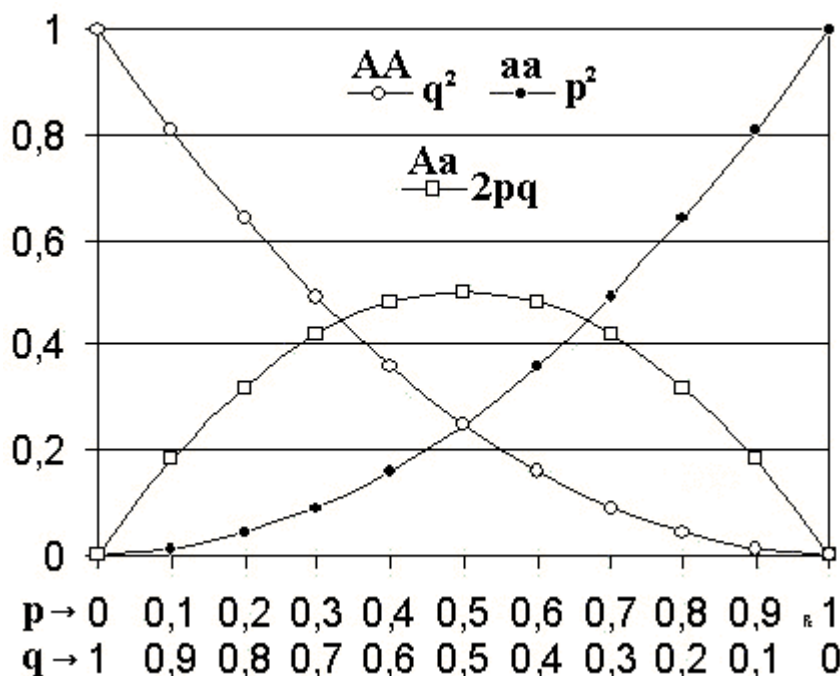
als populatie 2: $0,6 AA + \quad - \quad + 0,4 aa$

na één generatie dezelfde samenstelling hebben, namelijk:

$(0,6)^2 AA + 2 \times 0,6 \times 0,4 Aa + (0,4)^2 aa$.

Deze populatie is in het Hardy-Weinberg evenwicht. Ga dit na!

Bij een extreme verhouding van de dominante en recessieve allelen zijn de meeste individuen homozygoot voor de desbetreffende allelen. Is bijvoorbeeld de frequentie van het dominante allel $0,9$ (p) en van het recessieve allel dus $0,1$ (q), dan zijn maar 18% ($2pq$) van alle individuen voor dit kenmerk heterozygoot. De meeste recessieve allelen komen voor bij de heterozygote individuen, want slechts 1% (q^2) is homozygoot recessief, zie figuur 4.2. Wanneer p ongeveer gelijk is aan q bedraagt het aantal heterozygoten onder de individuen bijna 50% .



Figuur 4.2 Verdeling van de homozygote en heterozygote organismen in afhankelijkheid van de allelfrequentie (Bron: www.wikipedia.nl).

4.4 Verschuivingen in de genfrequenties

4.4.1 Migratie

Bij migratie, en bij planten gaat het dan om immigratie van vreemd stuifmeel, kan de genotypische samenstelling van de populatie veranderen, als de samenstelling van de immigranten anders is dan van de ontvangende populaties.

Voorbeeld:

Planten we naast populatie 1 waarbij $p = q = 0,5$ een even grote tweede populatie 2 waarbij $p = 1$ en $q = 0$, dan heeft de mengpopulatie een nieuwe $p = 0,75$ en $q = 0,25$ en zal de nieuwe populatie bij random mating het volgende evenwicht bereiken: $9 AA + 6 Aa + 1 aa$.

4.4.2 Mutatie

De spontane mutatiefrequentie ($A \rightarrow a$ of $a \rightarrow A$) is in de regel zeer laag, bijvoorbeeld 1 op 105 van de gevormde geslachtscellen bevat een nieuw allel. Daar de frequentie laag is, is het effect van mutaties op verschuivingen in gen- en genotypenfrequenties in een populatie op korte termijn niet van belang. De veranderingen zijn dan in de orde van grootte van 0.001 %. Op lange termijn kan een mutatie met een duidelijk selectievoordeel geleidelijk aan belangrijker worden en zelfs de overhand krijgen. Deze veranderingen vormen de basis van de evolutie.

4.4.3 Selectie

Vindt er een of andere vorm van selectie plaats dan veranderen p en q en wordt de populatie uit zijn evenwicht gebracht. Als er wordt geselecteerd ten gunste van A (dus aa planten weggooien) zal p na verloop van een aantal generaties toenemen. Als geselecteerd wordt ten gunste van q (A weggooien) dan zal q groter worden.

Dit geldt zowel voor natuurlijke selectie (A en aa verschillende "fitness") als voor selectie door een veredelaar (A gewenst kenmerk, aa ongewenst kenmerk). Door selectie veranderen zowel de genotypenfrequenties als de genfrequenties. Zonder selectie was de populatie ongewijzigd gebleven.

4.4.4 Genetic drift

Hieronder verstaat men toevalsfluctuaties met name in kleine populaties. Ter illustratie een voorbeeld:

Van 100 zaden van samenstelling $50 AA + 40 Aa + 10 aa$, komen slechts 10% van de zaden tot ontkieming, en zijn de 3 genotypen gemiddeld even kiemkrachtig dan hoeft desondanks de kiemplantensamenstelling niet persé uit $5 AA + 4 Aa + 1 aa$ te bestaan. De samenstelling zou ook $8 AA + 2 Aa + 0 aa$ kunnen worden en zelfs $10 AA + 0 Aa + 0 aa$ is niet geheel uitgesloten. In dit laatste geval heet de populatie *gefixeerd* op het allel A . Het allel a is verloren gegaan, er treedt genetische verarming op. *Genetic drift* is een belangrijke 'kracht', zowel in natuurlijke populaties als in de veredeling, waarbij het werken met te weinig families, of te kleine families tot verlies van genen kan leiden.

5. Kwantitatieve genetica

5.1 Inleiding

Kenmerkend voor vrijwel alle wilde en in cultuur gebrachte plantensoorten is het optreden van een grote variatie. Deze variatie wordt als fenotypische variatie waargenomen en overdekt als het ware de genotypische variatie.

We maken onderscheid tussen *kwalitatieve* en *kwantitatieve* variatie. Bij kwalitatieve variatie is de variatie tussen de individuele planten van een soort discontinu. De eigenschappen die Mendel bestudeerde behoren hiertoe; ronde zaden versus gekreukte, gele versus groene cotylen, rode versus witte bloemkleur. Het betreft hier verschillende monogeen bepaalde eigenschappen, die zich onafhankelijk van elkaar gedragen en discontinu zijn. In kruisingen tussen verschillende genotypen zijn in de F_2 dikwijls duidelijke splitsingsverhoudingen waar te nemen. Bij monogene vererving 3:1 of 1:2:1. Bij digene vererving zijn er talloze mogelijkheden afhankelijk van de interactie tussen de loci (9:3:3:1, 9:7, 12:3:1). Essentieel is, dat de fenotypische klassen duidelijk van elkaar te onderscheiden zijn en dus discontinu.

Bij kwantitatieve variatie vinden we juist continue variatie, zoals bij eigenschappen als opbrengst, winterhardheid, eiwitgehalte, nitraatgehalte, houdbaarheid. De kwantitatieve genetica bestudeert de overerving van deze kwantitatieve eigenschappen. Om vat te krijgen op het begrip kwantitatieve variatie zullen in het nu volgende enige statistische begrippen aan de orde komen.

5.1.1 De normale verdeling

Bij bestudering van een kwantitatieve eigenschap vinden we meestal, dat erg weinig planten uit de populatie het extreme fenotype bezitten, en dat oplopend steeds meer planten worden geteld met het gemiddelde fenotype. Dit type van symmetrische verdeling wordt de *normale verdeling* genoemd.

Veel kwantitatieve eigenschappen vertonen een frequentieverdeling, die door een normale verdeling kan worden benaderd. De normale verdeling wordt gekarakteriseerd door:

- het gemiddelde $\mu = \bar{x} = \frac{x_1 + x_2 + x_3 + \dots + x_n}{n} = \frac{1}{n} \sum x_i$
- de variantie
$$s^2 = \frac{(x_1 - \bar{x})^2 + (x_2 - \bar{x})^2 + (x_3 - \bar{x})^2 + \dots + (x_n - \bar{x})^2}{n - 1}$$
$$s^2 = \frac{1}{n - 1} \sum (x_i - \bar{x})^2 = \frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}}{n - 1}$$
- de standaardafwijking $s = \sqrt{\text{variantie}} = \sqrt{s^2}$

De aarlenge van rogge is een voorbeeld van een normale verdeling, zie tabel 5.1.

