A. A. Franken

Proefstation voor de Groenteteelt in de Vollegrond in Nederland, Alkmaar

Geslachtskenmerken en geslachtsovererving bij asperge



1969 *Centrum voor landbouwpublikaties en landbouwdocumentatie*

Wageningen

De auteur promoveerde op een gelijkluidend proefschrift tot doctor in de landbouwwetenschappen aan de Landbouwhogeschool te Wageningen.

Deze publikatie verschijnt tevens als Mededeling 48 van het Proefstation voor de Groenteteelt in de Vollegrond in Nederland.

© Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie, Wageningen, 1969.

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm, of op welke andere wijze ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.
No part of this book may be reproduced and/or published in any form, by print, photoprint, microfilm or any other means without written permission from the publishers.

Inhoud

1 Inleiding 1

2 Beknopte bespreking van de literatuur 4
2.1 Geslacht van de planten 4
2.2 Geslachtsovererving 4
2.3 Cytologisch onderzoek 5
2.4 Secundaire geslachtskenmerken 6

3 Secundaire geslachtskenmerken 7
3.1 Waarnemingen aan zaad en jonge planten 7
3.2 Groeiwaarnemingen op een tweejarig veld 12
3.3 Waarnemingen op jonge producerende velden 15
3.4 Waarnemingen op oude praktijkvelden 24
3.5 Voetziekte-aantasting en geslacht 25

4 Beïnvloeding van de verhouding tussen mannelijke en vrouwelijke planten 27
4.1 Economische betekenis van een zuiver mannelijke aanplant 27
4.2 Selectie op het zaaiveld 28
4.3 Plantgewicht en geslacht 28
4.4 Regeneratie en geslacht 29
4.5 Verschil in gevoeligheid voor kaliumchloraat 31
4.6 Invloed van de ouderdom van het stuifmeel op het geslacht 32
4.7 Grootte van de stuifmeelkorrels en geslacht 33

5 Bloemvormen en bessenproduktie 35
5.1 Bloemen van vrouwelijke, mannelijke en andromonoecische planten 35
5.2 Verschil in ontwikkeling van de stamper in bloemen aan dezelfde stengel 38
5.3 Aantal bloemen en geslacht 39
5.4 Bloeiperiode en geslacht 39
5.5 Bessenproduktie 39
5.6 Bloei van zeer jonge planten 40

6 De genetische weg tot een mannelijke aanplant 41
6.1 Ontstaan van YY-planten 41
6.2 Verschillen tussen XY- en YY-planten 42
6.3 Cytologisch onderzoek 45

7 Andromonoecie als verschijnsel 47
7.1 Stamperontwikkeling en bessenproduktie 47
7.2 Invloed van daglengte en temperatuur op de mate van andromonoecie 47
7.3 Andromonoecie en leeftijd 50
7.4 De invloed van de andromonoecie op aantal en dikte van de stengels 51
7.5 Andromonoecie en grootte van de stuifmeelkorrels 51
7.6 Bespuitingen met gibberellazuur 52

8 De overerving van andromonoecie 54
8.1 Groepering van de proeven 54
8.2 Kruising van diverse XX-planten met één YY-plant en van één XX-plant met diverse YY-planten 54
8.3 De mate van andromonoecie in de I_1, I_2 en I_3 en in kruisingen van I_1- en I_2- planten met één XX-plant 65
8.4 De mate van andromonoecie in reciproke kruisingen 70
8.5 Discussie 76

9 Handleiding voor het kweken van een mannelijk ras 84
9.1 Alle planten moeten mannelijk zijn 84
9.2 Het mannelijk ras moet ook produktief zijn 86
9.3 Zaadproduktie 87
9.4 Het kweken van een geheel mannelijk F_1-ras gebaseerd op inteeltlijnen 88
9.5 Discussie 92

Samenvatting 94

Summary 98

Literatuur 102

1 Inleiding

De teelt van asperges in Nederland is de laatste jaren sterk ingekrompen, van 5010 ha in 1963 tot 3390 ha in 1968, door de steeds hoger wordende arbeidskosten. Wil ze winstgevend blijven dan zal de opbrengst per hectare moeten stijgen. Naast de gebruikelijke selectiemethoden zou de mogelijkheid bestaan aan de hand van verschillen in opbrengst tussen de ♀ en de ♂ planten in deze richting iets te bereiken.

Zodoende is het doel van het onderzoek geweest:

1. nagaan van de verschillen tussen de ♀ en de ♂ planten en dit zo goed mogelijk kwantitatief weergeven;
2. een analyse van de factoren, die de geslachtsovererving en geslachtsuitdrukking beïnvloeden, en hun betekenis voor de veredeling bepalen.

Het uitgangspunt was de vanouds in Nederland geteelde 'Roem van Brunswijk'. Het gaat hierbij om een zeer heterogeen ras waarvan gedurende de jaren 1947 tot 1950 door het Instituut voor de Veredeling van Tuinbouwgewassen (IVT) te Wageningen op praktijkvelden bij Bergen op Zoom en Wijchen zaad van andromonoecische planten is verzameld dat diende als uitgangspunt voor verder selectiewerk. Het hier behandelde veredelings-onderzoek heeft grotendeels betrekking op dit materiaal. Daarnaast is materiaal van de kruising 'Mary Washington' × selectie 'Beeren' gebruikt. Deze kruising is in 1947 gevormd en is het produkt van een aantal ♀ planten van het Amerikaanse ras Mary Washington en een aantal ♂ planten van de selectie Beeren: een selectie uit het ras Roem van Brunswijk.

In het onderzoek werden betrokken:

a. praktijkvelden: velden aangelegd door de teler op de in de praktijk gebruikelijke manier;
b. praktijkproefvelden: aangelegd bij een teler met materiaal van het IVT of van de auteur op de in de praktijk gebruikelijke manier;
c. proefvelden: kleine velden op de proeftuinen te Venlo en Horst met plant- en rijenafstanden en plantdiepten die afwijken van wat in de praktijk gebruikelijk is;
d. kasproeven waarbij het mogelijk was, één generatie per jaar te telen.

De leeftijd van het gewas is gerekend vanaf het plantjaar, zoals in de praktijk gebruikelijk is. Het stengelgewicht heeft betrekking op de geoogste stengel na afsnijden tot 22 cm lengte. De diameter van de stengel werd bepaald op het punt waar hij uit de grond komt. Indien de stengel niet rond was, is de grootste diameter genomen. Het 'stengelprodukt' is de som van de gekwadrateerde diameters van de stengels. De bloemwaarnemingen zijn verricht op het moment dat de bloemen goed open en de onderdelen goed te onderscheiden waren. De waarnemingen op de praktijkvelden zijn,

tenzij anders vermeld, geschied op willekeurig gekozen gedeelten.

Het werk omvatte de volgende punten:

1. onderzoek naar de secundaire geslachtskenmerken bij zaden en zaailingen op jonge en oude velden;
2. pogingen tot beïnvloeding van de geslachtsverhouding vóór het uitplanten op het produktieveld;
3. waarnemingen aan bloemen;
4. pogingen om snel mannelijk overervende planten (YY-planten[1]) te kweken;
5. bepaling van de invloed van de uitwendige omstandigheden op de mate van andromonoecie;
6. proeven om enig inzicht te krijgen in de overerving van het geslacht, in het bijzonder van de andromonoecie.

Het cijfermateriaal dat de proeven opleverde is bewerkt door de Afdeling Bewerking Waarnemingsuitkomsten van de Centrale Organisatie voor Toegepast Natuurwetenschappelijk Onderzoek (ABW/TNO).

Botanische eigenschappen en algemene gegevens over de teelt van asperge

De asperge *Asparagus officinalis* L. is een meerjarig gewas, dat in de vorm van een wortelstok overwintert. In het voorjaar lopen de knoppen uit en vormen stengels, die zich zeer sterk gaan vertakken en voorzien zijn van naaldvormige zijtakjes, phylloclad iën. De bladeren bestaan uit tegen de stengel aanliggende schubben. De assimilatie wordt vrijwel geheel verzorgd door stengel en phylloclad iën. In de herfstmaanden sterft het bovengrondse gedeelte af.

De asperge is een tweehuizig gewas. Er zijn ♂ en ♀ planten, die in jonge velden ongeveer in gelijke aantallen voorkomen. De ♂ planten dragen talrijke bloemen, die 6 meeldraden bezitten. Vaak zijn ze in het bezit van een rudimentair vruchtbeginsel, dat soms uitgegroeid is tot een volledige stamper; in dit laatste geval worden ze andromonoecisch genoemd. De ♀ planten hebben bloemen, bestaande uit 6 rudimentaire meeldraden en 1 stamper, die een vruchtbeginsel en een stijl met 3 stempels bezit. Na bevruchting dragen deze planten bessen, die aanvankelijk groen zijn, maar later in de herfst rood verkleuren. De bessen bevatten 3–6 (bij uitzondering tot 11) zwarte zaden.

Voor een uitvoerige beschrijving van de teelt moge worden verwezen naar Franken *et al.* (1968). In het voorjaar wordt het aspergezaad uitgezaaid op rijen van 40 cm; de afstand in de rij is 7 cm. Een jaar later worden de eenjarige planten op het definitieve produktieveld uitgeplant. De rijenafstand is 160 cm; de afstand in de rij 35 cm en de plantdiepte 20 cm. Dit eerste jaar wordt niet geoogst. Hoewel de planten in het tweede

1. Indien men niet weet welk chromosoom de geslachtsfactor bevat, dient men volgens Sneep (1957) voor de ♀ en ♂ planten de symbolen mm en Mm te gebruiken. In dit onderzoek zijn de symbolen X en Y gebruikt, daar Zilm (1966) in de diakinese van de pollenmoedercellen zeer waarschijnlijk het geslachtschromosoom heeft aangeduid.

levensjaar zijn, wordt het perceel eenjarig genoemd, omdat de ouderdom van de velden wordt gerekend vanaf het plantjaar.

Een tweejarig veld is eveneens nog niet in produktie, behoudens enkele uitzonderingen in het gebied Bergen op Zoom. Het volgende jaar wordt het perceel slechts vier weken geoogst om de planten niet te veel uit te putten. Vanaf het vierde jaar kan het perceel normaal (tot 24 juni) worden geoogst. De vierjarige en oudere percelen zijn dus in volle produktie.

In Nederland kent men de witte teeltwijze. In het voorjaar voor de stengels gaan uitlopen worden de planten afgedekt met een heuvelrug, aspergebed genaamd, waarin de stengels kunnen groeien. Deze blijven wit, daar ze niet in aanraking komen met het zonlicht. Zodra de top van de stengel tegen de oppervlakte komt, breekt de grond boven de stengel open. De stengel wordt gedeeltelijk blootgegraven en met een beitelvormig mes net boven de wortelstok afgesneden. Daarna wordt het oogstgat weer dichtgemaakt. Direct na de oogstperiode worden de aspergebedden afgeploegd, waarna nieuwe stengels kunnen doorgroeien en de planten kunnen assimileren. In het najaar als het loof is afgestorven, wordt het verwijderd. Het daaropvolgende voorjaar kan het perceel weer worden klaargemaakt voor een nieuwe oogstperiode. Een goed produktieveld kan 8 tot 10 jaar worden geoogst.

2 Beknopte bespreking van de literatuur

De in de Inleiding gegeven doelstelling van het onderzoek maakte het mogelijk, de bespreking van de literatuur te beperken tot vier onderwerpen: (2.1) het geslacht van de planten, (2.2) de geslachtsovererving, (2.3) het cytologisch onderzoek en (2.4) de secundaire geslachtskenmerken.

2.1 Geslacht van de planten

Robbins & Jones (1925) en Huchel (1931) onderscheidden reeds meerdere bloemtypen. De eerstgenoemde onderzoekers verdeelden de bloemen in 5 klassen van sterk ♀ tot sterk ♂.

Flory (1932) vond dat alleen bij ♂ planten verschillende bloemtypen voorkomen, waarbij de toename in lengte van de stamper gepaard ging met een afname van de lengte van meeldraden. Shoji & Nakamura (1928) konden de mate van de meeldraad-'degeneratie' vaststellen; daarbij bleek, dat deze voor alle ♀ bloemen vrijwel gelijk was terwijl die van het vruchtbeginsel in de ♂ planten sterk varieerde.

Volgens Peirce & Currence (1962) en Thévenin (1967) komen ook hermafrodiete planten voor. De laatste auteur verdeelt de ♂ planten nog in planten die geen en die welke een geringe bessenproduktie bezitten.

Beeskow (1967) onderscheidt ♀, ♂ en andromonoecische planten, waarbij hij de laatste verdeelt in 4 categoriën.

Wat betreft de aantallen ♂ en ♀ planten vermeldt Malhotra (1930) in praktijkproeven een overmaat van ♀ planten. De meeste andere auteurs komen tot een geslachtsverhouding 1 : 1 of een overmaat van ♂ planten (Robbins & Jones, 1925; Shoji & Nakamura, 1928; Flory, 1932; Yeager & Scott, 1938; Rick & Hanna, 1943; Huyskes & Sneep, 1960; Furusato & Shimotsuma, 1960; Thévenin, 1967). Vermeldingswaardig is hierbij een gegeven van Thévenin (47,2–57,2% ♂ in 12 populaties.)

2.2 Geslachtsovererving

Rick & Hanna (1943) hebben als eersten aangetoond, dat ♂ planten voor de geslachtsfactor heterozygoot, ♀ homozygoot recessief zijn. De nakomelingschap van een andromonoecische plant splitst zich in de verhouding 1♀ : 3♂. Van de ♂ bleek 1/3 homozygoot, 2/3 heterozygoot. Latere onderzoekingen (bijv. Sneep, 1953) hebben dit bevestigd.

Toch liggen de zaken niet zo eenvoudig als het voorgaande suggereert. Rick &

Hanna vonden al, dat de bessenproduktie van andromonoecische planten van jaar tot jaar sterk wisselde. Bovendien zagen zij tussen de kruisingen van één andromonoecische plant en twee ♀ planten een verschillende mate van andromonoecie in de nakomelingschappen.

Sneep (1953) veronderstelde, dat andromonoecie weliswaar door dominante factoren wordt veroorzaakt, maar dat de uitwendige omstandigheden van grote invloed zijn op het effectueren van deze aanleg. Volgens Haigh (1962) wordt de mate van andromonoecie beïnvloed door de leeftijd van de plant en kan de ♀ plant bij kruising met een andromonoecische bijdragen tot de mate van andromonoecie van de nakomelingen.

Peirce & Currence (1962) verklaren het hermafroditisme met 3 op het X-chromosoom voorkomende complementaire genen, resulterend in 3 typen hermafrodiete planten: X^HX^H, X^HX en X^HY. De F_2 van een kruising van een ♀ met een hermafrodiete plant gaf een splitsing 7♀ : 9 hermafrodiet. Zilm (1966) heeft echter aangetoond, dat de X^HX-planten van Peirce & Currence hoogstwaarschijnlijk van het type XY zijn.

Beeskow (1968) verklaart de overmaat aan ♀ planten in de F_2 van Peirce & Currence met een F-factor die de ontwikkeling van de vrouwelijke geslachtsorganen stimuleert bij één van de ouders. Bij deze ouder zelf zou deze factor niet tot uiting komen, wel echter bij de andere partner; daardoor zouden ♀ planten met geslachtschromosomen XY en YY ontstaan. In 1967 verklaarde hij andromonoecie met een systeem van polygenen, die zowel bij de ♂ als bij de ♀ planten zouden voorkomen. Er zou dan een drempelwaarde overschreden moeten worden voordat andromonoecie op kan treden.

Wricke (1968) vond na kruising van ♀ met andromonoecische planten 2 duidelijk van elkaar te onderscheiden groepen. Hij verklaarde andromonoecie door een 'Major factor' voorkomend op het Y-chromosoom. Daarnaast zouden modificerende genen de andromonoecie in beide groepen beïnvloeden.

Zilm wees er in 1966 op, dat in een bepaald jaar in de nakomelingschap van één zelfbevruchte andromonoecische plant geen YY-planten voorkwamen. Zij veronderstelde dat hier subletale factoren, met een werking afhankelijk van uitwendige omstandigheden een rol speelden. Zij opperde verder de mogelijkheid dat bepaalde chromosoomdefecten hiervan de oorzaak zouden zijn, ofschoon er geen zichtbare chromosomale structuurveranderingen voorkwamen.

2.3 Cytologisch onderzoek

Nadat Rick & Hanna in 1943 hadden aangetoond, dat de ♀ planten homogametisch en de ♂ heterogametisch zijn, heeft men getracht de geslachtschromosomen aan te tonen. Daar waarneming van de reductiedeling bij ♀ planten moeilijk is, bevat de literatuur alleen gegevens over de somatische cellen van beide geslachten en over pollenmoedercellen. Volgens Flory (1932) gaat het bij de asperge om 10 paar chromosomen: 6 paar zijn steeds groter dan de overige 4.

Het onderzoek van Reimann-Philipp *et al.* (1959) bij pollenmoedercellen had tot doel de onderscheiding van XY- en YY-planten. Inderdaad bleek in de diakinese bij

de YY-planten geen heteromorf chromosomenpaar voor te komen, bij de XY-planten wel. Het lukte echter niet, in de somatische cellen van worteltoppen X- en Y-chromosomen aan te tonen.