Tabel 5.1 Statistische gegevens van de aarlengte bij rogge.

Klasse	frequentie	Σx	Σx^2
10	1	10	100
11	5	55	605
12	11	132	1584
13	17	221	2873
14	16	224	3136
15	14	210	3150
16	10	160	2560
17	7	119	2023
18	3	54	972
19	1	19	361
totaal	85	1204	17364

$$\bar{x} = \frac{1204}{85} = 14,16$$

$$s^2 = \frac{17364 - 1204^2/85}{84} = 3,64$$

$$s = \sqrt{s^2} = 1,91$$

De gegevens uit de tabel kunnen grafisch worden weergegeven (figuur 5.1).

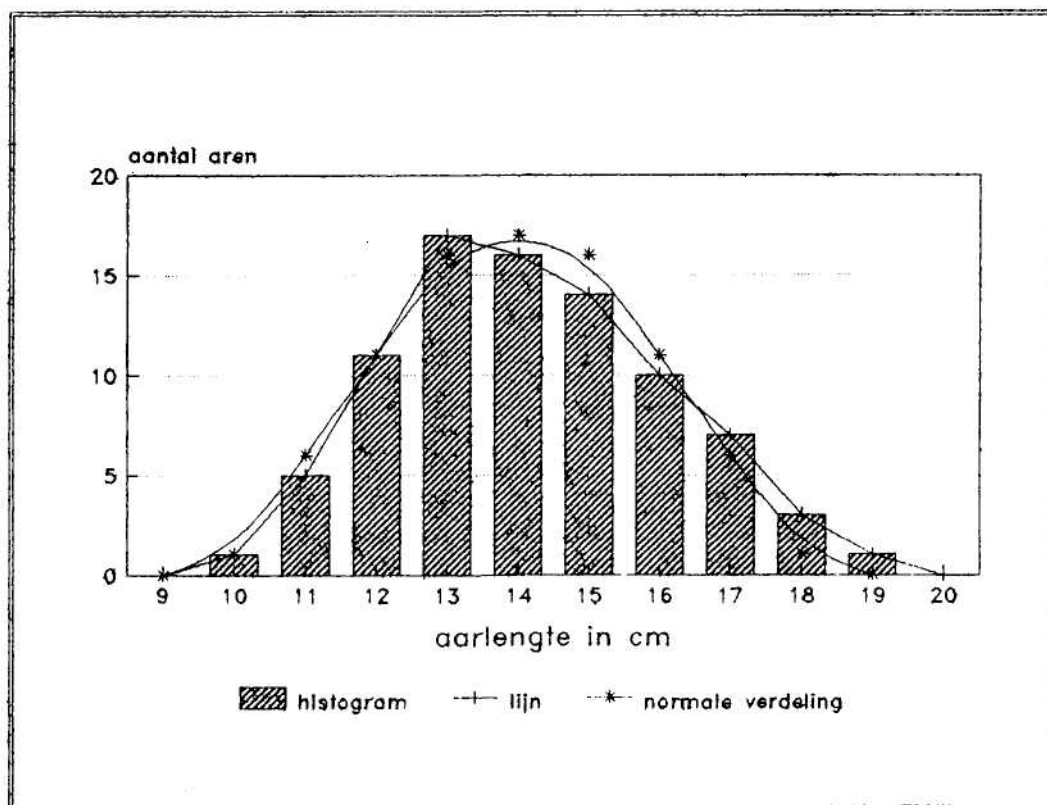


Fig. 5.1 Frequentieverdeling van de aarlengte bij rogge.

Zoals al even aangeduid, wordt de normale verdeling gekarakteriseerd door het gemiddelde μ en de standaardafwijking s . Zowel μ als s zijn onder meer afhankelijk van:

- het betrokken gewas
- de gemeten eigenschap
- het veld waarop het gewas wordt geteeld
- het jaar.

Figuur 5.2 laat 3 verschillende normaalverdelingen zien. Twee verdelingen hebben hetzelfde gemiddelde en een verschillende standaardafwijking (curve A en B) en twee verdelingen hebben dezelfde standaardafwijking, maar verschillende gemiddelden (curve A en C.)

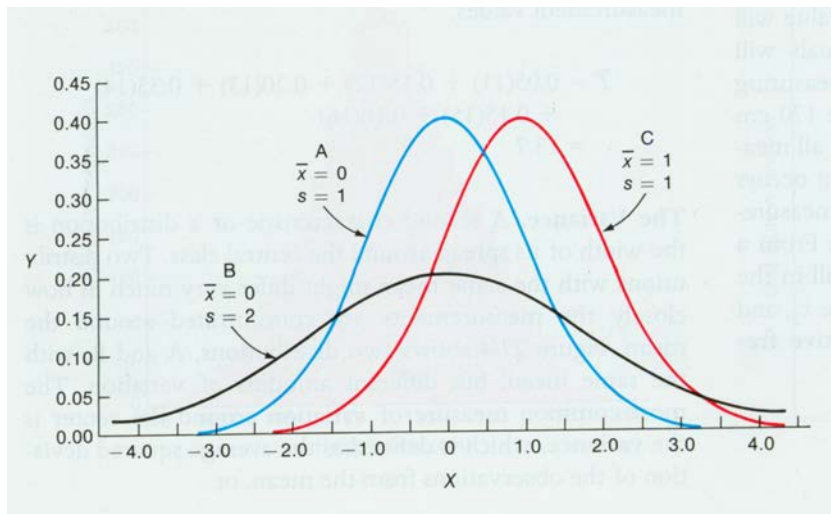


Fig. 5.2. Drie normaalverdelingen, twee met hetzelfde gemiddelde en twee met dezelfde standaardafwijking (Bron: Griffiths et al, 1996)

De standaardafwijking geeft aan welke variatie in een populatie verwacht kan worden. Het volgende voorbeeld illustreert het gebruik van de standaardafwijking in de praktijk.

Voorbeeld (van P. Dekker, Bejo): variatie in Nematoden resistentie in terugkruisingsouders van wortel.

50 of 100 zaailingen van bepaalde terugkruisings(TK) worden getest (planten op medium, 1 plant per buis, aaltjes erbij, en knobbeltjes tellen per plant). Vervolgens worden de uitslagen met behulp van de standaard deviatie berekend.

Tabel 5.2. Voorbeeld van de waarnemingen aan de terugkruisingsouders van wortel.

N = aantal planten dat doorgroeide;

Gem. = gemiddelde aantal knobbeltjes per plant

%R = aantal planten met 0,1,2 knobbeltjes

Std = standaardafwijking (hoe hoger, hoe meer planten met veel en weinig knobbeltjes)

NVNR	naam		zaai	N	Gem.	%R	std	aantal=0	kas
L 754	TK1	K 383-1	100	49	12,1	8,2	11,2	1	4
L 755	TK2	K 383-2	100	43	21,1	7	12,6	2	3
L 756	TK3	K 383-4	100	36	18,7	2,8	10,7	0	1
L 757	TK4	K 384-1	100	52	22,7	3,8	18,1	1	2
L 758	TK5	K 384-2	50	38	6,6	15,8	5,1	2	6
	Standaard vatbaar			156	42,6	0,6	16,6	0	
	Standaard resistent			44	5,6	20,5	3,7	1	

Vervolgens wordt op basis van deze uitslagen een keuze gemaakt voor de beste TK ouder/bron om mee verder te kruisen naar een kwaliteitslijn. TK5 is een goede bron, omdat het % resistente planten hoog is, maar ook de standaardafwijking laag is. Hierdoor krijgt men een voorspellende waarde dat de resistentie in deze TK stabiel zal zijn dan in de andere TK

ouders. (Dit kan betekenen dat er meer resistentie genen inzitten, of dat de genen van belang (meerdere) meer in homozygote vorm voorkomen).

5.1.2 Correlatie

Vaak is men geïnteresseerd in verschillende kwantitatieve eigenschappen tegelijk, die mogelijk verband met elkaar houden. De mate van samenhang tussen twee eigenschappen wordt beschreven door correlatie. Als voorbeeld wordt de opbrengst van spinazie (*Spinacea oleracea*), net voor het schieten genomen. Twaalf rassen worden vergeleken in een opbrengstproef. Het versgewicht van de scheuten werd bepaald wanneer de bloemsteel gemiddeld 5 cm lang was. Tabel 5.3 geeft de meetgegevens.

Tabel 5.3. Vroegheid (x) in dagen na 1 mei en opbrengst (y) in kg per veldje van 12 spinazierassen (A t/m N).