Volgens Thuesen (1960) zijn de chromosomen in de worteltoppen te verdelen in 2 groepen: 1 tot en met 5 met een satelliet, 6 tot en met 10 zonder. Het XY-chromosomenpaar valt op door de grote afstand van de satelliet tot de beide armen van het chromosoom. Hij vindt een verschil tussen het X- en het Y-chromosoom, het X-chromosoom is centromeermediaan, het Y-chromosoom centromeersubmediaan.

Zilm (1966) vond bij de diakinese van de pollenmoedercellen een verschil tussen XY- en YY-planten: een heteromorf paar bij de XY, echter niet bij de YY. Bij de praktische toepassing om XY- en YY-planten te scheiden bleek dit verschil echter niet bij alle planten even duidelijk te zijn. Zij vond aan de hand van uitvoerige metingen aan de geslachtschromosomen in de somatische cellen echter geen verschillen als die welke door Thuesen zijn aangegeven tussen XX-, XY- en YY-planten.

2.4 Secundaire geslachtskenmerken

Ongeveer gelijktijdig, en onafhankelijk van elkaar, verrichtten Robbins & Jones (1925) in Californië en Huchel (1931) in Duitsland waarnemingen over de verschillen in ontwikkeling en opbrengst tussen ♂ en ♀ planten. De ♂ bloeiden vroeger, waren eerder in produktie, hadden een hogere opbrengst en bezaten dunnere stengels. Latere publikaties bevestigen dit. Bannerot (1963) vermeldt verder, dat de opbrengstverschillen tussen ♂ en ♀ planten voor de diverse selecties nogal uiteenlopen.

Yeager & Scott (1938) vonden in een oud veld meer ♂ dan ♀ planten, wat zou duiden op een langere levensduur van de ♂. Wellensiek (1957) zag verschil in regeneratie. Hayase & Komochi (1954) toonden een verschil in gevoeligheid voor kaliumchloraat aan: de ♀ planten werden ernstig beschadigd, de ♂ niet.

3 Secundaire geslachtskenmerken

Ter verifiëring en aanvulling van de literatuurgegevens is men sinds 1960 ook in Nederland op zoek naar secundaire geslachtskenmerken, zowel bij zaden en jonge planten als op twee- en driejarige en op oudere praktijkvelden.

3.1 Waarnemingen aan zaad en jonge planten

Daar volgens Huyskes (1960) de ontwikkeling van de jonge plant sterk beïnvloed wordt door de grootte van het zaad waaruit hij is ontstaan dienen hierover enkele gegevens vermeld te worden.

De *zaadgrootte van diverse herkomsten* is zeer verschillend. Zo leverden de in 1960 gemaakte 119 kruisingen tussen 17 ♀ en 7 ♂ planten 1000-korrelgewichten variërend tussen 15,4 en 28,7 g.

Om na te gaan, of zaadgrootte iets te maken heeft met het geslacht werd in 1963 van kruising 451 (1000-korrelgewicht van 21,1 g) het zaad in 4 fracties verdeeld (diameter $< 2{,}5$ mm, 2,5–3,5 mm, 3,5–4,5 mm en $> 4{,}5$ mm). Van 100 planten van elke fractie werd het geslacht bepaald. Aanvankelijk leek het alsof het percentage ♂ planten uit de kleine zaden minder dan 50 %, dat uit de grote zaden meer dan 50 % bedroeg. Een in 1966 aangezette proef met een groter aantal planten uit de zaadfracties $< 2{,}5$ en $> 4{,}5$ mm leverde echter noch in hetzelfde jaar, noch in 1967 enig verschil.

Het *aantal zaden per bes* blijkt normaliter te variëren tussen 3 en 6; een enkele keer zijn het er meer (in ons onderzoek soms 7 of 8) en Thévenin (1967) heeft zelfs 11 zaden in één bes gevonden. Men kan zich dan afvragen, of de grootte van het zaad wordt beïnvloed door het aantal zaden per bes. Om dit na te gaan werd van drie in 1963 gemaakte kruisingen het zaad afkomstig van de bessen met gelijk aantal zaden apart gehouden (Tabel 1). Opgemerkt moet worden, dat de gebruikte bessen goed ontwikkeld waren.

Hoewel de verschillen betrekkelijk klein zijn is het duidelijk, dat de zwaarste zaden komen uit bessen met maar 2 tot 3 zaden. De verschillen in zaadgrootte tussen de kruisingen zijn meer opvallend dan die tussen de aantallen zaden per bes.

Uit de tabel blijkt ook, dat van de kruisingen 595 en 594 het meeste zaad kwam uit bessen met 3, 4 en 5 zaden, bij 592 was dit het geval bij 4, 5 en 6 zaden per bes.

Om na te gaan of er enige *invloed van de ♀ of ♂ planten op de zaadgrootte van de nakomelingschap* bestaat zijn in de zomermaanden van 1960, zoals al vermeld, krui-

Tabel 1. Invloed van het aantal zaden per bes op het zaadgewicht van de nakomelingschap (kruisingen 595, 594 en 592) / Influence of the number of seeds per berry on the seed weight of the next generation (crosses 595, 594 and 592).

Aantal zaden per bes Number of seeds per berry	In de nakomelingschap / In the next generation								
	Aantal zaden Number of seeds			Gemiddeld zaadgewicht Average seed weight (mg)			% zaden van het totaal % seeds of the total		
	595	594	592	595	594	592	595	594	592
1	32	44	11	23,9	24,4	13,7	3,0	6,1	1,1
2	84	110	46	24,1	24,6	16,3	8,1	15,3	4,5
3	233	189	105	23,5	24,3	16,7	22,5	26,3	10,0
4	272	192	244	23,5	23,3	16,1	26,2	26,8	23,6
5	265	120	260	22,3	22,4	15,1	25,7	16,7	25,1
6	102	42	276	21,2	21,7	15,3	9,8	5,9	26,7
7	49	21	69	20,8	21,3	15,9	4,7	2,9	6,7
8	0	0	24			15,6	0,0	0,0	2,3

singen gemaakt tussen 17 ♀ en 7 ♂ planten, waarbij elke ♀ plant met stuifmeel van 7 ♂ planten werd bestoven. Per ♀ plant ontstonden zodoende 7 kruisingen. Het aantal bessen per kruising per ♀ plant werd zoveel mogelijk gelijk gemaakt. Van de resulterende nakomelingschap van 119 exemplaren werd het 1000-korrelgewicht bepaald (Tabel 2).

Uit de wiskundige verwerking is gebleken, dat de invloed zowel van de ♀ als van de ♂ ouder op het 1000-korrelgewicht van hun nakomelingschap zeer significant was. Daarbij is de invloed van de moederplant aanmerkelijk sterker dan van de vaderplant.

Naast een beïnvloeding van de zaadgrootte door het aantal zaden per bes en door de herkomst, is later geen invloed van het geslacht van de kiem gevonden.

Om een mogelijk *verband tussen kiemenergie en geslachtsverhouding* op te sporen werd in de zomermaanden van 1960 doorzelfbestuiving verkregen zaad van 18 andromonoecische planten van het praktijkproefveld te Maasbree apart geoogst. Het werd in februari 1961 in petrischalen bij 27°C ter kieming uitgelegd. Elke dag werden de gekiemde zaden uit de schalen genomen en in kistjes uitgezet. Later werden de jonge planten in een kas uitgeplant. In de loop van het seizoen werd tijdens de bloei het geslacht van de planten genoteerd. In 1963 werd de proef herhaald.

Uit Tabel 3 blijkt, dat de zaden waaruit ♀ planten ontstonden sneller waren gekiemd dan de zaden die ♂ planten gaven. De verschillen waren zeer significant ($P = 0{,}0005$).

Bij een andere proef met dezelfde opzet werden op 2 januari 1963 van kruising 451 per fractie (diameter $< 2{,}5$ mm, 2,5–3,5 mm, 3,5–4,5 mm en $> 4{,}5$ mm) 200 zaden ter kieming gelegd bij 27°C. Toen van elke fractie ongeveer de helft gekiemd was, werden alle zaden in kistjes uitgezet, waarbij echter de gekiemde en ongekiemde zaden apart werden gehouden. Van elk van de zo ontstane 8 objecten werden 50 planten naar de kas

Tabel 2. Gemiddeld 1000-korrelgewicht (in g) van de 17 kruisingen per ♂ plant en van de 7 kruisingen per ♀ plant / Average 1000 grain weight (in g) of 17 crosses per ♂ plant and 7 crosses per ♀ plant.

Nummer Number ♀ plant	Aantal zaden Number of seeds	1000-korrel-gew. van deze zaden 1000 grain weight of these seeds	Nummer Number ♂ plant	Aantal zaden Number of seeds	1000-korrelgew. van deze zaden 1000 grain weight of these seeds
1	8658	21,9	3	18336	22,4
2	8669	23,0	8	15247	22,8
5	5554	16,4	13	19022	21,2
9	7595	21,1	24	15424	21,9
10	4582	22,6	29	18315	22,4
11	4890	20,5	31	17767	22,6
12	7995	19,0	37	21916	22,8
18	11705	21,8			
20	7093	20,4			
22	4633	26,2			
25	8068	26,4			
26	4624	24,6			
27	6953	25,6			
28	9016	24,8			
33	10272	22,8			
34	6579	21,1			
35	9141	21,0			
Totaal/Total	126027			126027	

Tabel 3. Verband tussen kieming en geslacht van zaden van 18 andromonoecische planten / Relation between germination and sex of seeds from 18 andromonoecious plants.

Geslacht Sex	1961		1963	
	aantal zaden number of seeds	gem. tijd nodig voor kiemen av. time needed for germination (dagen/days)	aantal zaden number of seeds	gem. tijd nodig voor kiemen av. time needed for germination (dagen/days)
♀	26	14,2	44	10,5
♂ + andromonoecisch	60	15,0	69	11,7

overgebracht. Tenslotte bleven er 390 planten over. Tabel 4 geeft de resultaten.
Men ziet hieruit dat van de zaden die bij het uitzaaien gekiemd waren, het percentage ♂ planten aanzienlijk kleiner was dan bij de planten uit ongekiemde zaden ($P = 0{,}0005$), of, met andere woorden: zaden waaruit ♀ planten ontstaan kiemen sneller dan zaden die ♂ planten geven. Dit verschil in kieming staat los van de zaadgrootte omdat al is aangetoond, dat er geen verband bestaat tussen de zaadgrootte en de geslachtsverhouding.

Tabel 4. Verband tussen kieming en geslachtsverhouding / Relation between germination and sex ratio.

Vóór overplanten Before transplanting	Na overplanten After transplanting	Totaal Total
196, waarvan/of which 41,8% ♂ 58,2% ♀	194, waarvan/of which 58,8% ♂ 41,2% ♀	390, waarvan/of which 50,3% ♂ 49,7% ♀

Het komt in de praktijk wel eens voor, dat men de zaden laat voorkiemen voor het uitzaaien. Indien men te lang wacht gaan vele zaden reeds kiemen. De kiempjes drogen uit of breken tijdens het zaaien af, zodat op deze wijze de geslachtsverhouding kan worden beïnvloed.

Om een eventueel effect tussen *aantal stengels en geslacht* op te sporen werd van de 390 planten van de bovengenoemde vier fracties gedurende de eerste ontwikkelingsperiode in de kas regelmatig het aantal stengels geteld. Bij het bloeien werd het geslacht van de planten bepaald. Tabel 5 geeft het gemiddeld aantal stengels per 100 planten, 50, 60 enz. dagen na het uitzaaien. Het blijkt, dat er in het eerste halfjaar in de kas geen verschillen bestaan tussen ♂ en ♀ planten ten aanzien van het aantal stengels. In de volgende paragraaf zal echter worden gedemonstreerd dat na uitplanten op het produktieveld wèl verschillen optreden.

Tabel 5. Gemiddeld aantal stengels per 100 planten 50, 60 enz. dagen na het uitzaaien / Average number of stalks per 100 plants in a greenhouse, 50, 60, etc. days after sowing.

Aantal dagen na uitzaaien Number of days after sowing	Aantal stengels per/Number of stalks per	
	100 ♂ planten/ 100 ♂ plants	100 ♀ planten/ 100 ♀ plants
50	167	175
60	205	204
70	282	285
80	303	301
90	321	319
100	337	329
110	346	337
120	371	378
130	389	388
140	407	407
150	540	525
160	603	599
170	769	772

Van alle 390 planten werd het *tijdstip van eerste bloei* genoteerd, zodat het later mogelijk was het bloeiverloop voor ♂ en ♀ planten te vergelijken. In Fig. 1 is daartoe op de horizontale as het aantal dagen van uitzaaien tot bloei vermeld. Gedurende de wintermaanden heeft de groei stil gestaan, vandaar de sprong van 300 tot 450 dagen. Op de verticale as staat het percentage bloeiende planten van beide geslachten. Het blijkt, dat de ♂ planten eerder bloeien dan de ♀ ($\chi^2 = 77{,}24$, $P = 0{,}0001$). Dit resultaat is in overeenstemming met dat van Robbins & Jones (1925).

Tijdens het groeiseizoen zijn aan de planten die het eerste jaar hebben gebloeid nog enkele waarnemingen verricht. De volgende conclusies berusten op significante verschillen.

De ♂ planten begonnen hun bloei gemiddeld bij de negende stengel, de ♀ pas bij de twaalfde. Bij de eerste bloei bezaten de ♂ planten gemiddeld 10,3 stengels, de ♀ 12,6. De lengte van de eerste bloeistengel was voor de ♂ planten gemiddeld 100,9 cm, voor de ♀ 122,0 cm. Na 8 maanden werden 100 ♂ en 100 ♀ planten gewogen. De ♂ planten wogen 444 g, de ♀ 655 g.

Figuur 1. Percentage ♂ resp. ♀ planten dat heeft gebloeid in een kas na een bepaald aantal dagen na uitzaai.

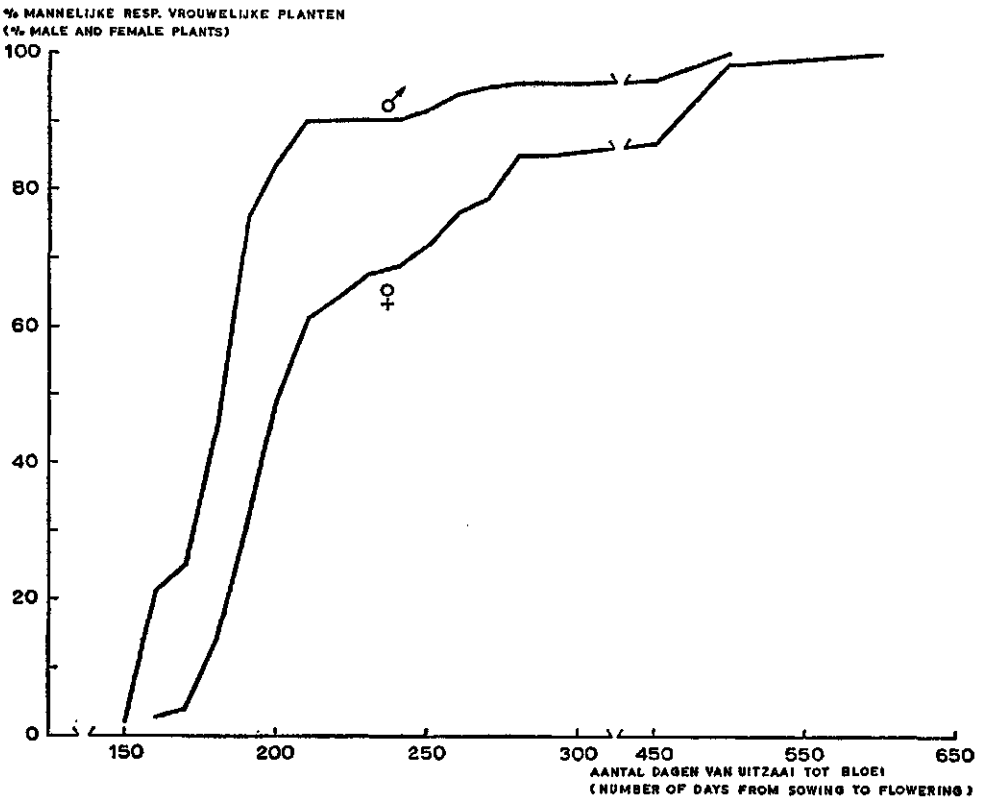


Figure 1. Percentage ♂ and ♀ plants that have flowered in a greenhouse a certain days after sowing.

3.2 Groeiwaarnemingen op een tweejarig veld

In 1961 werd te Maasbree een praktijkveld aangelegd met eenjarige planten van het ras 'Roem van Brunswijk', rijenafstand 160 cm, plantafstand in de rij ongeveer 40 cm. In het voorjaar van 1962 werden op dit veld willekeurig twee naast elkaar liggende rijen van 40 m afgebakend, samen 182 planten, waarvan later 92 ♂ en 90 ♀ bleken te zijn. Er werd dat jaar nog niet geoogst. In de loop van het seizoen werd een aantal gegevens van deze planten verzameld, die achtereenvolgens worden besproken.

Het *aantal stengels dat boven de grond was gekomen* werd van eind april tot eind september 1962 enkele malen per week van elke plant genoteerd. In Fig. 2 is het resultaat omgerekend per 100 ♂ en per 100 ♀ planten, in perioden van een maand. Vanaf het begin is er een verschil tussen ♂ en ♀ planten. Het neemt echter af tot 10 juli, daarna wordt het weer groter. Bij wiskundige verwerking vindt men geen significante verschillen in het aantal stengels op 10 juli, wel op 10 september. De vorming van de stengels

Figuur 2. Aantal stengels op een bepaalde datum per 100 ♂ en 100 ♀ planten van een tweejarig veld dat niet is geoogst.

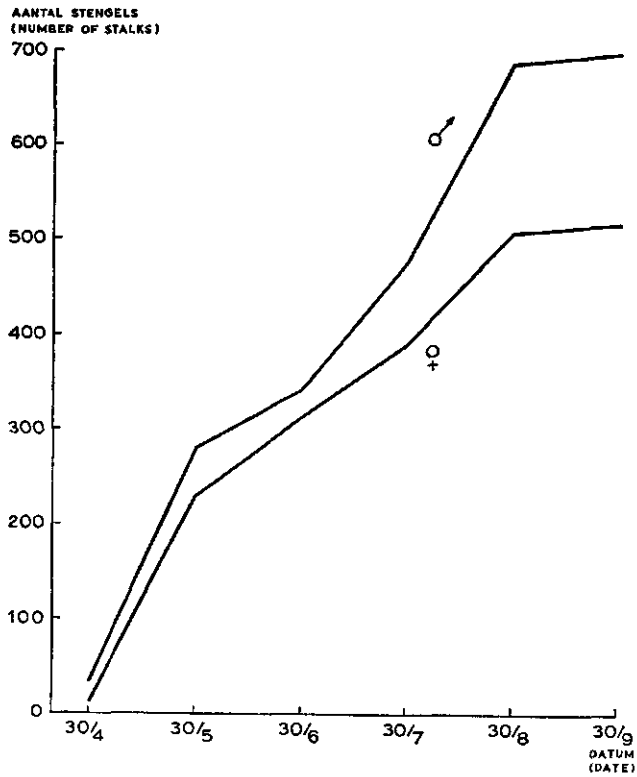


Figure 2. Number of stalks on a certain date per 100 ♂ and ♀ plants of a field set out the previous year and not yet harvested.

bij de ♀ planten blijft na 10 juli, wanneer de bessenproduktie goed op gang komt, achter bij die van de ♂ planten. Dit beeld van de stengelontwikkeling wijkt sterk af van dat van de op zaaiveld gezaaide planten; daar zag men het gehele seizoen bij ♂ en ♀ planten een ongeveer gelijk aantal stengels.

Stengeldiameter en stengelprodukt zijn de belangrijke kenmerken voor het produktievermogen van de plant. Daar de stengels op gelijke lengte worden gesneden en het soortelijk gewicht gelijk wordt geacht, is het gewicht van een stengel evenredig met het kwadraat van zijn diameter. De som van de gekwadrateerde diameters, het z.g. stengelprodukt, geeft zodoende een goede indruk van de opbrengst. Ellison & Scheer (1959) en Franken (1963) hebben aangetoond, dat er een positieve correlatie bestaat tussen het stengelprodukt in de zomermaanden en de opbrengst in het daaropvolgende steekseizoen. Het stengelprodukt indiceert dus de toekomstige produktie. Om na te gaan, hoever dit gaat werd van elke stengel, op het moment dat de bloei begon, de diameter aan de stengelbasis gemeten. De door vorstschade of andere oorzaken vroegtijdig afgestorven stengels werden niet meegerekend.

Tabel 6 geeft de resultaten: de ♂ planten hebben dunnere stengels dan de ♀, maar door het groter aantal stengels per plant is het stengelprodukt hoger. Robbins & Jones (1926) vonden op een tweejarig perceel hetzelfde.

Tabel 6. Enkele gegevens van het tweejarig veld te Maasbree / Some data from the Maasbree field (second year, not harvested).

	♂ planten/♂ plants	♀ planten/♀ plants
Gemiddeld aantal stengels per plant Average number of stalks per plant	6,8	4,9
Gemiddelde stengeldiameter in mm Average stalk diameter in mm	10,1	11,1
Gemiddeld stengelprodukt in mm² Average stalk product in mm²	730	616

Stalk product = sum of squared diameters.

Ook enkele *kwalitatieve verschillen* werden gedurende het groeiseizoen nog opgespoord. Zo werd bij het boven de grond komen van de stengels de kwaliteit van de kop beoordeeld; spits, rond of intermediair. Deze eigenschap is belangrijk, want een spitse kop blijft ook in perioden met warm weer goed gesloten. Nog sterker geldt dit bij de groene teeltwijze die zo lang mogelijke stengels verlangt met goed gesloten kop. Ook omdat uit onderzoekingen van Kaufmann (1965) bij de groene teeltwijze is gebleken, dat het vezelvrije gedeelte positief gecorreleerd is met de lengte van de geoogste stengel.

Hanna (1942) en Adam & Skiebe (1964) zagen aanwijzingen voor een correlatie tussen een hoge vertakking van de stengels in de zomermaanden en een goed gesloten

Tabel 7. Enkele aanvullende morfologische kenmerken van 31 ♂ en 32 ♀ planten in 2-jarig veld / Some additional morphologic characteristics of 31 ♂ and 32 ♀ plants in 2 years old field (Maasbree).

	Kop/Head					
	♂			♀		
	spits-vast obl.-comp.	rond-los rnd-loose	spits-los + rond-vast obl.-loose + rnd-comp.	spits-vast obl.-comp.	rond-los rnd-loose	spits-los + rond-vast obl.-loose + rnd-comp.
Stengels/Spears	52%	39%	9%	53%	26%	21%
Gem./Mean diameter	9,0 mm	10,4 mm	·	10,5 mm	10,9 mm	·
Hoogte vertakking/ Height lowest branch	33,4 cm	28,1 cm	·	33,5 cm	33,5 cm	·
Schubvorm/Scale form						
glad-plat/ smooth-appressed	75%	41%	·	76%	40%	·
glad-los/smooth-loose	10%	10%	·	4%	11%	·
ruw-plat/ rough-appressed	12%	35%	·	19%	34%	·
ruw-los/rough-loose	3%	14%	·	1%	15%	·
totaal/total	100%	100%	·	100 %	100%	·

kop in het oogstseizoen. Daar dit van belang kan zijn voor selectie op het zaaiveld, werd tijdens het in bloei komen de hoogte van de onderste vertakking van de stengel opgemeten, terwijl tevens de geschubdheid van de stengel en de hoogte van de langste stengel per plant werd genoteerd.

De geschubdheid is een belangrijke kwaliteitseigenschap, die voor alle stengels van een plant gelijk is. Men kan de schubben verdelen in gladde en ruwe; de laatste zijn bovendien in het bezit van een stekel aan de voet. Verder kan men onderscheid maken tussen aanliggende en uitstaande of losse schubben. Stengels met losse of ruwe schubben zijn niet gewenst.

In Tabel 7 zijn de verzamelde gegevens samengevat, gescheiden in planten met een spits-vaste en rond-losse stengelkop en naar ♂ en ♀ planten (34% van de ♂ en 36% van de ♀ planten). De planten met de overige stengels zijn voor de duidelijkheid weggelaten.

Het percentage ronde koppen is bij de ♂ planten hoger. Verder bestaat een sterke correlatie tussen spits-vast en rond-los. Bij de ♂ planten zijn de stengels, die bij het boven de grond komen een spitse kop bezaten, dunner en hoger vertakt dan de stengels die een ronde kop bezaten bij het boven de grond komen. In de geschubdheid is er tussen de ♂ en ♀ planten weinig verschil.

3.3 Waarnemingen op jonge producerende velden

De 182 planten van het veld te Maasbree zijn gedurende enige jaren geobserveerd, zowel tijdens het oogstseizoen als tijdens de zomermaanden. In de loop der jaren werden 2 planten beschadigd, zodat de uiteindelijke gegevens betrekking hebben op 91 ♂ en 89 ♀ planten.

Bij de *waarnemingen gedurende het oogstseizoen* in de jaren 1963, 1964 en 1965 werden de dagelijks per plant geoogste stengels apart gehouden, op 22 cm afgesneden, geteld en gewogen. In 1963 werd van 1 mei tot 1 juni geoogst, in 1964 van 27 april tot 19 juni en in 1965 van 4 mei tot 25 juni. In Tabel 8 is de produktie omgerekend per 100 ♂ en 100 ♀ planten.

De ♂ planten produceerden vanaf het begin meer stengels dan de ♀; het verschil werd in alle 3 jaren gedurende het seizoen groter. Als men in de totale oogst het aantal stengels van de ♂ planten uitdrukt als een percentage van dat van de ♀ planten, dan ziet men in 1963 136%, in 1964 150% en in 1965 163%. Het verschil neemt dus met de jaren toe.

Het percentage planten dat al in produktie is, de zogenaamde vroegheid, speelt een belangrijke rol vooral bij de vervroeging van de asperge, want hoe eerder men veel kan oogsten, hoe vroeger dus de planten zijn, hoe voordeliger dit is in verband met de lagere stookkosten en de hogere prijs (Franken *et al.*, 1968).

Om in deze kwestie enig inzicht te krijgen werd daarom voor de 3 oogstjaren per decade het aantal planten nagegaan dat al aan de produktie had bijgedragen, in procenten van het totaal aantal planten (gescheiden naar ♂ en ♀ planten). Tabel 9 laat

Tabel 8. Aantal geoogste stengels per 100 planten / Number of harvested spears per 100 plants (Maasbree).

Oogstdecade 10 days' harvest	1963		1964		1965	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	114	76	62	57	41	29
2	123	91	256	177	212	139
3	161	126	322	186	205	108
4	·	·	363	261	252	143
5	·	·	345	222	203	152
6	·	·	128	93	59	26
Totaal/Total	398	293	1476	996	972	597

Tabel 9. Percentage van 91 ♂ en 89 ♀ planten dat al in produktie is geweest ('vroegheid') / Percent. plants out of 91 ♂ and 89 ♀ already in production ('earliness') (Maasbree).

Oogstdecade 10 days' harvest	1963		1964		1965	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	60	46	33	34	27	19
2	87	72	87	85	87	76
3	96	91	100	98	98	93
4	·	·	100	100	100	96
5	·	·	100	100	100	100

Tabel 10. Gemiddeld stengelgewicht en opbrengst van 91 ♂ en 89 ♀ planten voor de jaren 1963, 1964 en 1965 / Average spear weight and yield of 91 ♂ and 89 ♀ plants for 1963, 1964 and 1965 (Maasbree).

	Gem. stengelgewicht/Average spear weight in g			Opbrengst (Yield) per plant in g		
	♂	♀	gemiddeld/ average	♂	♀	gemiddeld/ average
1963	27,7	29,9	28,8	111	88	100
1964	23,1	26,0	24,6	341	253	297
1965	29,0	31,6	30,3	278	188	233

zien, dat in 1963 en 1965 het verschil in vroegheid groot was (P = 0,01 en 0,04), in 1964 daarentegen afwezig.

Over de gehele oogst zijn verder nagegaan de opbrengst per plant en het gemiddeld stengelgewicht (Tabel 10). Het gemiddeld stengelgewicht was bij de ♂ planten wat lager dan bij de ♀, hetgeen, gezien hun gelijke lengte, betekent dat ze wat dunner waren.

Belangrijker zijn de verschillen in opbrengst. Drukt men die van de ♂ planten uit als een percentage van die van de ♀, dan vindt men achtereenvolgens 127, 135 en 148%. De verschillen nemen dus met de jaren toe. Deze gegevens komen overeen met die van Robbins & Jones (1926). Zij vonden in de eerste jaren een verschil van 30,9 resp. 56,1%. Men kan zich afvragen hoe groot deze verschillen zouden zijn geworden als het perceel ouder was geweest. Hierover zijn in Nederland geen gegevens bekend. Huchel (1931) vond op een 13-jarig veld een verschil van 82,8%, het jaar daarop was dit 115,4%. Yeager & Scott (1938) vonden dat, vergeleken met een controleveld gedurende 12 jaar de ♂ planten 123% en de ♀ planten 68% hadden opgebracht.

Naar hun totale produktie over de drie oogstjaren werden in Tabel 11 de planten in 7 klassen verdeeld (0–250 g, 251–500 g enz.) ♂ en ♀ weer gescheiden. Men ziet, dat in de lage produktieklassen meer ♀ planten voorkomen dan ♂; in de hoge klassen is het dus juist omgekeerd. De verschillen zijn significant (P = 0,01).

In 1963 is nagegaan of er verschil in vezeligheid bestond tussen stengels van ♂ en van ♀ planten. De stengel werd daartoe aan de top en aan het ondereind vastgehouden en voorzichtig gebogen, waardoor ze brak op de grens van vezelig/niet vezelig. Het bovenste gedeelte was vezelvrij. Er was geen verschil tussen de stengels van beide geslachten.

Het oogsten van de aspergestengel is zeer arbeidsintensief; men moet een gat graven, de stengel afsteken en daarna het gat weer dichtmaken. Indien verscheidene stengels tegelijk geoogst kunnen worden, zal de arbeidstijd per stengel dalen. Schoneveld (1967) vond dat bij een daling van het aantal oogstgaten per 100 stengels van 100 tot 60 de benodigde arbeid voor het steken afnam met 11%. Om na te gaan of er op dit punt verschil bestaat tussen ♂ en ♀ planten, is voor de drie oogstjaren bepaald het aantal stengels afkomstig uit één oogstgat. In Tabel 12 zijn de resultaten weergegeven, als percentages van het totaal aantal oogstgaten.

De ♂ planten geven vaker meer stengels per oogstgat dan de ♀ en de oogst daarvan zal dan ook goedkoper zijn. De verschillen zijn voor 1963 en 1965 significant (P = 0,01).

Tabel 11. Verdeling van de ♂ en ♀ planten over de produktieklassen (totaal van de jaren 1963, 1964 en 1965) / Distribution of ♂ and ♀ plants over production classes (totals of three years) (Maasbree).

Produktieklasse/ Production class	Aantal ♂ planten Number of ♂ plants	Aantal ♀ planten Number of ♀ plants
0– 250 g	7	15
251– 500 g	20	29
501– 750 g	24	26
751–1000 g	19	11
1001–1250 g	14	7
1251–1500 g	4	1
1501–1750 g	3	0
Totaal/Total	91	89

Tabel 12. Percentages oogstgaten met 1–7 stengels / Percentages harvesting holes with 1–7 spears (Maasbree).

Aantal stengels per oogstgat Number of spears per hole	1963		1964		1965	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	60,3	72,5	55,3	65,1	71,7	80,4
2	26,7	21,3	28,3	25,4	21,3	18,2
3	9,5	4,2	9,0	7,6	5,1	0,7
4	0,9	0,5	5,2	1,0	1,4	0,7
5	1,3	1,0	1,7	0,7	0,3	0,0
6	1,3	0,5	0,4	0,2	0,2	0,0
7	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0

Groeiwaarnemingen aan de planten na de oogstperiode werden gedurende de zomermaanden van 1963 en 1964 verricht.

Het ging daarbij in de eerste plaats om het aantal gevormde stengels per plant. Daartoe werden deze vanaf de laatste oogstdatum (in 1963 31 mei, in 1964 18 juni) voor de ♂ en de ♀ planten genoteerd. In Tabel 13 is de vorming van het aantal stengels per 100 planten omgerekend; tevens is op elke datum het aantal stengels van de ♂ planten uitgedrukt in een percentage van dat van de ♀. Zowel in 1963 als in 1964 ziet men reeds vanaf het begin een groot verschil in aantal stengels van beide geslachten. Dit verschil neemt zeer geleidelijk toe gedurende het seizoen. Dit beeld is anders dan in 1962 toen niet werd gestoken (Fig. 2). De vorming van het aantal stengels van de

Tabel 13. Aantal stengels per 100 planten na de oogstperiode / Number of stalks per 100 plants after the harvest period (Maasbree, 1963, 1964).

1963				1964			
aantal dagen na de oogst number of days after harvest	aantal stengels number of stalks			aantal dagen na de oogst number of days after harvest	aantal stengels number of stalks		
	♂	♀	%♂/♀		♂	♀	%♂/♀
11	317	239	133	13	252	178	142
18	408	306	133	19	359	244	147
28	486	359	135	26	443	306	145
34	493	362	136	33	492	352	140
40	507	369	137	44	514	364	141
46	512	374	137	47	538	370	145
61	569	398	143	62	601	393	153
71	636	431	148	72	615	399	154
95	663	450	147	82	618	400	154

♂ en ♀ planten was op 10 juli nagenoeg gelijk, daarna bleef de groei van de ♀ planten achter na het begin van de bessenproduktie. In 1963 en 1964 kwam de bessenproduktie veel later, omdat de planten geoogst waren. Deze late besvorming had vooral in 1964 dan ook niet zo'n sterke remming op de groei.

In de zomermaanden van 1963 en 1964 is per plant van iedere volgroeide stengel de diameter opgemeten en het stengelprodukt berekend. In Tabel 14 zijn de gegevens vermeld naast die van 1962. Nadat de resultaten van alle proefjaren bekend waren, zijn de belangrijkste gegevens wiskundig verwerkt. In Tabel 15 zijn de P-waarden vermeld, gevonden bij de analyses; het verschil tussen de geslachten is getoetst aan de variantie tussen planten. Tenslotte worden alle belangrijke gegevens over de jaren in Tabel 16 samengevat.

Bij de gemiddelde diameter in de zomer is in 1964 geen verschil tussen ♂ en ♀

Tabel 14. Gemiddeld aantal stengels, stengeldiameter en stengelprodukt voor ♂ en ♀ planten van het veld te Maasbree in 1962–1964 / Average number of stalks, stalk diameter and stalk product for ♂ and ♀ plants in the field at Maasbree in 1962–1964.