Rassen	x	y	x ²	y ²	x. y
A	9	47	81	2209	423
B	9	56	81	3136	504
C	10	50	100	2500	500
D	11	53	121	2809	583
E	12	65	144	4225	780
F	13	77	169	5929	1001
G	14	69	196	4651	966
H	18	81	324	6561	1458
I	18	85	324	7225	1530
J	20	99	400	9801	1980
K	21	93	441	8649	1953
L	22	80	484	6400	1760
som	177	855	2865	64205	13438

De correlatie tussen x = vroegheid en y = opbrengst wordt gemeten aan de zogenaamde *correlatiecoëfficiënt* r, die varieert van -1 tot +1. De waarde r wordt berekend met behulp van de volgende formule:

$$r_{xy} = \frac{\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum (x_i - \bar{x})^2 (y_i - \bar{y})^2} \quad r_{xy} = \frac{\sum x.y - \frac{(\sum x)(\sum y)}{n}}{\sqrt{(\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n})(\sum y^2 - \frac{(\sum y)^2}{n})}}$$

In het voorbeeld van spinazie is de correlatie tussen opbrengst en vroegheid r = 0,90. Een correlatiecoëfficiënt van 0,9 is heel hoog. Het betekent in dit geval dat als we slechts op een van de twee eigenschappen selecteren, bijvoorbeeld op vroegheid, we automatisch ook op een hoge opbrengst selecteren. Bij spinazie is opbrengst kennelijk afhankelijk van vroegheid. De relatie tussen beide eigenschappen wordt beschreven door de regressielijn van y op x; deze lijn beschrijft hoeveel de opbrengst (y) toeneemt per eenheid van vroegheid (x), bijvoorbeeld wanneer een ras een dag later schiet (zie figuur 5.2 A).

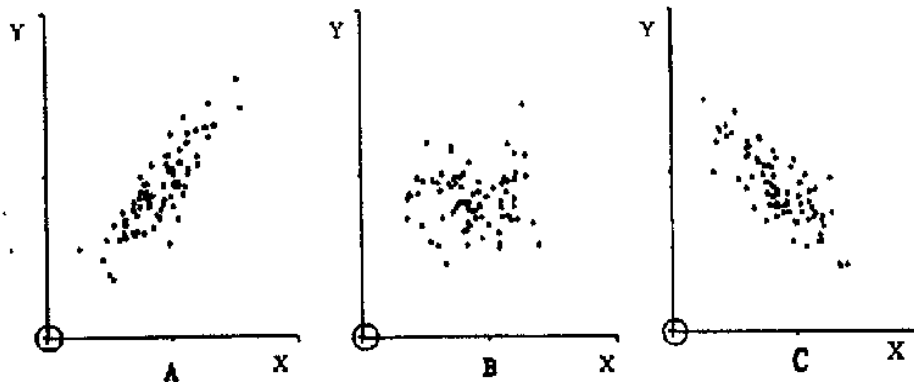


Fig 5.2 Correlaties tussen eigenschappen X en Y. A: positieve correlatie; B: (zo goed als) geen correlatie; C: negatieve correlatie.

Opdracht

In tabel 5.4 staan de gegevens van 13 winterwortelrassen.

Tabel 5.4. Het droge stof percentage, het percentage Brix en de kwaliteit van 13 winterwortelrassen (bron: P. Dekker, Bejo)

Ras	% droge stof	% Brix	Kwaliteit in schaal 0 - 9
Ras A:	13,6	9	++
Ras B:	11,79	7,8	++
Ras C:	11,29	7,9	+
Ras D:	11,93	7,2	+
Ras E:	14,7	9,8	-
Ras F:	11,61	7,5	+/-
Ras G:	13,51	9	+
Ras H:	10,77	7	+
Ras I:	11,42	7	-
Ras J:	11,2	7,8	+/-
Ras K:	14,41	10,7	++
Ras L:	13,09	8,7	-
Ras M:	14,68	9,7	+/-

Brix is een maat voor de hoeveelheid opgeloste suiker in een waterige vloeistof en geeft aan hoeveel massa-procent van de vloeistof uit sacharose bestaat. De waarde wordt bepaald door de brekingsindex te meten in een refractometer die het percentage Brix aangeeft.

De Brix-waarde wordt onder andere veel gebruikt in de verwerkende industrie van landbouwproducten voor het meten van de kwaliteit van fruit en groenten, vooral ook van druivensap voor de wijnproductie. In het algemeen geldt dat hoe hoger de Brix-waarde des te beter de kwaliteit is. Hoge brix-waarden duiden op een zoetere smaak en een betere houdbaarheid.

1a. Is er een correlatie tussen het percentage droge stof en het percentage Brix?

1b. Kan je deze correlatie in een grafiek aantonen?

- 2a. Is er een correlatie tussen de kwaliteit en het percentage droge stof en/of het percentage Brix?
- 2b. Kan je deze correlatie in een grafiek aantonen?
3. Wat kan de reden zijn, dat het ene wel en het ander niet gecorreleerd is?

5.2 Variatie

5.2.1 Fenotypische en genotypische variatie

Genotype is in wezen een abstract begrip. Ieder individu is een genotype dat zich in een of ander milieu tot een fenotype heeft ontwikkeld. Het fenotype is het gerealiseerde, een samenspel tussen genetische en omgevingsfactoren. De waargenomen variatie voor een bepaalde eigenschap is dan ook deels te verklaren uit verschillen in het milieu, deels uit verschillen in het genotype. Dit kan met een eenvoudige formule beschreven worden:

$$p_{ij} = \mu + g_i + e_j$$

Hierbij is p_{ij} het fenotype (de fenotypische waarde) van het i -de genotype in het j -de milieu; μ is het populatiegemiddelde. De fenotypische variatie kan uitgedrukt worden in de variantie van p , s_p^2 of eenvoudig V_p .

$$V_p = V(\mu + g + e) = V(g + e) \quad (\mu \text{ is een constante en dus is } V_\mu = 0)$$

Wanneer de genotypische variatie en de verschillen in het milieu niet gecorreleerd zijn en bij een goed warren over het proefveld is dat zo, dan geldt: $V(g + e) = Vg + Ve$. Dit leidt tot $V_p = Vg + Ve$. De veredelaar is met name geïnteresseerd in Vg . Rasverbetering vindt hierin zijn basis. Een belangrijke vraag voor de veredelaar is wel: Welk deel van de fenotypische waarde berust op genotypische verschillen en welk deel op milieuverschillen?

Een voorbeeld van de aar lengte van 10 aren van een zuiver (homozygoot en homogeen) tarweras (zelfbevruchter) en van rogge (kruisbevruchter) laat dit zien (tabel 5.5).

Tabel 5.5. Aar lengten in mm per plant van 10 planten van een zuiver tarwe ras en een roggeras.

individu	tarwe	rogge
1	89	119
2	93	131
3	91	101
4	85	115
5	95	124
6	96	100
7	93	94
8	89	108
9	88	91
10	86	117
$\bar{x}$	90.5	110
s_x	3,72	13,31

De roggearen variëren veel meer in aarlengte dan de tarwe. Bij tarwe is g_i steeds 0, want er is geen genetische variatie. De planten zijn homozygoot en homogeen. De verschillen tussen tarweplanten zijn veroorzaakt door milieu-effecten. Bij rogge mogen we wel een belangrijke genetische variatie verwachten. Als we nu eens aannemen dat de variantie door het milieu (V_e) veroorzaakt bij tarwe en rogge even groot is dan is het aandeel V_g in de totale variantie (V_p) te meten:

$$V_p \text{ tarwe} = 3,72^2 = 13,84 = V_e$$

$$V_p \text{ rogge} = 13,31^2 = 177,16 = V_g + V_e$$

$$V_g = V_p - V_e = 177,16 - 13,31 = 163,32$$

Bij rogge is er sprake van een grote genetische variantie in relatie tot de milieuvariantie. Het aandeel van de genetische variantie in de totale variantie wordt uitgedrukt in het begrip *heritability*. Heritability of de erfelijkheidsgraad is het aandeel van de fenotypische variantie dat aan erfelijke factoren is toe te schrijven.

In dit voorbeeld is de heritability voor aarlengte in deze roggepopulatie:

$$h^2 = \frac{163,32}{177,16} = 0,92$$

Algemeen is de formule voor heritability:
$$h^2 = \frac{V_g}{V_p} = \frac{V_g}{V_g + V_e}$$

h^2 is minimaal 0. Er is dan slechts milieuvariantie. Het genotype speelt geen rol. Selectie in een dergelijke populatie is niet zinvol.

h^2 is maximaal één. De fenotypische verschillen worden uitsluitend door genotypische verschillen veroorzaakt. Selectie is in dit geval uiterst zinvol.

5.2.2 Genotype x milieu interactie

In het voorgaande werd impliciet verondersteld dat het genotypisch effect onafhankelijk van het milieu is. Dit is echter niet. Het ene gerstas bijvoorbeeld heeft de hoogste opbrengsten in Drente (droge zandgrond) en het andere in Zeeland (zeeklei). Er is dan sprake van genotype-milieu interactie en deze wordt altijd samen met de genotypische waarde gemeten.

De formule voor het fenotype wordt dan:

$$p_{ij} = \mu + g_i + g_i e_j + e_j$$

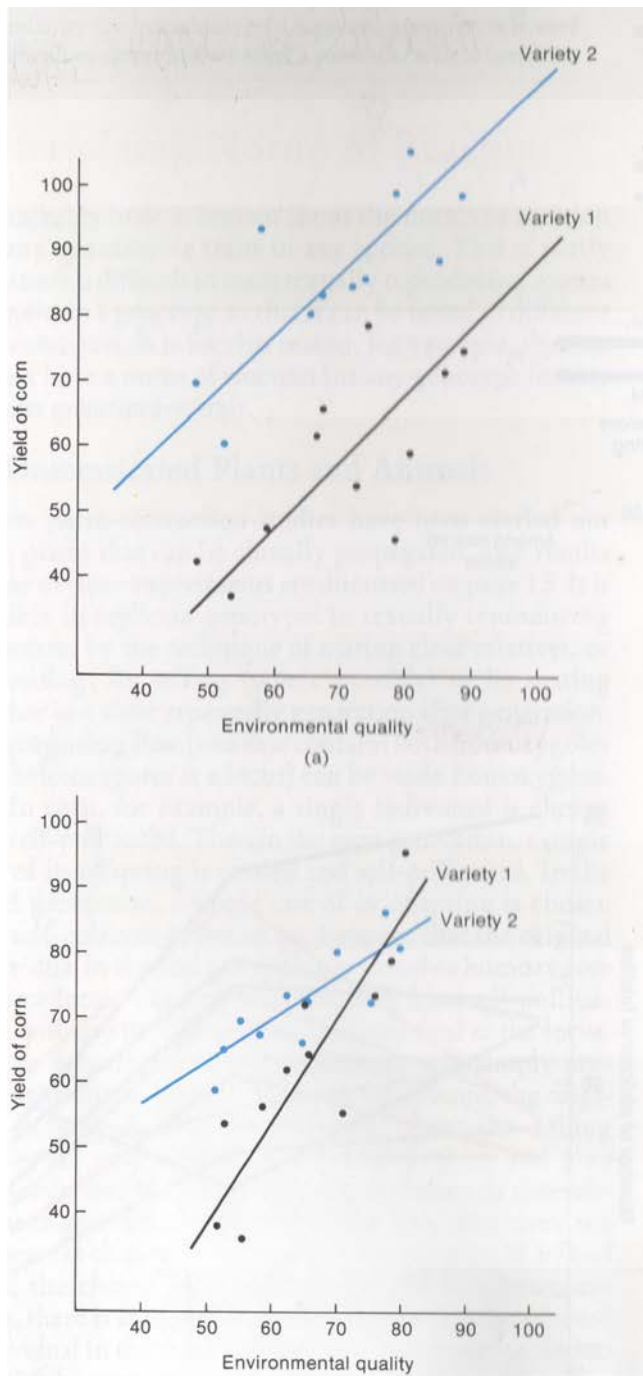
of wel:

$$V_p = V_g + V_{g \times e} + V_e$$

Voor veredelaars die hun veredeling in Nederland doen, is het belangrijk te weten hoe hun nummers zich elders manifesteren. Een voorbeeld van genotype x milieu interactie laat figuur 5.3 zien.

De opbrengsten van twee graanrassen worden ingedeeld aan de hand van gegevens van verschillende telers, onder verschillende milieu omstandigheden (100 is optimale milieu omstandigheid). Ras 1 is een ouder ras, daar waar ras 2 een nieuw ontwikkeld graanras is. Er

is onderzoek gedaan op lage plantdichtheid, wat vooral werd gebruikt toen ras 1 werd ontwikkeld, en hogere standdichtheid, waarin ras 2 is ontwikkeld. Onder de nieuwe, hoge, plantdichtheid presteert ras 2 altijd beter dan ras 1. Onder de oude omstandigheden blijkt echter het volgende: ras 2 is minder gevoelig voor verschillende milieuomstandigheden (te zien aan het feit dat de grafiek vlakker loopt, dan die van ras 1). En hiernaast dat onder lage plantdichtheid ras 2 het zowaar slechter doet onder optimale milieu omstandigheden dan ras 1. Daaruit kan men concluderen dat de opbrengst toename van ras 2 verre van overtuigend is van ras 1. (In de grafiek liggen de verschillende punten onder de “oude plantdichtheden” van zowel ras 1 als 2 dicht bij elkaar).



Figuur 5.6. Opbrengst van 2 maïsrassen in verschillende milieus: a) bij hoge plantdichtheid en b) bij lage plantdichtheid (uit: Griffiths et al., 1996)

5.2.3 Componenten van genetische variatie

Tot nu toe zijn alle geneffecten op een hoop geveegd, voor een goed begrip van wat er gebeurt bij bijvoorbeeld kloonselectie en massaselectie, is het van belang verschillende componenten te onderscheiden.

Voor 1 locus kan onderscheid worden gemaakt tussen *additieve* genwerking (bekend als intermediaire erfelijkheid), *onvolledige* dominantie, *volledige* dominantie en *overdominantie* (een van de verklaringen voor heterosis). De verschillen en overeenkomsten tussen genwerkingen staan in het volgende overzicht. De getallen op de fenotypeschaal kunnen bijvoorbeeld absolute waarden zijn voor de aanwezigheid van anthocyaan. 0,0 is dan wit, 0,5 licht-rose, 1,0 rose, 1,5 licht-rood, 2,0 rood en 2,5 donker-rood.

Tabel 5.6. Plaats van de genotypen op een fenotypeschaal.

Fenotypeschaal	Additieve genwerking	Onvolledige dominantie	Volledige dominantie	Overdominantie
0,0	-aa-	-aa-	-aa-	-aa-
0,5		-Aa-		
1,0	-Aa-	of		
1,5		-Aa-		
2,0	-AA-	-AA-	-Aa- en -AA-	-AA-
2,5				-Aa-

De genetische variantie bestaat dus deels uit variantie veroorzaakt door de additieve component en deels uit variantie veroorzaakt door de dominantiecomponent.

Voor een veredelaar is het heel nuttig te weten of er in zijn populatie vooral sprake is van additieve genwerking of dat dominantie belangrijk is. Alleen bij kloonselectie komen alle typen genwerkingen in de volgende generatie terug. Eigenlijk is de volgende generatie geen volgende generatie omdat er geen sprake is van generatieve vermeerdering. Wat dat betreft is kloonselectie de makkelijkste selectiemethode.

In geval van overdominantie wordt snel duidelijk dat selectie van de beste planten niet tot verbetering leidt bij door zaad vermeerderde gewassen, terwijl er wel genetische variatie is omdat de heterozygote planten telkens weer uitsplitsen in dezelfde verhoudingen. Kloonselectie of het maken van hybriden ligt dan voor de hand.

Voor 2 (en meer) loci kan naast additieve en en dominantie-effecten ook interactie tussen de genenparen (epistasie) een rol spelen. In onderstaande schema's is steeds de fenotypische waarde weergegeven in verschillende situaties. Aangenomen is dat zowel locus a als locus b in homozygoot-dominante vorm 2 eenheden bijdragen aan de eigenschap.

A/a en B/b additief

	-bb-	-Bb-	-BB-
-aa-	0	1	2
-Aa-	1	2	3
-AA-	2	3	4

A/a dominant en B/b additief

	-bb-	-Bb-	-BB-
-aa-	0	1	2
-Aa-	2	3	4
-AA-	2	3	4

A/a en B/b dominant

	-bb-	-Bb-	-BB-
-aa-	0	2	2
-Aa-	2	4	4
-AA-	2	4	4

A/a dominant, B/b additief en recessieve epistasie

	-bb-	-Bb-	-BB-
-aa-	0	0	0
-Aa-	2	3	4
-AA-	2	3	4

In het laatste voorbeeld bestaat de genetische variantie bestaat deels uit variantie veroorzaakt door de additieve component, deels uit variantie veroorzaakt door de dominantiecomponent en deels uit variantie als gevolg van de interactiecomponent (het *epistatische* effect, zie paragraaf 2.4.3).