	Aantal stengels Number of stalks		Diameter in mm		Stengelprodukt in mm² Stalk product in mm²	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1962	6,84	4,92	10,1	11,1	730	616
1963	5,03	3,58	10,8	11,9	634	555
1964	5,21	3,66	9,4	9,5	526	386
Gemiddeld/ Average	5,69	4,05	10,1	10,8	630	519

Tabel 15. P-waarden bij de analyse van de resultaten van de ♂ en ♀ planten van het veld te Maasbree / P values from the analysis of results for ♂ and ♀ plants in the field at Maasbree (***: $P < 0{,}001$).

	Eigenschap/Property	Geslacht/Sex	Jaren/Years	Geslacht/jaren Sex/years
Zomer: Summer:	aantal stengels number of stalks	***	***	0,28
	gemiddelde stengeldiameter average stalk diameter	0,02	***	0,03
	stengelprodukt stalk product	0,005	***	0,38
Oogst: Harvest	aantal stengels number of spears	***	***	***
	gemiddeld stengelgewicht average spear weight	0,05	***	0,75
	opbrengst yield	***	***	***

Tabel 16. Samenvatting van de waarnemingen van de ♂ en ♀ planten van het veld te Maasbree / Summary of observations on ♂ and ♀ plants in the field at Maasbree.

Zomer/Summer		1962	1963	1964	Gemiddelde/ Average
Aantal stengels	♂	6,8	5,0	5,2	5,7
Number of stalks	♀	4,9	3,6	3,7	4,0
Gemiddelde stengeldiameter (mm)	♂	10,1	10,8	9,4	10,1
Average stalk diameter (mm)	♀	11,1	11,9	9,5	10,8
Stengelprodukt in mm^2	♂	730	634	526	630
Stalk product in mm^2	♀	616	555	386	519
Oogst/Harvest		**1963**	**1964**	**1965**	**Gemiddelde/ Average**
Aantal stengels	♂	4,0	14,8	9,7	9,5
Number of spears	♀	2,9	10,0	6,0	6,3
Gemiddeld stengelgewicht in g	♂	27,7	23,1	29,0	26,1
Average spear weight in g	♀	29,9	26,0	31,6	28,8
Opbrengst in g	♂	111	341	278	243
Yield in g	♀	88	253	188	176

planten aanwezig; in de eerste twee jaren hadden de ♀ planten een grotere diameter dan de ♂ planten. Het aantal stengels in de zomer en het stengelprodukt is voor ♂ planten groter dan voor ♀.

Bij de oogst vindt men bij de ♂ planten een groter aantal stengels en een grotere opbrengst dan bij ♀ planten. Dit verschil is het eerste jaar aanmerkelijk kleiner dan de beide overige jaren (interactie geslacht × jaren). Het gemiddeld gewicht per stengel is voor de ♀ planten hoger dan voor de ♂ planten.

Voor alle eigenschappen is er zowel voor ♂ als voor ♀ planten een belangrijk verschil tussen jaren.

De bessenproduktie van de ♀ planten wordt wel aangevoerd als de oorzaak van hun lagere produktie vergeleken met de ♂ planten: een gedeelte van de gevormde assimilaten is bestemd voor de vorming van bessen.

Het is dan ook interessant na te gaan, of er verschil in groei bestaat tussen planten met veel en planten met weinig bessen. Om te beoordelen in hoeverre de bessenproduktie van de ♀ planten van invloed is op de ontwikkeling van de plant werden in 1962 de 90 ♀ planten van het veld te Maasbree in drie groepen verdeeld.

1. $>$ 500 bessen per plant aan de stengels van de eerste uitloop (15 planten);
2. 50–500 bessen (55 planten);
3. $<$ 50 bessen (20 planten).

Deze planten bleken willekeurig verspreid over de twee rijen te staan. Van de planten uit groep 1 en groep 3 is in Tabel 17 de stengelontwikkeling weergegeven.

Bij de bes-rijke planten wordt de vorming van de stengels in de zomer sterker

Tabel 18. Samenvatting van de waarnemingen in de zomer en in de daarop volgende oogstmaanden van de ♀ planten uit groep 1 (> 500 bessen) en groep 3 (< 50 bessen) van het veld te Maasbree in de jaren 1962/63 t/m 1964/65 / Summary of observations during the summer and the next harvest on ♀ plants of Class 1 (> 500 berries) and Class 3 (< 50 berries) in the field at Maasbree for the years 1962/63–1964/65.

Zomer/Summer	Groep 1/Class 1			Groep 3/Class 3		
	1962	1963	1964	1962	1963	1964
Aantal stengels per plant Number of stalks per plant	4,1	3,3	3,4	6,3	4,4	4,4
Gemiddelde diameter in mm Average stalk diameter in mm	10,5	12,2	9,1	11,7	12,0	9,6
Stengelprodukt in mm² Stalk product in mm²	469	539	352	943	658	486
Oogst/Harvest	**1963**	**1964**	**1965**	**1963**	**1964**	**1965**
Aantal stengels per plant Number of spears per plant	3,5	10,9	6,1	3,5	12,0	7,4
Gemiddeld stengelgewicht in g Average spear weight in g	28,0	24,7	28,6	33,2	28,5	34,9
Opbrengst in g Yield in g	95	264	180	112	343	259

geremd dan bij de andere planten. Op 10 juli was er geen significant verschil in het aantal stengels van de beide groepen, op 10 september echter wel.

In het groeiseizoen werd van elke stengel ook de diameter opgemeten zodat het stengelprodukt kon worden uitgerekend. Om na te gaan of de remmende werking van de bessenproduktie in 1962 nog invloed heeft gehad op de groei in de volgende jaren, zijn in 1963 en 1964 de waarnemingen voortgezet. Bovendien is gedurende het oogstseizoen van 1963, 1964 en 1965 van iedere plant de opbrengst nagegaan. Op het eind van elk seizoen werden de opbrengstgegevens van de planten uit groep 1 en groep 3 berekend. In Tabel 18 zijn de gegevens van de zomerwaarnemingen en van de oogstseizoenen weergegeven. Uit de tabel blijkt dat de ♀ planten uit groep 3 een betere groei in de zomermaanden vertoonden en een grotere produktie gaven dan de ♀ planten uit groep 1. De verschillen tussen de jaren zijn steeds significant. De verschillen tussen de planten met veel en weinig bessen zijn slechts voor de zomereigenschappen (aantal stengels en stengelprodukt) significant. Voor alle andere eigenschappen vindt men bij planten met weinig bessen een niet significant hoger gemiddelde dan bij planten met veel bessen. De planten met weinig bessen gedragen zich meer in de richting van de ♂ planten.

Op het zaaiveld vertonen de ♂ en ♀ planten geen verschil in het aantal stengels. Op eenjarige velden zijn in Nederland geen waarnemingen ten aanzien van het aantal stengels verricht. De planten, vooral de ♀, gaan pas laat in het seizoen of in het geheel niet bloeien, waardoor er praktisch geen bessenproduktie is. Op het tweejarig veld ziet

Tabel 17. Aantal stengels bij ♀ planten met > 500 en < 50 bessen op 10/7 / Number of stalks of ♀ plants with > 500 and < 50 berries on 10/7 (Maasbree).

	Datum/Date															
	30/4	10/5	20/5	30/5	10/6	20/6	30/6	10/7	20/7	30/7	10/8	20/8	30/8	10/9	20/9	30/9
> 500	0,1	1,0	1,7	2,4	3,2	3,3	3,4	3,4	3,4	3,5	4,0	4,1	4,1	4,1	4,1	4,1
< 50	0,3	1,5	1,9	2,3	2,8	2,9	3,0	3,2	3,6	4,3	5,4	5,6	5,8	5,9	6,1	6,3

Tabel 20. Aantallen en percentages ♂ planten in percelen van verschillende leeftijd / Numbers and percentages of ♂ plants in fields of different age.

Leeftijd perceel (jaren) Age of field (years)	2	3	6	8	10	14	20	23	29	30	45	100
Aantal planten Number of plants	600	408	469	3692	266	332	90	186	105	60	72	61
% ♂ planten/% ♂ plants	50,7	50,3	52,4	53,9	56,0	54,0	65,6	68,7	64,7	63,3	77,7	85,2

men in het begin geen groot verschil in het aantal stengels; zodra echter de bessenproduktie begint, blijft de groei van de ♀ planten achter. De achterstand is groter, naarmate de bessenproduktie hoger is. In Nederland is de bessenproduktie op de twee- en driejarige velden groot, daar eerstgenoemde in het geheel niet en laatstgenoemde slechts een korte periode worden geoogst.

Voor het totale loofgewicht vonden Robbins & Jones (1926) voor een in 1924 aangelegd veld in 1925 2,65 pounds voor de ♂ en 2,33 pounds (waarvan 0,91 pounds bessen) voor de ♀ planten. In 1926 waren deze cijfers resp. 2,90, 2,23 en 0,67 pounds. De hogere bessenproduktie in 1925 zou de oorzaak kunnen zijn dat het verschil in loofgewicht van ♂ en ♀ planten in 1926 groter was dan dat in 1925. Het verschil in loofgewicht in 1925 kan enerzijds worden verklaard door een geringe bessenproduktie in 1924 en anderzijds door groeiremming door de bessenproduktie in 1925.

Dat de bessenproduktie invloed heeft op de produktie van de plant blijkt ook uit Tabel 18. Ofschoon de gegevens niet significant verschillen, ziet men toch de tendens: hoe groter de bessenproduktie in 1962, hoe lager de opbrengst. De opbrengstverschillen nemen met de jaren toe. Dit kan worden verklaard door de invloed van de bessenproduktie in 1962 en eveneens in 1963 en 1964. De invloed hiervan op de groei en daardoor op de produktie is cumulatief. Door de bessenproduktie in 1962 wordt de groei van de plant geremd met als gevolg dat de opbrengst in 1963 geringer is. Door de bessenproduktie in 1963 wordt de plant nog sterker verzwakt, waardoor de opbrengst in 1964 nog lager is. Dit gaat zo enige jaren door.

De opbrengst van de plant is niet alleen afhankelijk van de groei (stengelprodukt) van het vorige groeiseizoen, maar ook van de weersomstandigheden tijdens het oogstseizoen. Indien men het stengelprodukt en de opbrengst van de ♂ planten uitdrukt in percentages van die van de ♀ planten, krijgt men voor het stengelprodukt voor de jaren 1962, 1963 en 1964 resp. 118, 114 en 136%, voor de opbrengst in de jaren 1963, 1964 en 1965 resp. 127, 135 en 148%. Met andere woorden: de verschillen in het stengelprodukt lopen niet gelijk met die van de opbrengst en bij een bepaald stengelprodukt geeft de ♂ plant een hogere produktie dan de ♀ plant. Om deze reden zijn waarschijnlijk de correlatiecoëfficiënten van stengelprodukt en opbrengst voor de ♂ en ♀ planten niet gelijk: $r = 0{,}77$ tegenover $r = 0{,}66$.

De produktie van bessen veroorzaakt een vroeg afsterven van het loof in het najaar, waardoor de ♀ planten een kortere vegetatieperiode bezitten dan de ♂ planten. Hierdoor en door het feit dat een gedeelte van de assimilatie-produkten nodig is voor de bes- en zaadvorming, wordt het duidelijk, waarom bij een gelijk stengelprodukt de opbrengst van de ♀ planten lager is dan die van de ♂ planten.

Een afdoend bewijs dat de groei van ♀ planten wordt geremd door de bessenproduktie kan men alleen leveren door in een praktijkveld de groei van ♀ planten met en zonder bessenproduktie te vergelijken. Dit is echter in de praktijk niet realiseerbaar. In 1964 zijn in Oostelijk Flevoland 140 ♀ planten op een geïsoleerde plaats uitgeplant om ondermeer de groei van deze planten na te gaan. De resultaten van deze proef kan men echter niet vergelijken met die van ♂ planten in een praktijkveld gezien de verschillen in standplaats ten aanzien van bijvoorbeeld bodem en microklimaat.

Bessenproduktie en groeistofbespuitingen. Men kan trachten de bessenproduktie van de ♀ planten te voorkomen door bespuiting met groeistoffen. De werking daarvan zou volgens Gorter (1964) kunnen zijn: het onderdrukken van de bloei, het verhinderen van de vruchtzetting en het verwijderen van de vruchten, zogenaamde totale vruchtdunning. Roosje & Toorenaar vermeldden in 1962 de toepassing van groeistoffen voor de vruchtdunning bij fruit.

In verband hiermee werden, in een oriënterende kasproef in 1964, potplanten behandeld met 2,4-dichloorphenoxyazijnzuur, maleïnehydrazide, indol-3-azijnzuur, 3,4,5-trijoodbenzoëzuur, 2,3,5-trijoodbenzoëzuur en naphtylazijnzuur. De resultaten vielen echter tegen: vaak traden groeistoornissen op in de vorm van vergeling van de phyllocladiën terwijl noch de bloei, noch het aantal bessen er door verminderde.

Eventuele toepassing in de praktijk zal door de langdurige bloeiperiode moeilijkheden geven.

3.4 Waarnemingen op oude praktijkvelden

De bovenvermelde waarnemingen aan de zaailingen te Venlo en aan planten op het veld te Maasbree zijn aangevuld met gegevens van verschillende praktijkvelden.

In Hoofdstuk 2 is er al op gewezen, dat nogal eens afwijkingen zijn geconstateerd van de verhouding 1 : 1 voor ♂ en ♀ planten, die enerzijds wordt beïnvloed door de herkomst van het materiaal, anderzijds door de leeftijd van het perceel. Zoals reeds vermeld vond Thévenin (1967) in 12 populaties een variatie van het percentage ♂ planten van 47,2 tot 57,2%. Uit waarnemingen in 1967 van het in 1962 aangelegde praktijkproefveld bleek een lichte overmaat van ♂ planten (Tabel 19) schommelend rond 53% (behalve bij plant 11 die met 60% ♂ nakomelingen abnormaal was). Ook indien men zou aannemen, dat alle weggevallen planten ♀ zijn geweest blijft de afwijking van de verhouding 1 : 1 bij plant 11 significant.

In 1962 werden op diverse praktijkvelden van verschillende leeftijd (maar alle jonger dan 20 jaar) in Limburg, en op oudere velden bij Ingelheim in West-Duitsland tellingen verricht. De jonge velden van het gebied Ingelheim vertoonden de 1 : 1 verhouding. Tabel 20 (p. 22) toont duidelijk hoe met toenemende leeftijd van het perceel het aantal ♂ planten stijgt: de verschillen zijn vanaf het 8e jaar significant[1]. Dit komt overeen met de waarnemingen van Yeager & Scott (1938), die voor een 15-jarig veld een verhouding tussen ♂ en ♀ planten van 1,4 : 1 vermeldden; in een 35-jarig veld vonden zij een verhouding van 2,5 : 1.

Op enkele velden zijn groeiwaarnemingen gedaan aan ♂ en ♀ planten. De ♂ planten behielden in de loop der jaren een betere groei dan de ♀; van beide geslachten nam echter de produktiecapaciteit in de loop der jaren af.

1. In het algemeen wijkt een verhouding al significant af van 50 : 50, als ze 48 : 52 is bij 16.000 planten (1 ha.)

Tabel 19. Percentages ♂ planten van de 17 kruisingen per ♂ plant en de 7 kruisingen per ♀ plant op 6-jarig praktijkproefveld / Percentages ♂ plants of 17 crosses per ♂ plant and 7 crosses per ♀ plant on 6 years old trial field (1967).

Nummer ♀ plant No of ♀ plant	Nakomelingen/Progeny		Nummer ♂ plant No of ♂ plant	Nakomelingen/Progeny	
	aantal/ number	% ♂		aantal/ number	% ♂
1	675	50,5	3	1564	55,7
2	643	53,2	8	1569	50,2
5	636	53,4	13	1494	54,0
9	589	53,0	24	1403	53,6
10	558	52,5	29	1533	51,7
11	656	60,0	31	1571	52,9
12	604	52,1	37	1534	54,8
18	662	55,9			
20	613	53,8			
22	658	49,1			
25	569	53,4			
26	640	50,6			
27	620	50,1			
28	668	55,5			
33	639	52,6			
34	602	54,8			
35	636	55,5			

3.5 Voetziekte-aantasting en geslacht

In de Nederlandse aspergegebieden komt veel voetziekte voor. De stengels van de aangetaste planten worden voortijdig geel en sterven af. De ziekte wordt volgens Van Maris (1961) veroorzaakt door de schimmel *Fusarium oxysporum*, die de plant echter alleen ernstig aantast onder minder gunstige groeiomstandigheden.

In de zomermaanden van 1959 en 1960 is van verschillende min of meer aangetaste praktijkvelden de geslachtsverhouding nagegaan. Per klasse werd in totaal 50 m rij

Tabel 21. Geslachtsverhouding en mate van voetziekte-aantasting / Sex relation in fields infected to different extents by foot-rot.

% aangetaste stengels % infected stalks	Nog aanwezige planten/Surviving plants			
	aantal/number		%	
	♂	♀	♂	♀
0–10	63	64	50	50
10–45	53	36	60	40
45–60	57	23	71	29
60–80	54	13	80	20

genomen.

Uit Tabel 21 blijkt, dat hoe sterker de voetziekte-aantasting, des te kleiner het percentage ♀ planten. Daar nagenoeg evenveel ♂ als ♀ planten waren uitgeplant zijn dus door de voetziekte meer ♀ dan ♂ planten weggevallen.

4 Beïnvloeding van de verhouding tussen mannelijke en vrouwelijke planten

4.1 Economische betekenis van een zuiver mannelijke aanplant

In het voorgaande hoofdstuk is gebleken dat de opbrengst van ♂ planten hoger is dan die van ♀ planten en dat het verschil met de jaren toeneemt van omstreeks 27% tot omstreeks 48%. Wil men de waarde van de ♂ ten opzichte van de ♀ planten nagaan, dan moet men ook het verschil in levensduur erbij betrekken.

Het verschil in produktie heeft twee aspecten:

a. verschil in opbrengst tussen ♂ en ♀ planten;

b. verschil in levensduur tussen beide geslachten; dit zal in de praktijk pas op een 6- à 7-jarig veld merkbaar zijn.

Indien men de betekenis van het produktieverschil van ♂ en ♀ planten wil aangeven, kan men dit doen door een berekening te maken van de totale opbrengst en veilingomzet, als het gehele Nederlandse asperge-areaal met ♂ planten beteeld zou zijn. Indien men aanneemt dat gedurende 8 tot 10 oogstjaren een perceel, beplant met ♂ planten, 50% meer opbrengt dan een perceel, beplant met ♀ planten, dan is de meeropbrengst van eerstgenoemde ten opzichte van een normaal praktijkveld 20%. In 1968 was de veilingaanvoer 7.600.000 kg met een omzet van f 21.000.000. De meeropbrengst zou dan 1.520.000 kg met een omzet van f 4.200.000 moeten zijn, indien de veilingprijs gelijk zou zijn geweest.

Het gemiddeld stengelgewicht van de ♂ planten is significant lager dan dat van de ♀. Het verschil is ongeveer 10% en wordt met de jaren niet groter. Dit lagere gemiddeld stengelgewicht van de ♂ planten heeft praktisch geen invloed op de prijs per kg. Door de grote vraag van de industrie en de consument naar niet te dikke stengels is het prijsverschil tussen de 3 hoogste kwaliteitssorteringen nl. AA (stengels met een diameter groter dan 2 cm), A (tot 33 stengels per kg) en B (van 33–45 stengels per kg) minimaal. De industrie heeft voor de blik- en glasconserven geen behoefte aan dikke stengels, daar ze per blik of glas gaarne een groot aantal stengels wil verwerken.

Bij de oogst, afzet en verwerking van de asperge zijn er werkzaamheden, die per kg afhankelijk zijn van het stengelgewicht. Als voorbeelden kunnen worden genoemd: het maken en dichtmaken van het oogstgat, het afsteken van de stengel, het sorteren (vooral bij de 'Sortair' machine) en het schillen van de stengels tijdens het klaarmaken in de fabriek. In al deze gevallen zijn de stengels van de ♂ planten in het nadeel bij die van de ♀ planten. Deze nadelen zijn slechts klein in vergelijking met de grote voordelen.

Uit Tabel 12 blijkt, dat ♂ planten per oogstgat vaak meer stengels geven dan ♀ planten; per 100 oogstgaten zijn in 1963, 1964 en 1965 resp. 14, 24 en 23% meer

stengels geoogst. Volgens Schoneveld (1967) zijn de oogstkosten rlage bij een hoge opbrengst per hectare, terwijl de afzetkosten dalen bij toename van de produktie per bedrijf. Versleyen (Franken *et al.*, 1968) vermeldt, dat de vaste kosten per kg (dus zonder oogst- en afzetkosten) dalen van f 0,93 tot f 0,56 bij een opbrengstverhoging van 3000 tot 5000 kg per hectare.

Indien men de voor- en nadelen samenvat, mag men concluderen dat door de hogere produktie de kostprijs per kilogram van een perceel met ♂ planten lager ligt, dan die van een perceel met ♀ planten.

Toen was gebleken, dat de cultuur van ♂ planten vele voordelen bezit, zijn de aspergetelers op zoek gegaan naar kenmerken waaraan zulke planten al op het zaaiveld zouden zijn te herkennen. Het resultaat is echter negatief geweest, hoewel men soms hoort beweren dat ♂ planten zijn te onderscheiden aan de jonge wortelstok, aan het aantal en de dikte van de bijwortels of aan de vorm van de knoppen. Op al deze punten bleken de verschillen te moeten worden toegeschreven aan de heterogeniteit van het materiaal en ze wezen niet op secundaire geslachtskenmerken.

Maar misschien zijn er andere verschilkenmerken. Men kan dit nagaan langs genetische weg (waarover later), door selectie op het zaaiveld, aan de hand van een (eventueel) verband tussen plantgewicht en geslacht en naar de gevoeligheid voor kaliumchloraat. Daarnaast werd de invloed van de ouderdom en de grootte van de stuifmeelkorrels op de geslachtsverdeling in beschouwing genomen.

4.2 Selectie op het zaaiveld

Het meest voor de hand liggend is op het zaaiveld van de bloeiende planten de ♂ te merken en die te bestemmen voor de aanplant. Dit merken zou enige malen herhaald moeten worden omdat de planten lang niet alle tegelijk bloeien. Het aantal bloeiende planten is in het eerste jaar echter zeer gering, zodat men het zaaiveld twee jaar zou moeten handhaven. Dan wordt overplanten echter bezwaarlijk.

Theoretisch kan men het gehele produktieveld bezaaien en alle ♀ planten (en de ♂ die te dicht op elkaar staan) verwijderen. In de literatuur wordt deze methode niet vermeld; de nadelen zijn dan ook groot:

a. het perceel blijft 3 jaar improduktief in plaats van 2;
b. de opkomst van het zaad en de verdere groei zullen slecht zijn omdat een passend onderhoud van zo'n grote oppervlakte onmogelijk is;
c. het sexen moet toch enige malen herhaald worden en van het tijdrovende merken van de planten is men niet af.

Enig succes kan van deze methode dus niet worden verwacht.

4.3 Plantgewicht en geslacht

In de literatuur vindt men over het verband tussen de zwaarte van het plantmateriaal en het geslacht alleen een onderzoek van Astrego (1951) waaruit hij concludeert dat

Tabel 22. Geslachtsverhouding bij planten van verschillend gewicht bij het uitplanten / Sex ratio in plants of different weight at bedding (Praktijkveld Horst, 1964 + 1965).

	Gewichtsklasse/Weight class			
	1 gem./av. 5,3 g	2 gem./av. 11,2 g	3 gem./av. 26,4 g	4 gem./av. 50,5 g
Percentage planten in iedere klasse Percentage plants in each class	18,1	26,8	49,0	6,1
Aantal uitgeplante planten Number of bedded out plants	363	373	377	377
waarvan/of which ♂ (in %)	56,7	54,4	45,9	53,0
waarvan/of which ♀ (in %)	43,3	45,6	54,1	47,0

Zaad/Seed: Mary Washington × Selectie Beeren.

lichte planten een hoger percentage ♀ planten geven. De zaadgrootteproef in Hoofdstuk 3 liet zien, dat ♂ planten lichter zijn dan ♀. Mogelijk zijn beide gegevens niet geheel in tegenspraak met elkaar, maar om meer licht in deze zaak te brengen werd in 1964 op een praktijkveld een aantal wortelstokken in 4 gewichtsklassen uitgelegd. Tabel 22 geeft voor de jaren 1964 en 1965 de geslachtsverhouding van de daaruit opgegroeide planten.

Erg veel uitsluitsel geeft de tabel niet: het enige significante verschil bleek te bestaan tussen de combinatie van de groepen 1 en 2 (licht) en die van de groepen 3 en 4 (zwaar) waarbij de 'lichte' planten meer ♂ waren dan ♀ (bij de 'zware' planten trad geen verschil op). Dit resultaat wijkt opnieuw af van dat van Astrego, maar het klopt met de zaadproef.

Voor de praktijk heeft men echter aan dit resultaat weinig, daar het lichte plantmateriaal, ondanks het hoger percentage ♂ planten, gemiddeld kleinere planten levert die minder produceren (bovendien hebben ze vaak een slechte start). Men geeft dus toch de voorkeur aan planten uit de groepen 2, 3 en 4.

4.4 Regeneratie en geslacht

Aangenomen dat ♂ planten op het zaaiveld sterker groeien dan ♀, zouden volgens Wellensiek (1957) ♂ planten ook sneller moeten regenereren. In zijn selectieproef over groei en bloei maakte hij daarom onderscheid tussen na 6 weken geknipte en ongeknipte zaailingen, waarna de planten die zich het snelst herstelden werden gemerkt. Hij kreeg zodoende 4 objecten:

a. selectie op bloei, niet op groei;
b. selectie op groei, niet op bloei;
c. selectie op groei én bloei;
d. geen selectie (controle).

Bij de selectie op bloei werden de ♂ planten gemerkt.

Gedurende 4 jaar werd de opbrengst nagegaan. De planten, die alleen op bloei geselecteerd waren, brachten 35% meer op dan de controle; de alleen op groei geselecteerde gaven een meeropbrengst van 10% en de op groei én bloei geselecteerde planten produceerden 30% meer. Het effect van de groeiselectie was dus slechts gering. Blijkbaar hadden de planten van het knippen veel te lijden. Het percentage ♂ planten was bij de op groei geselecteerde planten groter dan bij de controle.

Op deze proef zijn nog de volgende opmerkingen te maken. Wellensiek nam aan dat er verschillen in groeikracht bestonden tussen ♂ en ♀ planten op het zaaiveld. Uit ons onderzoek bleek, dat op het zaaiveld geen verschillen in groeikracht en vorming van het aantal stengels bestaan. Door de selectie op de regeneratie selecteert hij eigenlijk op planten, die genetisch een sterke groeikracht bezitten onafhankelijk van het geslacht.

Adam & Skiebe (1964) pasten een selectie toe op de groeikracht van zaailingen omdat zij een correlatie hadden gevonden tussen deze selectie en de opbrengst in daaropvolgende produktiejaren.

In 1964 werd het onderzoek van Wellensiek herhaald: op 10 april werd in 4 herhalingen uitgezaaid, 6 weken later werd het loof geknipt. Op 13 augustus werden de geknipte planten verdeeld in 3 klassen: de 25% 'zwak', de 50% 'matig' en de 25% 'sterk' geregenereerde. In oktober werd per plant het aantal stengels geteld en de lengte van de langste stengel gemeten. Tabel 23 geeft het resultaat. Alle verschillen waren significant ($P < 0{,}0001$).

De planten bleken door het afknippen zeer sterk geleden te hebben en in hun groei achter te zijn gebleven bij de controleplanten.

Aanvankelijk was het de bedoeling de 4 groepen planten op een praktijkveld uit te planten, maar de slechte ontwikkeling van de zwak en matig geregenereerde planten maakte dit onmogelijk, zodat in 1965 op het praktijkveld alleen de twee sterkste groepen (218 controleplanten en 230 sterk geregenereerde planten) werden uitgeplant en een beperkt aantal van alle groepen in 4 herhalingen op de proeftuin te Horst. In 1965 en 1966 bleek op het praktijkveld van de controleplanten 45,5% ♀ en 49,0% ♂

Tabel 23. Gemiddeld aantal stengels en stengellengte bij regenererende zaailingen / Average number of stalks and stalk length of regenerating seedlings (cv. Roem van Brunswijk).

	Aantal stengels Number of stalks per plant	Gem. lengte langste stengels Av. length in cm of longest stalks	Aantal planten Number of plants
25% sterkst geregenereerde planten most highly regenerated plants	5,20	34,6	434
50% matig geregenereerde planten moderately regenerated plants	4,47	28,9	868
25% zwak geregenereerde planten slightly regenerated plants	3,87	21,2	434
Controle/Control	6,74	39,6	647

Tabel 24. Regeneratie van afgeknipte aspergeplanten / Regeneration of cut off plants.

	Aantal planten Number of plants	Aantal dode planten Number of dead plants	Gem. aantal stengels per plant/Av. number of stalks per living plant	Gem. loofgew./ Av. foliage weight in g
Sterk geregenereerd Highly regenerated	144	11	4,14	278
Matig geregenereerd Moderately regenerated	165	27	3,28	174
Zwak geregenereerd Slightly regenerated	165	37	2,69	154
Controle/Control	148	18	4,30	242

te zijn; voor de sterk geregenereerde planten waren deze percentages 45,6 en 49,6. Er blijkt dus, in tegenstelling met wat Wellensiek (1957) vermeldt, geen verschil in geslachtsverhouding te bestaan.

Aan de 4 groepen planten, uitgeplant op de proeftuin te Horst, werd in 1967 per plant het aantal stengels, het loofgewicht en het aantal afgestorven planten bepaald (Tabel 24). In Horst was bij de matig en zwak geregenereerde planten het aantal dode planten het grootst ($P = 0{,}004$) en de groei het slechtst ($P = 0{,}01$). De sterk geregenereerde planten herstelden zich in de loop der jaren goed en waren in 1967 nagenoeg gelijk aan de controle. Er bleek geen verschil in geslachtsverhouding te bestaan tussen de 4 groepen.

Uit deze proef blijkt, dat het effect van de selectie op regeneratie minimaal is. Alleen de sterk geregenereerde planten hebben zich na 3 jaar in zoverre hersteld, dat de groei gelijk is aan die van de controleplanten. Dit is een pover resultaat van een selectie, waarbij slechts 25% van de planten kan worden aangehouden; de overige 75%, namelijk de zwak en de matig geregenereerde planten, zijn voor de praktijk niet bruikbaar. De selectie op de regeneratie heeft ook geen invloed gehad op de geslachtsverhouding, wat gezien de resultaten van ons onderzoek op zaailingen trouwens te verwachten was.

4.5 Verschil in gevoeligheid voor kaliumchloraat

Correns beschreef al in 1928 proeven waarbij met behulp van chemicaliën, onder andere kaliumpermanganaat, werd getracht verschillen tussen ♂ en ♀ planten aan te tonen.

Yamasaki (1933) vond een verschil in reactie ten opzichte van kaliumchloraat tussen de stengels van ♂ en ♀ planten bij spinazie, hennep en ginkgo: de stengels van de ♂ planten werden weinig of niet, die van de ♀ planten ernstig aangetast. Hij verklaarde dit als volgt: door reducerende stoffen zoals glucose en aldehyden werd kalium-

chloraat gereduceerd tot kaliumhypochloriet, dat zeer giftig is. Daar de ♀ planten meer reducerende stoffen bezaten dan de ♂, vormden zij meer kaliumhypochloriet.

Hayase & Komochi (1954) hebben getracht ♂ en ♀ aspergeplanten op het zaaiveld te onderscheiden met behulp van kaliumchloraat. Daartoe plaatsten zij afgesneden stengels 5 dagen in een watercultuur in het donker, waarna de stengels werden overgebracht naar een 0,1 % kaliumchloraat-oplossing in het licht. De stengels van de ♀ planten werden ernstig, die van de ♂ planten niet beschadigd. Zij verklaarden dit door een verschil in groeikracht tussen ♂ en ♀ planten. In dit geval zouden de ♂ planten aangetast moeten worden.

In 1967 zijn enkele oriënterende proeven volgens de methode van Hayase & Komochi genomen. Op 31 augustus werden daartoe stengels van ♂ en ♀ planten in erlenmeyers met een 0,1 % oplossing van kaliumchloraat gezet. Deze stengels waren in 3 groepen verdeeld: zeer jonge stengels waarvan de kop nog gesloten was, jonge stengels met jonge zijtakjes en oude stengels met zijtakken en phyllocladiën. Na 7 dagen waren de zeer jonge en jonge stengels van ♂ en ♀ planten al verwelkt. Van de oude stengels was het loof geel geworden. De indruk was, dat de verkleuring bij de ♀ planten sterker was dan bij de ♂ planten. Op 14 september werd de proef herhaald met oude stengels van 6 ♂ en 6 ♀ planten. Op 22 september waren de stengels van de 6 ♀ planten verkleurd; van de ♂ planten vertoonden slechts 2 planten een verkleuring, de andere 4 nog niet. Bij de oude stengels zag men een gering verschil in reactie ten opzichte van kaliumchloraat. Dit verschil is echter niet te verklaren door een verschil in groeikracht daar uit ons onderzoek is gebleken, dat er geen verschil in groei is tussen ♂ en ♀ planten op het zaaiveld.

Het lijkt echter voor de praktijk welhaast onmogelijk, om langs deze weg op het zaaiveld het geslacht te bepalen: enerzijds kost het een enorme hoeveelheid werk en administratie, anderzijds brengt men aan de zaailingen schade toe doordat men het loof, nodig voor de bepaling, afknipt.

4.6 Invloed van de ouderdom van het stuifmeel op het geslacht

Nu uit het bovenstaande duidelijk is geworden, dat er geen passende selectiemethoden zijn om het percentage ♂ planten in een produktieveld te verhogen is geprobeerd om met stuifmeel de geslachtsverhouding te beïnvloeden, daar bij de stuifmeelproduktie de helft van het aantal korrels het X-chromosoom en de andere helft het Y-chromosoom bevat.