5.2.4 Heritability in broad sense

Bij de reeds bekende heritability ging het, zonder dat dat werd aangegeven, om de zogenaamde *heritability in broad sense*. Dat wil zeggen dat alle genetische varia(n)tie meegenomen wordt om de heritability uit te rekenen. Alleen in geval van kloonselectie kun je alle componenten van genetische varia(n)tie selecteren. Zoals bekend kan de heritability variëren tussen 0 (geen genetische variatie en dus is het zinloos om te selecteren) en 1 (uitsluitend genetische variatie en geen milieu-invloed).

Een voorwaarde voor succes in de veredeling is de aanwezigheid van voldoende genetische variatie. Daarom worden meestal zoveel mogelijk verschillende genotypen met elkaar gecombineerd bij de start van het veredelingsprogramma om genetische variatie te krijgen. Het is opmerkelijk te zien dat regelmatig toch wordt geselecteerd in ‘populaties’ zonder genetische variatie zoals:

- selectie op boongrootte in een zelfbevruchter
- selectie van de beste hybride-aspergeplant, hybride-tomatenplant of
- beste chrysantenplant na vegetatieve vermeerdering.

Schatting van de heritability helpt de veredelaar bij het kiezen van de beste, voordeligste of snelste selectiemethode. Zo is het natuurlijk onzin om een gewarde blokkenproef te doen bij de selectie op witte of rode bloemen met een heritability van 1 (kwalitatieve eigenschap dus). Wil je bij aardappel het zetmeelgehalte via selectie verhogen dan is een eenvoudige gewarde blokkenproef op 1 locatie bijna zinloos. Er is veel meer voor nodig om redelijk betrouwbaar betere typen te vinden.

Veronderstel dat we de heritability van drie eigenschappen bij de gerbera willen weten, bijvoorbeeld bloemproductie in aantal bloemen per plant, steellengte en bloemdiameter. Gerbera's kunnen met behulp van in vitro technieken vegetatief worden vermeerderd. De proefopzet ziet er bijvoorbeeld als volgt uit; een aantal klonen wordt paarsgewijs met elkaar gekruist en van iedere kruising worden 100 zaailingen (willekeurig gekozen) tot klonen vermeerderd. Laten we 1 kruising verder volgen. Van iedere kloon worden 20 planten uitgezet in veldjes van 10 planten (2 parallellen) . De ouders komen meermalen in de proef voor, elk 10 keer. In totaal zijn er 220 veldjes van ieder 10 planten. Per veldje wordt het aantal geoogste bloemen, de steellengte en de bloemdiameter bepaald. De laatste twee aan een aantal, niet alle, bloemen die aselekt worden gekozen. De ouderveldjes komen gewaard voor over het proefveld.

De resultaten staan in tabel 5.7. Hierin zijn de gegevens van de eerste 10 klonen aangegeven evenals de gemiddelden van de 100 klonen en van de beide ouders P_1 en P_2 . Men kan een variantieanalyse op de gegevens van de 100 klonen toepassen. De resultaten daarvan staan in de daaropvolgende tabel (tabel 5.8). Hieruit kan men de heritability in broad sense voor de drie eigenschappen schatten.

In de tabel valt op dat zowel voor het aantal bloemen als voor de steellengte, het gemiddelde van de klonen (die ontstaan zijn na kruising van $P_1 \times P_2$) lager is dan beide ouders, voor alle eigenschappen is de F_1 minder dan het gemiddelde van de ouders. Kun je dat verklaren?

Tabel 5.7. Waarnemingen van 3 eigenschappen aan 100 gerberaklonen en hun ouders in de parallellen I en II.

Kloon	Aantal bloemen per plant		Steellengte in cm		Bloemdiameter in mm	
	I	II	I	II	I	II
1	12	18	28	36	102	98
2	26	20	38	32	86	82
3	8	28	44	48	98	98
4	30	32	38	40	74	76
5	12	8	45	47	95	101
6	23	21	44	38	82	84
7	24	10	34	32	86	94
8	16	18	34	43	96	90
9	26	14	42	37	80	84
10	4	16	46	38	100	92
Gemiddeld	18,0	18,6	39,1	39,8	89,6	90,4
P_1	21,4	21,6	46,2	46,9	86,4	86,8
P_2	27,2	27,6	40,4	40,6	94,0	94,8

Tabel 5.8. Variantie-analyse voor 3 eigenschappen van 100 gerberaklonen.

Variatiebron	Df	Aantal bloemen		Steellengte		Bloemdiameter		
		Kwadraten som	gem.	Kwadraten som	gem.	Kwadraten som	gem.	
Klonen	99 (a-1)	7323	74,0	3874	39,1	12938	130,7	$V_e + b \cdot V_g$
Parallellen	1 (b-1)	2		3		3		
Proeffout	99	5120	51,7	1652	16,7	1277	12,9	V_e
Totaal	199	12445		5529		14218		

V_e = milieu-invloed, proeffout, V_g = genetische variatie

De twee parallellen geven een schatting van de proeffout. Dit is de variantie veroorzaakt door het milieu, V_e . De variantie veroorzaakt door de klonen is niet alleen genotypische variantie. De gemiddelde kwadratensom voor klonen is een schatting van de proeffout, V_e en $2 * V_g$. V_g is te schatten uit de gemiddelde kwadraatsom op de volgende wijze:

$$\begin{aligned}\text{Gemiddelde kwadratensom klonen} &= V_e + 2 * V_g \quad (2 \text{ is het aantal parallellen}) \\ V_g &= (\text{gem. kwadratensom klonen} - V_e)/2\end{aligned}$$

De genetische variatie voor de 3 eigenschappen kan dus eenvoudig worden uitgerekend:

$$\begin{aligned}\text{Genetische variantie voor aantal bloemen} &= (74,0 - 51,7)/2 = 11,15 \\ \text{Genetische variantie voor steellengte} &= (39,1 - 16,7)/2 = 11,20 \\ \text{Genetische variantie voor bloemdiameter} &= (130,7 - 12,9)/2 = 58,90\end{aligned}$$

De heritabilities zijn dan voor:

$$\begin{aligned}\text{aantal bloemen } h_b^2 &= 11,15 / (11,15 + 51,7) = 0,18 \\ \text{steellengte } h_b^2 &= 11,20 / (11,20 + 16,7) = 0,40 \\ \text{bloemdiameter } h_b^2 &= 58,90 / (58,90 + 12,9) = 0,82\end{aligned}$$

De heritabilities lopen dus sterk uiteen. Selectie voor aantal bloemen is zeer lastig, voor bloemdiameter niet moeilijk. De ouders waren voor deze schattingen niet nodig. Maar een kweker wil ook graag weten wat de F_1 's doen in relatie tot de ouders. Het gemiddelde van de nakomelingschap toont een sterkere terugval in vergelijking met de ouders (die geselecteerd waren voor het grote aantal, vrij langgesteelde, grote bloemen). Deze terugval is het grootst bij de laagste heritability en het minst bij de hoge heritability, een vaker voorkomend verschijnsel. In de andere kruisingen vindt men vermoedelijk andere heritabilities, maar de volgorde, laag, matig, hoog zal ongetwijfeld weer terugkomen.

Een punt dat nog niet ter sprake kwam is, dat de schattingen van de V_g gedaan werden aan de hand van waarnemingen in één milieu. Daardoor worden genotype x milieu-interacties verstrengeld met de genotypische effecten. De hier geschatte V_g is dus eigenlijk de gezamenlijke $V_g + V_{gxe}$ - variantie. Nu is het kasmilieu veel beter (uniform) te regelen dan het milieu in de volle grond, maar de heritability in broad sense zal wel iets overschat zijn.

5.2.5 Heritability in narrow sense

De *heritability in narrow sense* wordt berekend door niet alle genetische variantie mee te nemen, maar slechts de variantie veroorzaakt door additieve effecten. Aan de hand van een modelpopulatie (tabel 5.9) waarvan alle effecten bekend zijn, wordt een en ander toegelicht.