Correns (1928) vond bij *Melandrium* na bestuiving met stuifmeel dat met alcohol was bewerkt, een verhoging van het percentage ♂ planten in de nakomelingschap. Hetzelfde resultaat verkreeg hij bij gebruik van oud stuifmeel. De Y-korrels bleken dus beter bestand tegen slechte uitwendige omstandigheden dan de X-korrels. Laskowska (1961) bestoof ♀ hennepplanten met stuifmeel van 14–17 dagen oud; hij verkreeg een groter percentage ♀ planten dan bij gebruik van vers stuifmeel. Malhotra (1930) heeft reeds enkele proeven met stuifmeel bij asperge vermeld. Hij verzamelde stuifmeel en liet dit 6, 12 en 24 uur in de buitenlucht uitdrogen. Daarna

Tabel 25. Percentages ♂ en ♀ planten na bestuiving met stuifmeel van verschillende ouderdom / Percentages ♂ and ♀ plants after pollination with pollen of different ages.

	Aantal planten/ Number of plants	% ♂	% ♀
Vers stuifmeel/fresh pollen	228	51,7	48,3
Stuifmeel 17 dagen/pollen 17 days old	198	56,0	44,0
Stuifmeel 26 dagen/pollen 26 days old	184	64,7	35,3

werd het gebruikt voor kruisingen. Daarbij bleek het percentage ♂ planten in de nakomelingschap naarmate het stuifmeel ouder was geweest te dalen van 35,5 tot 30,4%. Helaas bleken de verschillen niet significant te zijn.

In 1963 werd een proef genomen met het bewaren van stuifmeel. Bloemen van een ♂ plant met rijp stuifmeel werden in een koelkast bij 4°C in een afgesloten petrischaal bewaard. Na 6, 10, 17 en 26 dagen werden ze gebruikt voor het maken van kruisingen op één ♀ plant. Het stuifmeel van 26 dagen oud gaf nog een zettingspercentage van ongeveer 50%. In 1965 werden de kruisingen met stuifmeel van 17 en 26 dagen uitgezaaid, tegelijk met kruisingen met vers stuifmeel. In 1966 en 1967 werd het geslacht van de planten bepaald.

Men ziet uit Tabel 25 dat het percentage ♂ planten toeneemt bij het ouder worden van het stuifmeel. De toename bleek significant te zijn ($\chi^2 = 6{,}25$, $P = 0{,}01$). Waarschijnlijk hebben de Y-korrels een langere levensduur of ze zijn beter tegen slechte uitwendige omstandigheden bestand dan de X-korrels. Deze resultaten wijken af van die van Malhotra (1930); de door hem gevonden verschillen bleken echter niet significant te zijn. De hier gegeven resultaten komen wel overeen met die van Correns.

De verschuiving naar ♂ planten door het gebruik van oud stuifmeel heeft alleen betekenis bij veredelingswerk: als men voor een bepaald onderzoek stuifmeel moet bewaren loopt men het risico dat de geslachtsverhouding verandert.

Voor de praktijk komt men met deze eigenschap niet verder, want een aspergeveld heeft een lange bloeiperiode, doordat elke stengel die boven de grond komt, afhankelijk van de weersomstandigheden, na ongeveer 4 weken bloeit en de stengelopkomst zich over een lange periode uitstrekt. Bovendien moeten de ♀ planten om ongewenste bestuiving te voorkomen geïsoleerd worden.

4.7 Grootte van de stuifmeelkorrels en geslacht

Daar het niet onmogelijk geacht moet worden, dat X-stuifmeelkorrels verschillen in grootte van Y-korrels (beide natuurlijk afkomstig van XY-planten), werd in 1964 een begin gemaakt met korrelmetingen. In 1965 werd dit onderzoek voortgezet. In totaal waren 22 XY-planten bij het onderzoek betrokken; per plant werden 100 korrels gemeten.

Daar de stuifmeelkorrels sterk in grootte verschillen, zou hoogstens een tweetoppige

Figuur 3. Verdeling van de stuifmeelkorrelgrootte van 2 ♂ XY-planten, 1 eenheid = 25,2 μm.

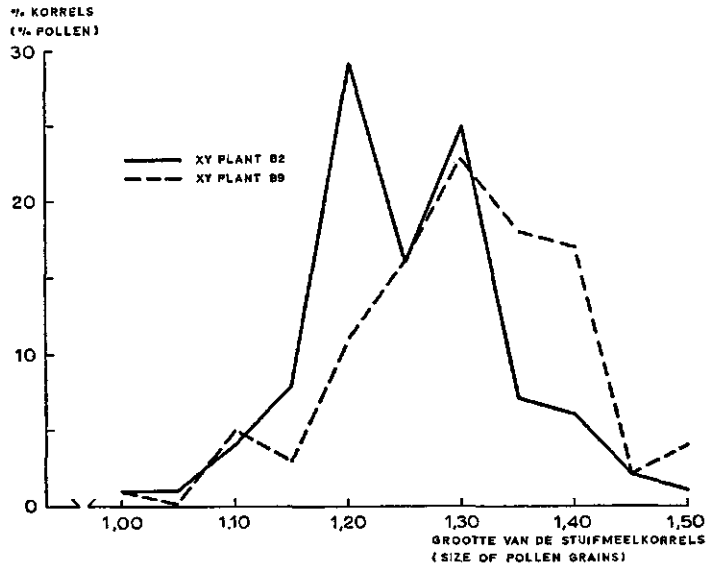


Figure 3. Size distribution of pollen grains from 2 ♂ XY plants, 1 unit = 25.2 μm.

frequentie-verdeling kunnen worden verwacht. Een dergelijk verschijnsel werd nergens in significante mate gevonden (Fig. 3).

Bij het ter kieming leggen van stuifmeelkorrels in een oplossing van 15% suiker met 10 ppm boorzuur en 1% agar bleek, dat grote korrels sneller kiemden dan kleine. Zouden zich onder de grote korrels meer (of minder) dan 50% X-korrels bevinden, dan zou daaruit een ongelijk aantal ♂ en ♀ nakomelingschap volgen. Dit is nooit waargenomen.

Er is dus geen enkele reden om enig verband tussen de grootte van de stuifmeelkorrels en het geslacht van de nakomelingschap aan te nemen.

De algemene conclusie van dit hoofdstuk moet luiden, dat het door selectie op het zaaiveld en door manipulaties met stuifmeel, niet mogelijk is het percentage ♂ planten te verhogen op een manier die voor de praktijk van belang is.

5 Bloemvormen en bessenproduktie

5.1 Bloemen van vrouwelijke, mannelijke en andromonoecische planten

Hoewel normaliter een aspergeplant óf ♂, óf ♀ bloemen draagt, in overeenstemming met zijn tweehuizigheid, komen af en toe ♂ planten voor die naast normale meeldraden een min of meer ontwikkelde stamper bezitten. Darwin (1877) noemt planten die zowel ♂ als hermafrodiete bloemen dragen andromonoecisch. Een geval daarvan werd in 1962 aangetroffen op een 2-jarig veld te Maasbree. Daar waren van iedere plant 10 bloemen onderzocht op de lengte van de bloemdekbladen, de meeldraden, de stijl en het vruchtbeginsel, waarbij bovendien de ontwikkeling van de stempels was genoteerd. Op de proeftuin te Venlo is eveneens de ontwikkeling van de stamper bij ♂ planten nagegaan.

Het bleek dat de ♀ planten in twee klassen onder te brengen waren: met zeer slecht ontwikkelde meeldraden en met iets betere die echter toch geen stuifmeel bevatten. De verhouding was 89 : 11. In de loop van de jaren werden nog vele andere velden op dit kenmerk nagegaan, maar ♀ planten die stuifmeel produceerden werden nooit gevonden.

Robbins & Jones (1925), die de eersten waren die de bloemen van aspergeplanten classificeerden, onderscheidden 5 klassen:

1. sterk ♀: vruchtbeginsel goed ontwikkeld, stijl lang, stempels duidelijk; meeldraden zeer rudimentair (nauwelijks zichtbaar);
2. zwak ♀: vruchtbeginsel iets kleiner, stijl kort, stempels niet goed ontwikkeld; meeldraden goed zichtbaar, echter zonder stuifmeel;
3. hermafrodiet: vruchtbeginsel tamelijk groot en meeldraden goed ontwikkeld;
4. zwak ♂; vruchtbeginsel tamelijk groot, stijl kort, geen ovuli; meeldraden kort, met kiemkrachtig stuifmeel;
5. sterk ♂; stamper slechts een kleine verhevenheid zonder stijl; meeldraden normaal ontwikkeld.

Dit impliceert een geleidelijke overgang van sterk ♀ tot sterk ♂, terwijl onze indeling geen onderscheid maakte tussen sterk en zwak ♀.

Flory (1932) ging in 1929 van 50 ♂ en 50 ♀ planten de ontwikkeling van de meeldraden en van de stampers na; in 1930 en 1931 breidde hij de waarnemingen uit tot 2000 planten. Hij vond slechts één ♂ plant met één besje. Naar de ontwikkeling van de stamper verdeelde hij de ♂ bloemen in 5 klassen:

1. bloemen zonder stijl;
2. bloemen met een korte stijl;

Tabel 26. Lengte van stamper en meeldraden van ♂ bloemen uit de 5 klassen van Flory / Lengths of pistils and stamens of ♂ flowers in Flory's 5 classes.

Bloemklasse Flower class	Aantal planten Number of plants	Gemiddelde lengte meeldraden Mean stamen length in mm	Gemiddelde lengte stamper Mean pistil length in mm
1	20	4,10	1,08
2	28	4,05	1,27
3	9	3,70	1,46
4	10	3,66	1,80
5	4	3,80	2,80

3. bloemen met complete maar korte stijl;
4. bloemen met een stijl even lang als die van een normale stamper maar zonder stempels;
5. bloemen met stijl van normale lengte en enigszins zichtbare stempels.

Het verschil tussen klasse 3 en 4 is niet groot en is moeilijk te handhaven. Flory's metingen van de lengte van stamper en meeldraden zijn vermeld in Tabel 26. Men ziet, dat de lengte van de stamper van klasse 4 naar klasse 5 sterk toeneemt. Bij de ♀ planten variëert de lengte van de stampers van 2,8 tot 3,1 mm, die van de rudimentaire meeldraden van 1,4 tot 1,6 mm. Dus praktisch geen verschil, zodat ook volgens hem de indeling van Robbins & Jones niet klopt.

Shoji & Nakamura (1928) hebben de mate van degeneratie van de rudimentaire organen bestudeerd en zij vonden dat de ontwikkeling van de rudimentaire meeldraden in de ♀ bloemen praktisch overal gelijk is. In de (kleine) antheren is de buitenlaag verscheidene cellen dik en de loculi bevatten een tapetum en pollenmoedercellen. Hierin is de eerste meiotische deling (metafase, anafase en telofase) normaal. Er zijn 10 bivalenten in de cellen aanwezig, zoals bij de pollenmoedercellen van de ♂ planten. Na de tweede meiotische deling volgt een degeneratie van kern en cytoplasma; deling van de jonge pollenkorrels in de tetraden is nooit waargenomen.

Peirce & Currence (1962) onderscheiden met betrekking tot de bloemontwikkeling drie groepen: ♂, ♀ en hermafrodiete planten, de laatste met goed ontwikkelde meeldraden en een volledig ontwikkelde stamper die in staat is tot vruchtzetting. Deze indeling is zeer summier vergeleken met onze indeling: planten, die bloemen van klasse 5 bezitten noemen zij, ongeacht het aantal van dergelijke bloemen op een plant, hermafrodiet. Alle planten met bloemen van de klassen 1 tot en met 4 in onze classificatie worden dus ♂ genoemd. Daar hun indeling is gebaseerd op waarnemingen in een kas bestaat de mogelijkheid dat planten, die zij ♂ noemen, later in het seizoen 'hermafrodiet' worden.

Thévenin (1967) verdeelt de bloemen in 3 groepen: ♀, hermafrodiet (dus met volledig ontwikkelde meeldraden èn stamper) en ♂ of intermediair (met een gereduceerde stamper). Planten, die ♀ bloemen dragen, bezitten geen andere bloemen; hetzelfde doet zich voor bij planten met hermafrodiete bloemen, die later kleine bessen dragen met meestal slechts één zaad. Het aantal bessen varieert overigens van enkele tot

duizenden per plant. De planten met de ♂ bloemen (die van de derde groep) zijn te verdelen in planten die wél en planten die geen bessen produceren. Het aantal bessen variëert van enkele tot honderden; ze zijn vaak klein en bevatten eveneens maar één zaad (soms verschrompeld of zonder zaadhuid) of helemaal geen zaad. Zij noemt deze planten andromonoecisch, zodat ze in feite 4 groepen planten onderscheidt: ♀, hermafrodiet, ♂ en andromonoecisch.

De bloemindeling, die Beeskow in 1967 gepubliceerd heeft, komt vrijwel geheel overeen met onze indeling, met dit geringe verschil dat hij de bloemen met een zeer rudimentair vruchtbeginsel zonder stijl en de bloemen met een rudimentair vruchtbeginsel met korte stijl zonder stempels in één klasse samenvat. Hij verdeelt de ♂ planten in 5 klassen, te weten:

a. zuiver ♂ planten, die alleen bloemklasse 1 bezitten;
b. andromonoecische planten, waarin alle bloemklassen voorkomen;
c. andromonoecische planten, waarin alleen de bloemklassen 2, 3 en 4 voorkomen;
d. andromonoecische planten, waarin alleen bloemklassen 3 en 4 voorkomen;
e. andromonoecische planten met alleen bloemklasse 4.

Ofschoon deze laatste groep eigenlijk hermafrodiete planten zijn, worden ze eenvoudigheidshalve tot de andromonoecische planten gerekend. Om de andromonoecie van planten of kruisingen met elkaar te kunnen vergelijken heeft hij de andromonoeciewaarde ingevoerd. Klasse a kreeg de andromonoeciewaarde 0; deze waarde liep op tot 4 voor klasse e.

Aan de hand van de waarnemingen te Maasbree en op de proeftuin te Venlo zijn de bloemen van ♂ planten naar de ontwikkeling van de stamper in 5 klassen verdeeld. Deze zijn:

1. bloemen met een zeer rudimentair vruchtbeginsel zonder stijl en stempels;
2. bloemen met een rudimentair vruchtbeginsel met korte stijl en zonder stempels;
3. bloemen met een rudimentair vruchtbeginsel met stijl van normale lengte, echter nog zonder stempels;
4. bloemen met een goed ontwikkeld vruchtbeginsel, met stijl van normale lengte en iets ontwikkelde stempels;
5. bloemen met een volledig ontwikkelde stamper.

Bij deze indeling vindt men een geleidelijke overgang van zuiver ♂ tot hermafrodiete

Figuur 4. Indeling in 5 klassen van bloemen van ♂ planten.

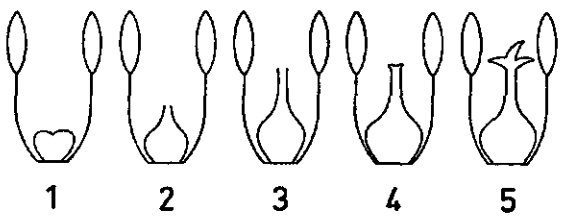


Figure 4. Distribution of ♂ plants in 5 flower classes (for codes see Table 31).

bloemen. In Fig. 4 zijn de 5 bloemklassen schematisch weergegeven. Bij bloemen aan één ♂ plant kunnen verschillende bloemklassen voorkomen. Er zijn echter nimmer planten waargenomen met alleen bloemen van klasse 5; indien dit zou voorkomen, zou men van een hermafrodiete plant kunnen spreken. Van het veld Maasbree zijn bij 34, 31, 25, 6 en 4% van de planten bloemen van klasse 1 tot en met 5 voorgekomen. In Tabel 27 zijn enkele resultaten vermeld.

Tabel 27. Lengten van diverse bloemdelen van ♂ en ♀ planten / Lengths of flower parts in ♂ and ♀ plants (Maasbree; in mm).

	Bloemsteel Pedicel	Bloemdek Perianth	Vruchtbeginsel Ovary	Stijl Style	Meeldraden Stamens
♂ planten/plants	15	5,1–7,1	0,3–1,4	0,0–1,5	3,8–4,2
♀ planten/plants	11	2,8–4,1	1,0–1,9	1,0–1,8	0,5–1,0

5.2 Verschil in ontwikkeling van de stamper in bloemen aan dezelfde stengel

Beeskow (1967) vermeldt, dat er grote verschillen kunnen bestaan in de mate van ontwikkeling van de stamper in bloemen aan verschillende stengels, zoals eerder trouwens door Nigtevegt (1966) voor *Cleome spinoza* was aangetoond. Hij bekeek de stengels echter op verschillende tijdstippen zodat het niet onmogelijk is, dat de geconstateerde variatie veroorzaakt was door uitwendige omstandigheden. Daarom werden in 1964 op dezelfde dag gegevens verzameld van bloemen van hoofdstengel en van zijstengels eerste en tweede orde van een aantal in de openlucht staande andromonoecische planten. Tabel 28 laat zien, dat de ontwikkeling van de stamper in de bloemen onafhankelijk was van de plaats die de bloemen aan de stengel innamen.

Tabel 28. Plaats van de verschillende bloemen aan de aspergeplant / Location of the different flowers on the asparagus plant.