Tabel 5.9. Fenotypische, genotypische en andere waarden van een modelpopulatie

Plant	P Fenotypische waarde	E Milieu- effect	G Genotypische waarde	Breeding value	A Additieve effecten	D+I Niet- additieve effecten
A	10	-3	13 (-7)	16 (-4)	-4	-3
B	10	-4	14 (-6)	14 (-6)	-6	0
C	12	-5	17 (-3)	18 (-2)	-2	-1
D	13	-2	15 (-5)	13 (-7)	-7	2
E	14	-6	20 (0)	23 (3)	3	-3
F	16	3	13 (-7)	14 (-6)	-6	-1
G	17	2	15 (-5)	17 (-3)	-3	-2
H	18	4	14 (-6)	16 (-4)	-4	-2
I	18	-5	23 (3)	22 (2)	2	1
J	19	0	19 (-1)	21 (1)	1	-2
K	19	0	19 (-1)	20 (0)	0	-1
L	21	0	21 (1)	18 (-2)	-2	3
M	21	0	21 (1)	23 (3)	3	-2
N	22	5	17 (-3)	15 (-5)	-5	2
O	22	-4	26 (6)	26 (6)	6	0
P	23	-2	25 (5)	27 (7)	7	-2
Q	24	-3	27 (7)	25 (5)	5	2
R	26	6	20 (0)	19 (-1)	1	1
S	27	2	25 (5)	23 (3)	-3	2
T	28	5	23 (3)	25 (5)	5	-2
U	30	4	26 (6)	24 (4)	4	2
V	30	3	27 (7)	24 (4)	4	3
Gem. (μ)	20	0	20 (0)	20 (0)	0	0
Kwadr.som	768	288	480		395	85
Waarden zonder () zijn inclusief ' μ ', de waarden tussen () zijn exclusief ' μ '						

De fenotypische waarde van een plant bestaat uit μ (gemiddelde waarde van de populatie = 20) plus de genotypische waarde (opgebouwd uit additieve, dominantie en interactie-effecten) plus het milieueffect. De genotypische waarden bestaan uit additieve en niet – additieve effecten. De dominantie en epistatische effecten zijn samen genomen omdat ze in de praktijk ook moeilijk afzonderlijk te meten zijn.

De genotypische waarde voor bijv. plant c is 17. $\mu = 20 - 2$ (additief effect) - 1 (niet additief effect). De breeding value van plant c = $\mu +$ additief effect = $20 - 2 = 18$.

De heritability in broad sense is in deze modelpopulatie $h_b^2 = 480/768 = 0,625$.

De heritability in narrow sense is in deze modelpopulatie $h_n^2 = 395/768 = 0,514$

1. Massaselectie (kruisbevruchter).

De 6 beste planten (q, r, s, t, u, v) worden geselecteerd en bloeien gezamenlijk af. De verwachting is dat het gemiddelde waarde van de nakomelingen van deze 6 planten gelijk is aan 20 (het populatiegemiddelde) plus het gemiddelde van de additieve effecten (3,3) en dus uitkomt op 23,3

2. Selectie op algemene combinatiegeschiktheid.

Alle planten, of desnoods alleen de 50% beste planten worden 'getopcrossed' en de nakomelingschappen getest. Op basis daarvan worden de planten o, p, q, t, u en v geselecteerd met een verwachte gemiddelde waarde van de nakomelingschappen van 25,2.

3. Kloonselctie.

Als de planten vegetatief worden vermeerderd tot kloontjes in herhalingen, dan is het mogelijk de genotypische waarde van de planten te schatten en dan zullen de 6 beste planten dus o, p, q, s, u en v zijn. De verwachte gemiddelde waarde voor de nakomelingschappen wordt dan 26,0. De vooruitgang via kloonselctie is het grootst omdat alle genetische effecten worden mee geselecteerd.

Onder de *breeding value* van een plant wordt de som van de gemiddelde genetische waarde en additieve effecten verstaan. Planten met een hoge breeding value zullen na kruising in het algemeen goede resultaten geven, anders gezegd een hoge algemene combinatiegeschiktheid hebben. In bovenstaande tabel kun je zien dat planten die er fenotypisch niet goed uitzien (plant e bijvoorbeeld) toch interessant kunnen zijn in kruisingen. Andersom kunnen planten goed scoren (plant r) en toch in kruisingen tegenvallen. De breeding value geeft de waarde van de plant in het veredelingsprogramma weer.

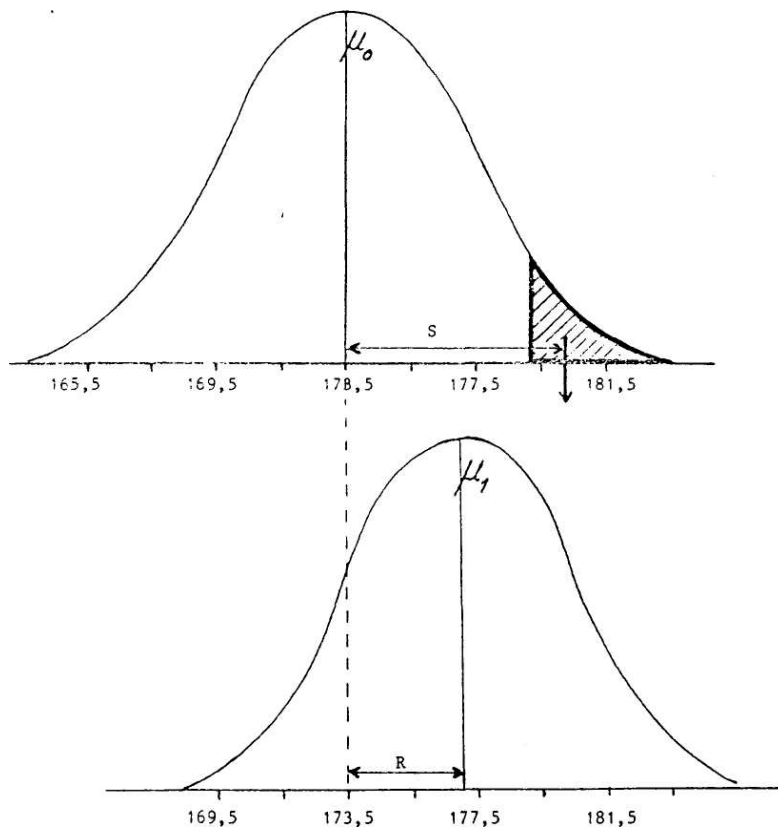
5.3 Selectieintensiteit en -response

De belangrijkste kracht in de evolutie is selectie, meestal door verschillen in reproductie, gebaseerd op erfelijke verschillen. In onze land- en tuinbouwgewassen onderscheiden we natuurlijke selectie en kunstmatige selectie.

Kunstmatige selectie is het voortdurend verwijderen van ongewenste genotypen om bepaalde genotypen een groter aandeel te geven in de populatie. Natuurlijke selectie kan de kunstmatige selectiedruk soms weer te niet doen. Vooral bij massale vermeerdering van een ras door zaad en zonder al te veel kunstmatige selectie, kan een eerdere kunstmatige selectie door natuurlijke selectie ongedaan worden gemaakt.

Hebben we te maken met kwalitatieve eigenschappen, dan is het dikwijls mogelijk om de genetische achtergrond van een eigenschap te analyseren. Als we hier dan achter zijn gekomen dan is het mogelijk de juiste selectieprocedure te kiezen. Zo is bijvoorbeeld fenotypische selectie heel effectief als de eigenschap door 1 gen wordt bepaald en intermediair overerft, of wanneer het gewenste gen recessief vererft. Wanneer het gewenste gen dominant vererft dan is fenotypische selectie niet in staat om recessieve allelen volledig te elimineren. Nakomelingschapselectie (in feite genotypische selectie) zoals lijnselectie en familieselectie, stelt ons wel in staat AA- van Aa-planten te onderscheiden. Met kwantitatieve variantie is een dergelijke genetische analyse niet mogelijk.

We dienen nu de theorie van de polygene overerving weer op te halen. We veronderstellen een normale verdeling voor de betreffende eigenschap, die wordt beschreven door zijn gemiddelde μ en zijn standaardafwijking s . De selectierespons R wordt nu gedefinieerd als het verschil tussen de gemiddelde fenotypische waarde van de nakomelingschap van de geselecteerde populatie en van de oorspronkelijke ouderpopulatie voor de selectie (zie figuur 5.4).



Figuur 5.4. Verdeling van de lengte van *Aconitum napellus* (monnikskap) in cm. Het gearceerde deel is het geselecteerde deel van de uitgangspopulatie met gemiddelde μ_0 . De populatie die verkregen wordt uit het geselecteerde deel heeft een gemiddelde μ_1 . S is de selectieintensiteit, R is de selectierespons ofwel het selectieresultaat.

Onder de *selectie-intensiteit* (S) wordt meestal het percentage planten verstaan dat voor de volgende generatie gaat zorgen. De selectie-intensiteit wordt ook wel uitgedrukt als gemiddelde waarde van de geselecteerde planten in vergelijking met de gemiddelde waarde van de gehele uitgangspopulatie.