Plant nummer Plant number	Aantal bloemen aan/Number of flowers on														
	hoofdstengel in bloemklasse/main stem in flower class					zijst. 1e orde in bloemklasse/prim. laterals in flower class					zijst. 2e orde in bloemklasse/secund. laterals in flower class				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
256– 4			5					20					20		
256–11			6	4				18	7			1	13	1	
256–23			15				5	15				5	15		
256–26			10					20					20		
259– 3			10					16	4				17	3	
262– 8			6	4				12	8				9	11	
Totaal/Total			52	8			5	101	19			6	94	15	

5.3 Aantal bloemen en geslacht

Bij waarnemingen aan zaailingen in de kas is gebleken dat de eerste bloeiende stengel van ♂ planten al rijk bloeit; bij ♀ planten komen daarentegen vaak op de eerste bloemstengels slechts enkele verspreid staande bloemen voor. Op het proefveld te Maasbree bezat in 1962 een ♂ plant 5000–7000 bloemen per forse stengel, een ♀ plant maar 3000–4000. Op oudere velden was dit verschil nog groter. Men ziet trouwens algemeen een veel rijkere bloei bij ♂ planten dan bij ♀; op zeer oude velden dragen de ♀ planten vaak helemaal geen bloemen en ze produceren dus ook geen bessen meer.

5.4 Bloeiperiode en geslacht

Zoals vermeld bloeit op het zaaiveld maar een gering percentage planten en wel voornamelijk ♂ planten. De bloei valt ook pas laat: ongeveer augustus-september. In het plantjaar, dat is het jaar waarin de planten van het zaaiveld naar het toekomstige produktieveld worden gebracht, valt de bloei in diezelfde periode en gaat soms nog tot half oktober door omdat de planten eerst goed moeten aanslaan.

Op oudere velden die niet worden geoogst begint de bloei al vroeg, eind mei, dus 4 à 5 weken na het uitlopen van de eerste stengels. De ♂ planten beginnen een paar dagen eerder dan de ♀. Het hoogtepunt van de bloei valt in juni en juli; ze gaat niet lang door, want het gewas begint al vroeg in het seizoen te vergelen.

Op velden die wel worden geoogst begint de bloei ongeveer 4 weken na het beëindigen van de oogst. Voor een driejarig veld is dat eind juni en voor de andere produktievelden de tweede helft van juli. De ♂ planten beginnen weer een paar dagen eerder dan de ♀ planten. Daar het gewas lang blijft doorgroeien, kan men nog laat in het seizoen bloeiende stengels aantreffen.

Voor alle niet-geoogste en geoogste velden geldt, dat de ♂ planten langer bloemen dragen dan de ♀ planten.

5.5 Bessenproduktie

Bij het maken van kruisingen is gebleken dat de periode van bestuiving tot rijpe (rode) bes met goed ontwikkelde zaden ongeveer 3 maanden lang is, ook als men kruisingen maakt in een kas. Deze lange periode vormt voor het veredelingswerk een handicap.

Daar de asperge door insekten bestoven wordt, is de bessenproduktie niet alleen afhankelijk van het aantal bloemen dat de plant draagt, maar ook van de weersomstandigheden tijdens de bloei. De bessenproduktie op een eenjarig veld is gering daar de ♀ planten pas laat en in geringe mate gaan bloeien. Door deze late bloei zijn vaak de zaden niet goed ontwikkeld. Op de tweejarige velden en op de velden die maar een korte periode worden geoogst, valt de bloei in een gunstige periode; het aantal bessen op dergelijke velden is dan ook talrijk.

Op de produktievelden, die een geheel seizoen worden geoogst, valt de bloei later. Speciaal hier is de bessenproduktie sterk afhankelijk van de weersomstandigheden: in warme zomers ziet men veel, in koude (natte) zomers weinig bessen. Daar het aantal bloemen aan de ♀ planten afneemt met het ouder worden van de plant is in oude produktievelden de bessenproduktie gering.

De andromonoecische planten op de praktijkvelden produceren zeer weinig bessen, vaak slechts enkele. Deze planten zijn in de herfst het best te onderscheiden van de andere planten, door het verkleuren van deze bessen. Aan de bloemen van de laat gevormde stengels, kan men controleren of de planten inderdaad andromonoecisch zijn.

Sneep (1953) heeft waargenomen dat bij de bloemen van andromonoecische planten in het jonge stadium de helmhokjes de stempels en stijl afschermen. Bij verdere ontwikkeling groeit het vruchtbeginsel wat uit en de stempels komen tegen de inmiddels opengebarsten helmknoppen en worden bedekt met eigen stuifmeel, zodat overwegend zelfbestuiving plaatsvindt.

5.6 Bloei van zeer jonge planten

Thévenin vermeldde in 1967 al dat zaailingen van 7 à 8 weken topbloemen kunnen dragen. Het geslacht van de planten was daardoor al op zeer jeugdige leeftijd te bepalen. De stengels met de topbloemen groeiden niet meer uit en er werden daarna normale stengels gevormd die tegelijk met die van normale planten bloeiden.

Hetzelfde verschijnsel werd waargenomen op de proeftuin te Venlo waar op 3 februari 1969 zaad van 46 herkomsten in petrischalen in een thermostaat bij 27°C ter kieming was gelegd, en in zaaikistjes uitgeplant. Van elke herkomst werden indien voorradig, 100 zaden uitgezaaid. Op 4 maart kwamen bij 15 herkomsten zaailingen met topbloemen voor waarvan 7 herkomsten met één zaailing, 5 herkomsten met 4–7 zaailingen, 1 herkomst met 27 zaailingen, 1 herkomst met 40 zaailingen en 1 herkomst met 74 zaailingen. In totaal waren er 175 zaailingen met 1 of 2 topbloemen. Van deze zaailingen werd het geslacht bepaald; 78 waren ♂, 65 ♀ en bij 32 zaailingen ontbraken zowel vruchtbeginsels als meeldraden. Fig. 5 geeft een foto van zaailingen met topbloemen.

Figuur 5. Jonge zaailingen met topbloemen.

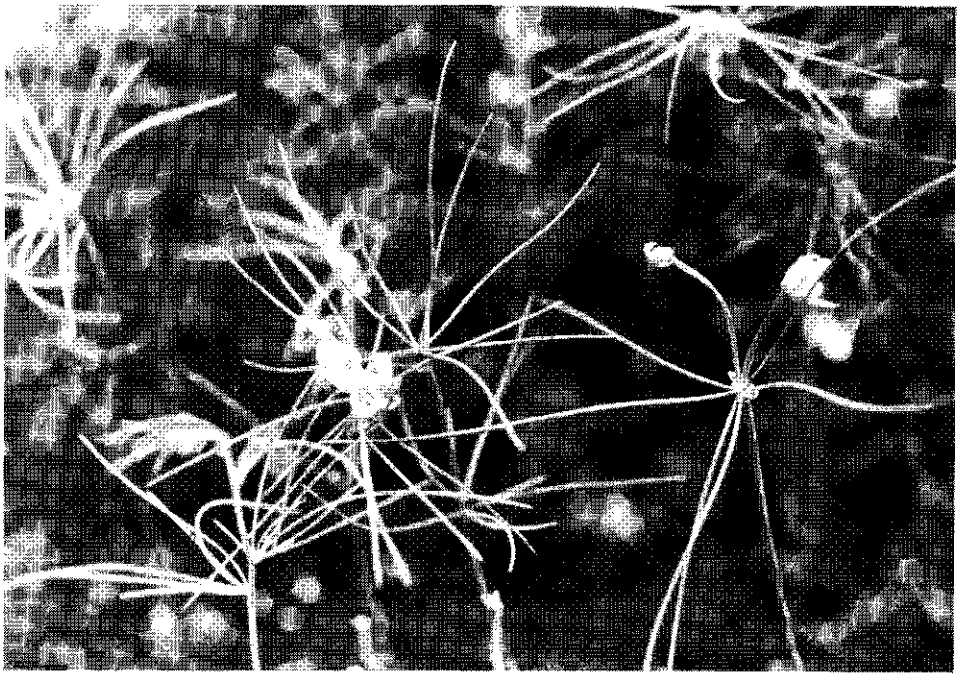


Figure 5. Young seedlings with terminal flowers.

6 De genetische weg tot een mannelijke aanplant

Na de gebleken onmogelijkheid van een wijziging van enige betekenis in de verhouding tussen ♀, en de in veel opzichten beter bruikbare ♂ planten door selectie op secundaire geslachtskenmerken, diende getracht te worden langs genetische weg tot een geheel ♂ aanplant te komen. Kappert wees in 1941 al op deze mogelijkheid, waarbij de ♂ planten met in een enkele bloem een goed ontwikkelde stamper als uitgangspunt zouden moeten dienen.

6.1 Ontstaan van YY-planten

Rick & Hanna hebben in 1943 voor het eerst aangetoond, dat voor het geslacht de ♂ planten heterozygoot (XY) en de ♀ planten homozygoot (XX) zijn. Bij een normale bestuiving ontstaat hieruit een nakomelingschap met 50% ♂ en 50% ♀ planten.

Neemt men aan, dat andromonoecische planten genetisch ♂ zijn, dan geeft zelfbestuiving de verhouding 1 XX (♀): 2 XY (♂): 1 YY (♂) ofwel 1 ♀ : 3 ♂. Rick & Hanna kwamen inderdaad tot die slotsom bij hun experimenten. Toen zij namelijk deze ♂ planten kruisten met ♀ planten (XX) vonden zij, dat 1/3 uitsluitend ♂ nakomelingen gaf (XX × YY → XY) en dat 2/3 uitsplitste in 50% ♀ en 50% ♂ (XX × XY → XX + XY).

Sneep (1953), die tot dezelfde resultaten kwam, wees op het belang van de homozygote ♂ planten om tot een ras van geheel ♂ planten te komen.

Om YY-planten te kunnen kweken moet men beschikken over andromonoecische planten. Het percentage andromonoecische planten in de praktijkvelden is gering en kan op verschillende velden variëren. Op een praktijkproefveld te Helden met kruisingen van het ras Mary Washington met de selectie Beeren liep het percentage uiteen van 0–1%. Op een ander produktieveld is een percentage van 0,33 waargenomen. Het aantal bessen aan deze andromonoecische planten is gering en het aantal zaden per bes is klein. Ook Zilm (1966) en Thévenin (1967) vermeldden slechts zeer lage percentages.

Om een en ander te toetsen werd in 1960 een begin gemaakt met het kweken van YY-planten. Daartoe werd van 18 andromonoecische planten zaad geoogst en in de kas uitgezaaid. Bijna alle planten bloeiden nog in hetzelfde jaar. Met de meeste planten werden proefkruisingen gemaakt om de XY- en de YY-planten te onderscheiden (Tabel 29).

Van de bloeiende planten bleken er 40 ♀ en 129 ♂ te zijn, een verhouding die vrijwel gelijk is aan de verwachte 1 : 3. Maar zelfs als men aanneemt, dat alle 11 planten die

Tabel 29. Uitsplitsing in XX-, XY- en YY-planten in nakomelingschap van 18 zelfbestoven andromonoecische planten / Segregation into XX-, XY- and YY-plants in progeny of 18 self-pollinated andromonoecious plants.

Zaadboek-nummer Register number of seed	Aantal planten/Number of plants					
	♀ (XX)	♂			niet gebloeid/ not flowering	totaal total
		XY	YY	niet vastgesteld, dus XY of YY/not estimated, so XY or YY		
90	2	1	0	2	1	6
93	0	0	1	2	0	3
94	3	11	4	0	2	20
96	2	4	1	1	0	8
97	1	6	1	1	0	9
98	2	4	4	0	4	14
101	4	6	0	1	3	14
102	3	5	1	0	0	9
103	4	9	2	0	0	15
104	0	3	1	0	0	4
105	6	4	0	0	0	10
106	4	11	7	0	0	22
107	2	1	2	0	0	5
109	0	1	0	0	0	1
110	0	4	3	0	0	7
111	1	2	1	1	1	6
112	3	4	2	4	0	13
232	3	8	3	0	0	14
Totaal/Total	40	84	33	12	11	180

nog niet gebloeid hadden ♀ waren (en daarvoor is enige reden, want in Hoofdstuk 3 is aangetoond, dat laat bloeiende planten grotendeels ♀ zijn), dan nog komt men op een verhouding die niet significant van 1 : 3 verschilt (51 ♀ : 129 ♂, $\chi^2 = 1{,}07$, $P = 0{,}3$).

Uit de proefkruisingen van 117 ♂ planten bleken er 84 genetisch XY, 33 YY te zijn, een verhouding die niet significant van de verwachte 1 : 2 afwijkt ($\chi^2 = 1{,}39$, $P > 0{,}1$).

Uit Tabel 29 blijkt ook, dat praktisch alle zaadboeknummers één of meer YY-planten bevatten.

6.2 Verschillen tussen XY- en YY-planten

In Hoofdstuk 4 is uitvoerig ingegaan op de mogelijkheid (of liever gezegd: onmogelijkheid) om ♂ en ♀ planten van elkaar te onderscheiden zonder dat men de beschikking heeft over bloemen. In dit hoofdstuk komt een eigenlijk nog subtieler probleem aan de orde, namelijk het onderscheiden van XY- en YY-planten aan vegetatieve kenmerken. Als dit zou lukken zou veel tijd en werk kunnen worden bespaard in ver-

gelijking met de 2 jaar kostende methode via bloeiende planten.

Rick & Hanna (1943) hebben al pogingen in deze richting ondernomen, maar zij vonden geen verschil in grootte van de bloemen. Wel leek het alsof het vruchtbeginsel bij de YY-planten iets langer was en de diameter iets kleiner, maar het verschil was niet betrouwbaar. Eigen waarnemingen op dit punt leidden evenmin tot een positief resultaat.

Nu de morfologie ons in de steek laat, werd nagegaan of er een verschil bestond in kiemenergie van het zaad, het aantal dagen van uitzaai tot eerste bloei en grootte van de stuifmeelkorrels.

De *kiemenergie van XY- en YY-planten* leverende zaden is bepaald in de proef die al in par. 3.1 is vermeld, waarin voor de zaden van 18 andromonoecische planten het aantal dagen van uitzaai tot kieming werd nagegaan. In de zomer werd het geslacht van de nieuwe planten bepaald, terwijl proefkruisingen de YY-planten van de XY-planten scheidden. In 1963 is deze proef herhaald. Tabel 30 geeft de resultaten.

Voor deze proef werden alleen de zaden met een volledig ontwikkelde zaadhuid genomen, vandaar dat de aantallen van 1961 afwijken van die in Tabel 29. Uit de cijfers blijkt, dat het zaad waaruit YY-planten ontstaan een significant langere kiemingsperiode heeft dan het overige zaad. Het aantal dagen neemt toe bij toenemende mannelijkheid ($P = 0{,}0005$).

Tabel 30. Gemiddeld aantal dagen van uitleg tot kieming van zaden van verschillend genotype / Average number of days from sowing till germination for seeds of different genotype.

Achteraf bepaald genotype Genotype as estimated afterwards	Aantal planten Number of plants			Gem. aantal dagen tot kieming Av. number of days before germination		
	1961	1963	tot.	1961	1963	gem./av.
XX	26	44	70	14,2	10,5	11,9
XY	60	69	129	15,0	11,7	13,2
YY	28	27	55	17,1	12,8	15,0

In Tabel 4 heeft men al kunnen zien, dat het percentage ♀ planten uit zaden met een korte kiemduur significant hoger was dan 50%. Uit de twee proeven met zaad van andromonoecische planten ziet men een vertraging van de kieming in de volgorde XX-, XY-, YY-planten: het is alsof de aanwezigheid van het Y-chromosoom remmend werkt op de kieming. Misschien dat dit de oorzaak is van soms afwijkende verhoudingen in de nakomelingen van andromonoecische planten (Zilm, 1966) daar de kans, dat door schimmelaantasting de zaden verloren gaan groter is, naarmate de kieming trager verloopt. Als men de langzaam kiemende zaden neemt, heeft men een grotere kans op YY-planten.

In Fig. 1 ziet men, dat *de bloeidatum* van de XY-planten eerder valt dan die van de XX-planten. Het is dan ook interessant om na te gaan, in hoeverre de YY-planten zich hierin van de XY-planten onderscheiden.

Daartoe werd in 1963 van 83 XY- en 31 YY-planten de bloeidatum genoteerd, en het aantal dagen van uitzaai tot eerste bloei berekend. Voor de XY-planten was het gemiddelde 159 en voor de YY-planten 149 dagen. De YY-planten bloeiden dus iets eerder. In 1964 waren de resultaten ongeveer hetzelfde: 69 XY- en 27 YY-planten met 199 respectievelijk 191 dagen. Bij wiskundige verwerking bleken de verschillen echter niet significant te zijn.

Een andere mogelijkheid lag in de *grootte van de stuifmeelkorrels.* Van 21 YY-planten werden telkens 100 korrels gemeten. De gemiddelde diameter (uitgedrukt in eenheden van 25,2 μm) en s% (variatiecoëfficiënt) van de YY-planten zijn 1,21 en 6,2; voor de XY-planten zijn deze cijfers 1,22 en 7,4. De gemiddelde grootte van de stuifmeelkorrels van de XY en YY is gelijk. De korrels van de YY-planten vertonen een enigszins lagere variatiecoëfficiënt wat blijkt als men de verdeling van de YY-planten in Fig. 6 vergelijkt met die van de XY-planten in Fig. 3. De YY-planten hebben een hoog percentage van een bepaalde grootte.

Hoewel er dus wel verschillen zijn, is het niet mogelijk om aan de hand hiervan een onderscheid te maken tussen XY- en YY-planten.

Figuur 6. Verdeling van de stuifmeelkorrelgrootte van 2 ♂ YY-planten, 1 eenheid = 25,2 μm.