De selectieresponse R afhankelijk van:

1. de aanwezige variatie V_p in de basispopulatie;
2. de heritability van de betrokken eigenschap en;
3. de selectie-intensiteit.

De selectierespons ziet er als formule als volgt uit: $R = k * s_p * h^2$,
waarbij:

s_p = de standaardafwijking van de uitgangspopulatie

h^2 = heritability

k = selectie-intensiteit

De k-waarde hangt af van het percentage planten dat wordt geselecteerd (zie tabel 5.10).

Tabel 5.10. k-waarde in relatie tot het percentage geselecteerde planten.

% geselecteerde planten	2	5	10	20	30
k-waarde	2,64	2,06	1,76	1,40	1,16

Voorbeeld

	μ	s_p	V_p	V_a	V_e
ouders	15	2	6	4	3
nakomelingen	20,2	1,5	4,3	2,5	3

Ouders:

$$h^2 = V_A/V_P = 4/6 = 0,67$$

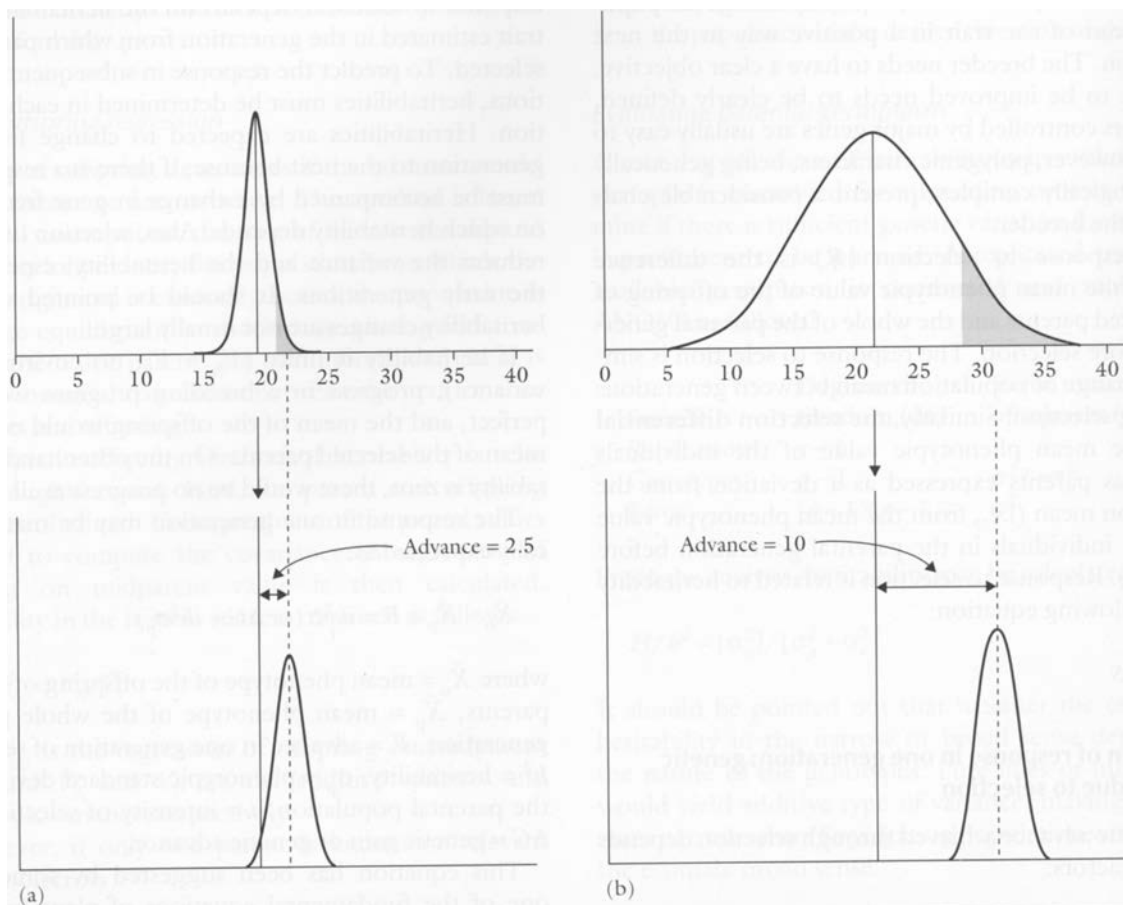
uitgaande van 10% geselecteerde planten, $R = 1,76 \times 2 \times 0,67 = 2,36$

Nakomelingen:

$$h^2 = V_A/V_P = 2,5/4,3 = 0,58$$

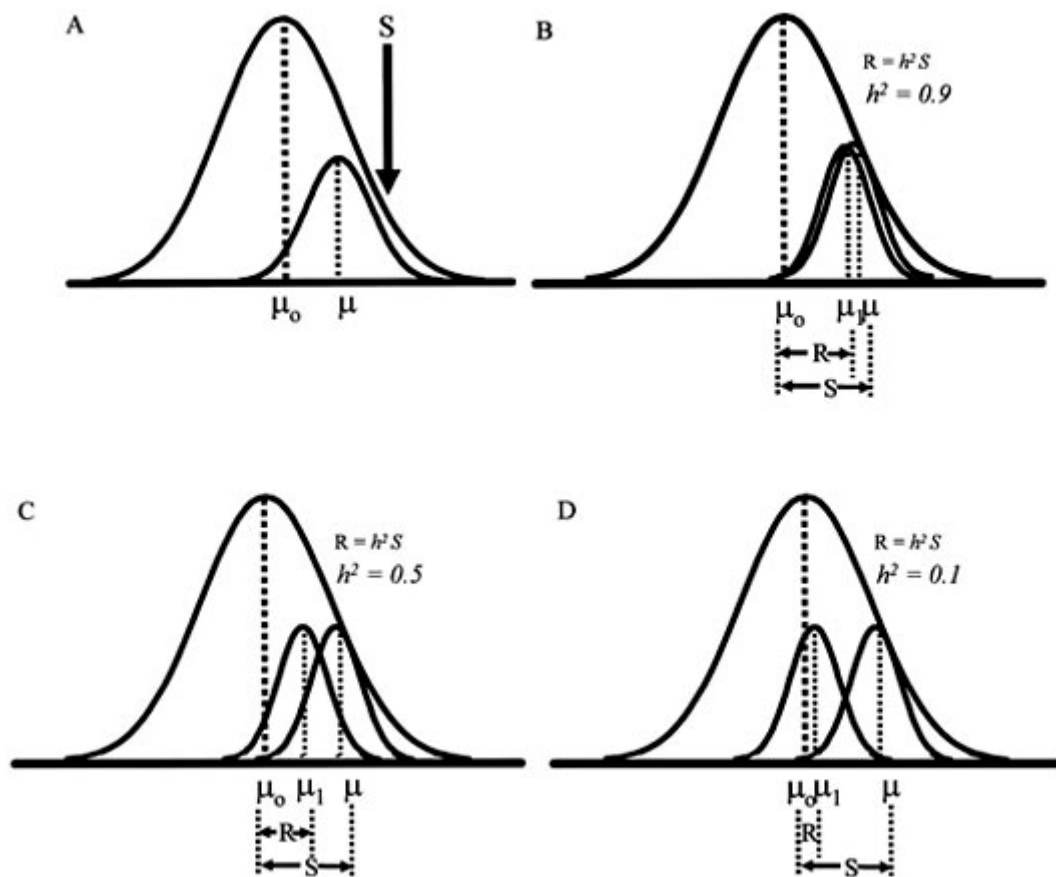
evens 10 % selectie, $R = 1,76 \times 1,5 \times 0,58 = 1,53$

Als een populatie een kleine variatie heeft, zijn er voor de veredelaar weinig selectie mogelijkheden en zal, ondanks een hoge heritability, het selectieresultaat minder zijn dan dat een veredelaar kan selecteren in een populatie met veel variatie (zie figuur 5.5).



Figuur 5.5. Het effect van fenotypische variatie op het selectieresultaat. (a) Als de fenotypische variatie te klein is, zal de genetische variatie waaruit geselecteerd kan worden beperkt zijn en is het selectieresultaat gering. (b) Het omgekeerde is ook waar als de fenotypische variatie groot is (Bron: Acquaah, 2007).

In onderstaande figuur is te zien dat het selectieresultaat, de selectierespons (R) bij een constante selectie-intensiteit (S) enorm afhangt van de heritability. Bij een grote heritability kunnen eenvoudige selectiemethoden al groot effect hebben.



Figuur 5.6. Selectieresultaat bij verschillende heritabilities: $h^2 = 0,9$ (B), $h^2 = 0,5$ (C) en $h^2 = 0,1$ (D) (Bron: <http://www.scielo.cl/>).

De heritability in de formule hangt af van de selectiemethode. Bij kloonselectie wordt alle genetisch variatie meegenomen en kan in de formule dus de heritability in broad sense worden gebruikt. In alle andere gevallen wordt de heritability in narrow sense gebruikt.

Uit de formule $R = k * V_p * h^2$ is het duidelijk dat er in principe vier mogelijkheden zijn om de snelheid van de response te verbeteren:

1. Het vergroten van de genetische variatie is het eerste waar je aan denkt. Dit is echter vaak niet zonder problemen. Introductie van nieuwe genetische variatie voor gewenste eigenschappen gaat immers vaak ook gepaard met introductie van ongewenste genen.
2. De heritability kan slechts worden vergroot door reductie van de milieu-variatie. Dit kan door aandacht te besteden aan een betere teelttechniek en management.
3. De derde mogelijkheid, het verhogen van de selectie-intensiteit lijkt een eenvoudig middel om de response te verbeteren. In het geval van een vegetatief vermeerderd gewas of een zelfbevruchter is dat ook zo, maar bij een kruisbevruchter

moeten we voorzichtig zijn. Selectie van te weinig planten leidt tot inteelt, verlies van gunstige eigenschappen en fixatie van ongunstige genen.

4. Men zou kunnen zoeken naar een milieu waarin de verschillen tussen de verschillende genotypen beter tot uitdrukking komen, het zoeken naar een beter discriminerend milieu.

Literatuurlijst

Biemans, A.L.B.M., et al., 2000. Fundamentele biologie. Bohn, Stafleu, Van Loghem, Houten.

Campbell, N.A., 1996. Biology. Benjamin Cummings, California.

Griffiths, A.J.F., 1996. An introduction to genetic analysis. Freeman and Company, New York.

Sleeper, D.A. en J.M. Poehlman, 2006. Breeding field crops. Blackwell Publishing, Iowa.

Hermesen, J.G.Th., 1984. Genetische variatie. Deel III: genetische manipulatie in vivo. Plantenveredeling, Landbouwniversiteit Wageningen.

Acquaah, G., 2007. Principles of plant genetics and breeding. Blackwell Publishing, Oxford.

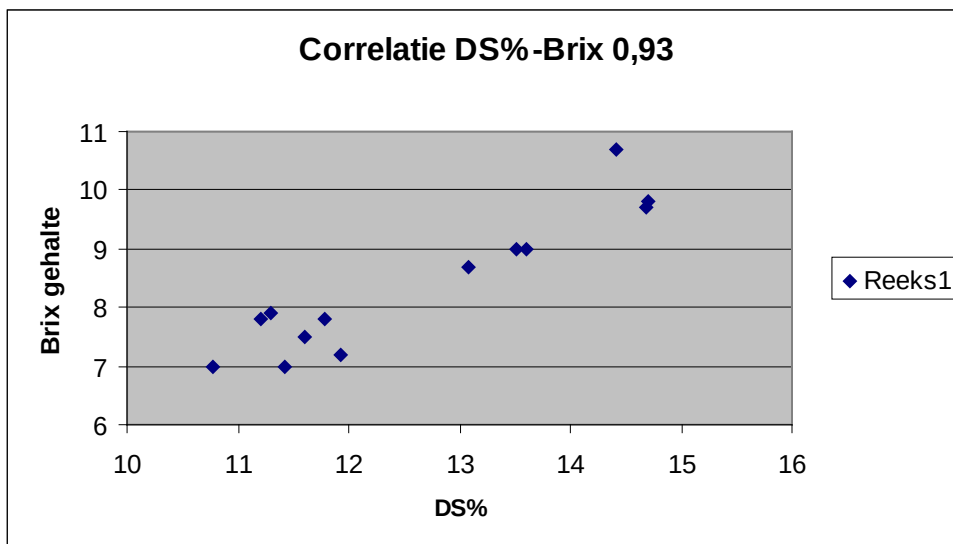
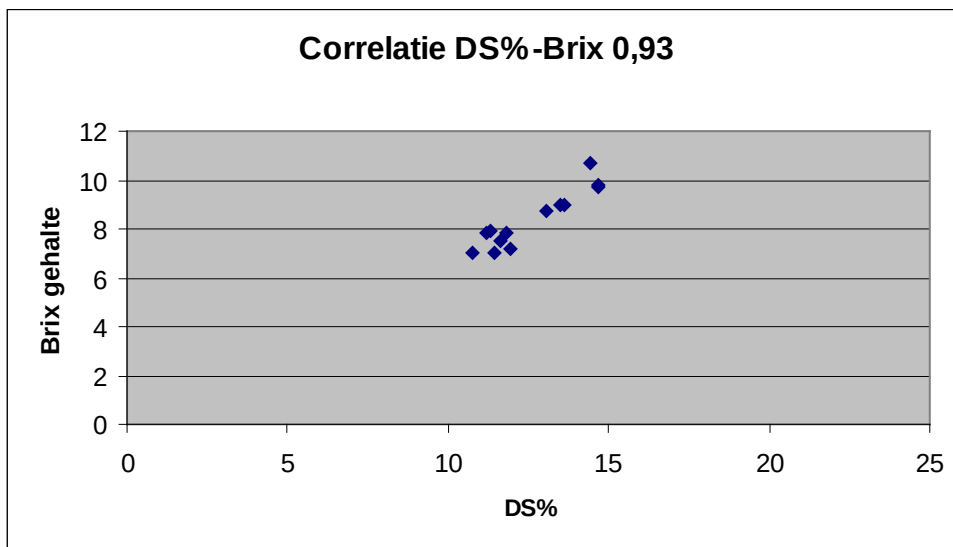
Antwoorden opdrachten

Par. 5.1.3

Antwoorden

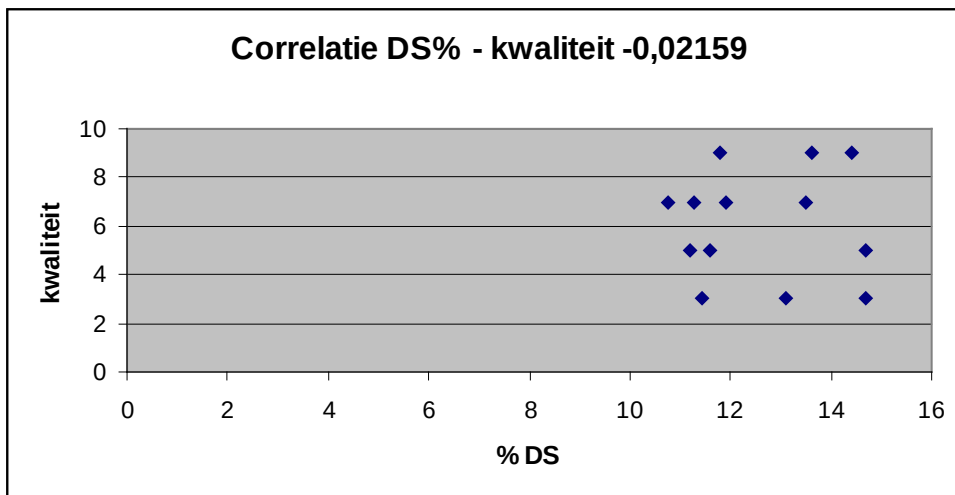
1a. De correlatie tussen % droge stof en % BRIX is 0,932101. Dat wil zeggen dat men door te selecteren op droge stof, tevens selecteert op % BRIX. In de praktijk betekent dat men geld en tijd kan besparen door slechts één test uit te voeren. Bij wortelen is het bepalen van de drogestof bijvoorbeeld sneller en makkelijker. Dus het is belangrijk om je te realiseren bij alle testen die je doet of er correlaties zouden kunnen zijn.

1b. Welke grafiek is beter?



2a. De correlatie tussen % droge stof en kwaliteit is -0,02159. De correlatie tussen % Brix en kwaliteit is 0,115587.

2b. Er is geen correlatie.



3. De eigenschappen % droge stof en % Brix zijn gemeten, terwijl de eigenschap kwaliteit visueel bepaald is. De droge stof bestaat uit suikers en andere inhoudstoffen die jet met de Brix meting ook bepaald, dus in de synthetische processen in de plant ligt dit op eenzelfde (closely related) genotype of pathway.

De kwaliteitsaspecten die uiteindelijk een goede kwaliteit opleveren zijn zeer divers, zoals gladheid, model, kleur, etc. Dit ligt op verschillende genen en de kans dat je tussen al deze aspecten in combinatie met een eigenschap als Brix of droge stof die je niet met het blote oog kunt beoordelen een correlatie vindt, is nihil.