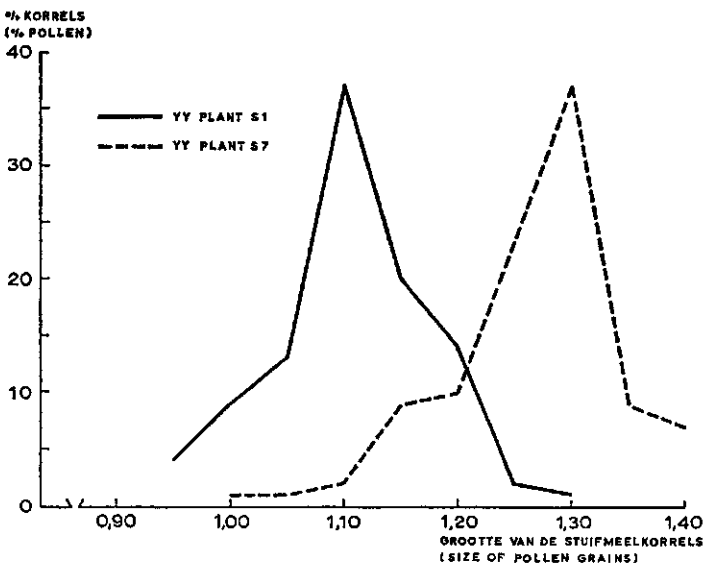


Figure 6. Size distribution of pollen grains from 2 ♂ YY plants, 1 unit = 25.2 μm.

6.3 Cytologisch onderzoek

Flory vermeldde al in 1932 voor de asperge 10 chromosomenparen. Hoewel ze alle zeer klein bleken te zijn, waren 6 paar toch wat groter dan de overige 4. Hij kon het geslachtschromosoom echter niet identificeren. Reimann-Philipp *et al.* (1959) vonden echter in de diakinese van pollenmoedercellen van ♂ planten een chromosomenpaar, dat niet geheel geassocieerd was, en waarvan de partners niet even lang leken. Dit zouden de geslachtschromosomen kunnen zijn. Bij verder onderzoek bleken van 29 ♂ planten, nakomelingen van andromonoecische XY-planten, er 21 in de diakinese dit heteromorf chromosomenpaar te bezitten, in de overige 8 planten waren deze chromosomen wel even lang maar niet geheel geassocieerd. De auteurs namen aan dat de eerstgenoemde het XY-genotype, de laatstgenoemde het YY-genotype bezaten. Hun veronderstelling hebben zij echter niet met kruisingen bevestigd. In de somatische cellen van worteltoppen konden zij het geslachtschromosoom niet aantonen al veronderstelden zij wel dat het een van de lange chromosomen zou zijn, gezien de lengte van het geslachtschromosoom in de diakinese van de pollenmoedercellen.

Thuesen (1960) verdeelde in de somatische cellen van de worteltoppen de chromosomen in 2 groepen: 5 chromosomen met en 5 kleinere zonder satelliet. Eén chromosomenpaar met satelliet viel vaak op door de grote afstand van de satelliet tot de beide armen van het chromosoom. Een nauwkeurige studie ervan bij ♀ en ♂ planten leek verschillen op te leveren: bij de ♀ planten waren van dit paar de armen nagenoeg gelijk (centromeer mediaan), bij de ♂ planten waren van één chromosoom beide armen gelijk (centromeer mediaan) en van de andere was de arm zonder satelliet iets langer dan de arm met satelliet (centromeer bijna submediaan).

Zilm (1966) verrichtte haar waarnemingen aan de somatische cellen van XX-, XY- en YY-planten. In de metafase onderscheidde zij 5 paar lange, 1 paar middellange en 4 paar korte chromosomen. Het eveneens lange chromosomenpaar 10 kwam overeen met het geslachtschromosoom van Thuesen. Zij bepaalde de verhouding van beide armen voor de 2 chromosomen van dit paar, maar vond in dit opzicht geen verschil tussen XX-, XY- en YY-planten. Zij concludeert dan ook, dat aan de hand van de chromosomen in de somatische cellen géén geslachtsbepaling mogelijk is.

Wel vond Zilm in de diakinese van de pollenmoedercellen van XY-planten een bivalent met een slechte associatie, die veel gelijkenis vertoonde met het chromosomenpaar 10. In de diakinese van YY-planten bleek dit karakteristieke chromosomenpaar te ontbreken. Zij vond hierin 5 lange bivalenten. De bivalent van het chromosomenpaar 10 was niet van de andere 4 lange te onderscheiden. Het was echter niet altijd mogelijk om met behulp van de diakinesetest de 2 genotypen te onderscheiden.

In een poging om in deze zaak meer licht te scheppen, werd eind 1964 een begin gemaakt met het zoeken naar verschillen in de geslachtschromosomen in cellen van de worteltoppen. Bij het vervaardigen van de preparaten werd het volgende procédé toegepast:

a. ongeveer 4 uur in een 0,03% oplossing van 8-hydroxychinoline-sulfaat;

b. 2 uur fixatie in azijnzuur/alcohol, 1 deel ijsazijn : 3 delen absolute alcohol;
c. 6 minuten hydrolyse in 1 *N* HCL bij 60°C;
d. 2 uur kleuring in leucobasische fuchsine;
e. wassen in 45% azijnzuur;
f. kwetsen in een druppel azijnzuur/orceïne, (1% orceïne in 45% azijnzuur), het dekglaasje ingesmeerd met glycerine/albumine;
g. losweken van het dekglaasje met 40% alcohol, daarna opvoeren via 80% naar absolute alcohol;
h. insluiten in euparal.

In overeenstemming met de classificatie van Zilm (1966) werden de chromosomen naar hun lengte in 3 groepen verdeeld: 5 paar lange, 1 paar matig lange en 4 paar korte. De 4 paar korte chromosomen verschillen nog iets in lengte. Het paar matig lange chromosomen is goed van de andere te onderscheiden; het is centromeersubmediaan. Van de lange chromosomen valt één paar op door het bezit van een satelliet, die soms op grote afstand van de beide armen ligt. Van de overige 4 paar lange chromosomen zijn er 2 steeds langer dan de andere; van beide groepen bezit één paar soms een geringe, het andere vaak een duidelijk waarneembare tertiaire insnoering.

Het chromosomenpaar met de satelliet, dat zeer waarschijnlijk overeenkomt met het 'geslachtschromosomenpaar' in het materiaal van Thuesen en met het paar 10 van Zilm, werd nauwkeurig bestudeerd, waarbij speciaal op de verhouding van de beide armen van deze chromosomen werd gelet. Ook aan de hand van deze preparaten (Fig. 7a t/m d, tussen p. 40 en p. 41), lukte het niet XX-planten met zekerheid van XY-planten te onderscheiden en evenmin werden verschillen gevonden tussen XY- en YY-planten.

De conclusie is dat men de XY- en YY-planten alleen maar kan scheiden door kruising met XX-planten of, indien ze andromonoecisch zijn, door geslachtsbepaling na zelfbevruchting.

7 Andromonoecie als verschijnsel

In Hoofdstuk 5 zijn verschillende classificaties besproken waaruit tenslotte aan die met een groepering van de bloemen in 5 groepen de voorkeur werd gegeven (zie Fig. 4). In vele gevallen moge deze indeling goed bruikbaar zijn, maar als men een groot aantal planten moet bekijken is een indeling naar de stamper veel te tijdrovend. Vandaar dat de ♂ en andromonoecische planten ondergebracht werden in de 4 groepen: (a) planten die geen bessen produceerden, (b) planten met 1–10 bessen, (c) planten met 11–100 bessen en (d) planten met > 100 bessen. De planten van groep a heten ♂, die van de andere andromonoecisch, onderscheiden in zwak, matig en sterk andromonoecisch. De andromonoecische planten die men op de praktijkvelden aantreft behoren meestal tot groep b.

7.1 Stamperontwikkeling en bessenproduktie

In 1961 werden kruisingen gemaakt tussen ♂ en andromonoecische planten enerzijds met ♀ anderzijds. De nakomelingschappen werden in 1962 in een kas uitgeplant. Per plant werden 10 bloemen bekeken en onderscheiden naar in Fig. 4 genoemde klassen. Bovendien is de bessenproduktie per plant bepaald. Onder de bessendragende planten kwam er geen voor met alleen bloemen van klasse 1; de grootste bessenproduktie trad op bij planten met bloemen van klasse 4 en 5.

Voor het verzamelen van meer details werden in augustus 1964 van 103 ♂ en andromonoecische nakomelingen van andromonoecische planten de bessenproduktie en de mate van ontwikkeling van de bloem nagegaan (Tabel 31). De planten stonden buiten.

Uit de Tabel blijkt dat de planten met bessen een hoog percentage bloemen van de klassen 3 en 4 bezitten. Het verband tussen bessenproduktie en indeling van de bloemen in klassen is vaak gering, omdat men van het grote aantal bloemen per plant slechts een klein gedeelte kan bekijken.

7.2 Invloed van daglengte en temperatuur op de mate van andromonoecie

Janick & Stevenson (1955), Katayama & Shida (1960) en Sugiyama (1964) vonden bij spinazie dat de geslachtsverhouding werd beïnvloed door uitwendige omstandigheden. Bij planten opgekweekt bij lage temperatuur en korte dag bleek het aantal ♀ exemplaren groter te zijn dan het aantal ♂, bij hoge temperatuur en lange dag het omgekeerde. Hulewicx (1964) vond bij hennep een toename van zuiver ♂ planten bij hoge tempera-

Tabel 31. Bessenproduktie en classificatie van de bloemen van ♂ en andromonoecische nakomelingen van andromonoecische XY-planten / Berry production and classification of flowers of ♂ and andromonoecious descendants of andromonoecious XY plants.

Aantal bessen per plant Number of berries per plant	Aantal planten Number of plants	% bloemen in klasse/% flowers in class				
		1	2	3	4	5
0	61	7,4	31,9	55,7	5,0	0
1–10	18	0	4,4	76,0	19,1	0,5
11–100	17	0	4,2	76,3	18,8	0,7
> 100	7	0	0	70,8	29,2	0

Classification: 1. gynoecium very rudimentary, style and stigmata absent;
2. gynoecium rudimentary, style short, without stigmata;
3. gynoecium rudimentary, style of normal length but without stigmata;
4. gynoecium well developed, style of normal length, stigmata slightly developed;
5. gynoecium well developed, style and stigmata normal.

tuur; bij lage temperatuur nam het percentage ♀ planten met ♂ bloemen toe. Lange (1961) nam bij *Carica papaya* waar dat de vorming van ♀ bloemen werd gestimuleerd door lage temperatuur en door een groot verschil tussen maximum- en minimumtemperatuur. Kooistra (1967) constateerde, dat bij komkommer de vorming van ♂ bloemen in overwegend ♀ bloeiend materiaal werd gestimuleerd door lange dag, hoge nachttemperatuur en lage lichtintensiteit.

Twee van deze zaken konden aan de hand van oriënterende proeven worden nagegaan voor de asperge. Op het praktijkproefveld te Maasbree bleek dat bij andromonoecische planten de bessen vooral op later in het seizoen gevormde stengels voorkwamen. Daarom werd in 1962 zowel in augustus als in september in een kas de ontwikkeling van de stamper nagegaan en wel van 10 kruisingen van ♂ planten van het type YY met ♀ planten. Per plant werden 10 bloemen bekeken. In Tabel 32 zijn de gegevens opgenomen van de planten die in beide maanden bloeiden.

Er trad van augustus naar september een verschuiving op in de richting van een betere ontwikkeling van de stamper, terwijl ook de variatie kleiner werd.

Daar in deze periode de dagen zeer merkbaar korter worden (het verschil tussen eind augustus en eind september is ongeveer 2 uur) werd een andere oriënterende proef opgezet om de invloed van de daglengte op de andromonoecie na te gaan. Daartoe werden in het voorjaar van 1964 3 andromonoecische planten opgegraven en in tweeën gescheurd. Op 29 juni werden ze in lichtkasten gezet: drie bij een korte dag van 8 uur (belichting: 2 TL lampen van 80 Watt per $\frac{1}{2}$ m^2) en drie bij een lange dag, namelijk 8 uur TL en 8 uur bijbelichting met 2 gloeilampjes van 25 Watt eveneens per $\frac{1}{2}$ m^2. De temperatuur in beide kasten werd zoveel mogelijk gelijk gehouden. Vanaf de eerste bloei op 7 juli werd van zoveel mogelijk bloemen de ontwikkeling van de stamper genoteerd. Op 8 augustus werden de planten naar een kas overgebracht om wat te herstellen van de behandeling. Op 17 november werden de planten weer in de licht-

Figuur 7a–d. Metafase uit de wortelpunt van een resp. ♀, andromonoecische YY-, andromonoecische XY- en ♂ XY-plant (2300 ×).

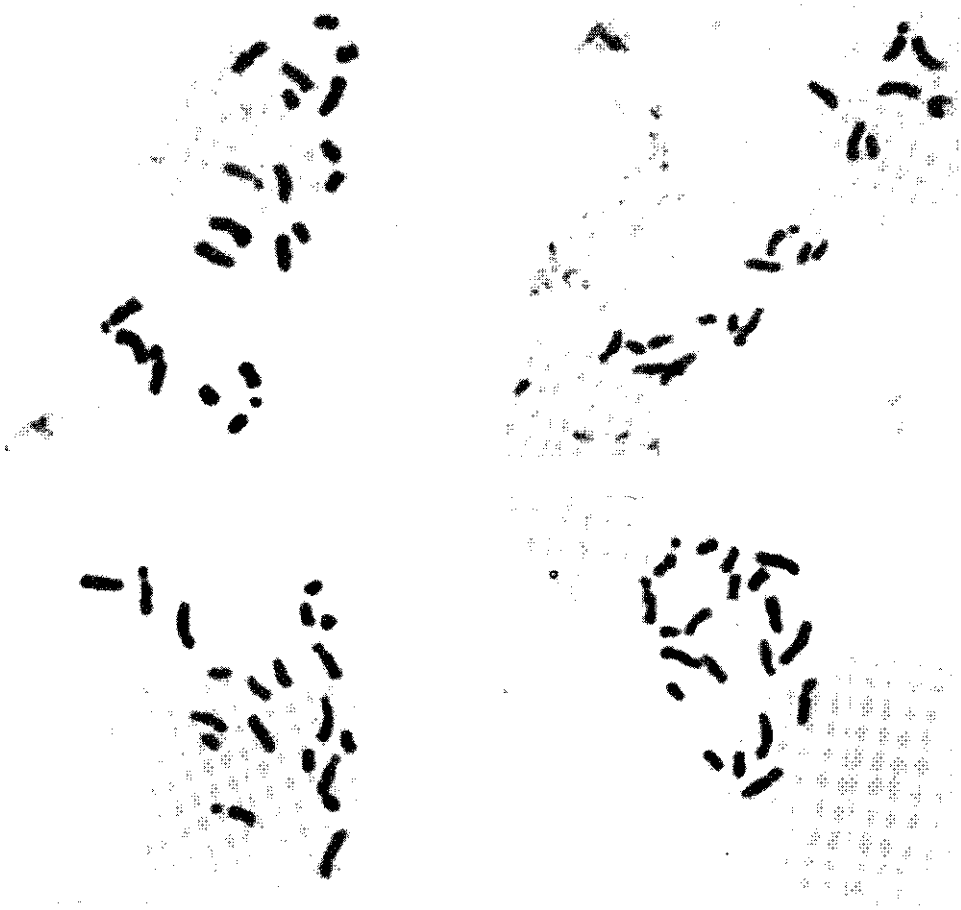


Figure 7. Metaphase in root tips. Above left ♀; above right andromonoecious YY; below left andromonoecious XY; below right ♂ XY. (× 2300).

7.3 Andromonoecie en leeftijd

Als jonge planten in een kas worden uitgeplant, wat regelmatig voorkwam, ziet men dikwijls planten met aanvankelijk alleen ♂ bloemen, later andromonoecisch worden. Het is alsof ze een bepaalde ontwikkeling bereikt moeten hebben voor ze andromonoecisch worden.

Een voorbeeld hiervan gaf een proef in 1962 waarbij zaad van een aantal andromonoecische planten in een kas uitgezaaid en later naar buiten gebracht, van 1963 tot en met 1965 een geleidelijk toenemend aantal andromonoecische planten vertoonde.Bij de zeer zwak andromonoecische planten kwam het voor, dat ze het ene jaar wel en het andere jaar niet andromonoecisch waren.

Om nadere gegevens over dit verschijnsel te verzamelen werd in 1959 op het praktijkproefveld te Maasbree een aantal kruisingen van ♀ planten met YY-planten uitgeplant. Van 1959 tot en met 1963 werd hun andromonoecie beoordeeld, waarbij in de nazomer de planten ten aanzien van de bessenproduktie in de eerder vermelde 4 groepen werden verdeeld. Figuur 8 geeft van de 8 kruisingen van 8 verschillende ♀ planten met de YY-plant RAC het totale percentage andromonoecische planten, het

Figuur 8. Het gemiddeld percentage andromonoecische planten (totaal ———; zwak –.–.–.; sterk-----) van kruisingen van 8 XX- met één YY-plant RAC op het praktijkproefveld te Maasbree voor de jaren 1959 t/m 1963.



Figure 8. Average percentage in the years 1959–63 of andromonoecious plants (total ———; weakly –.–.–.; strongly -----) from crosses of 8 XX with one YY plant RAC in the Maasbree field trial.

percentage sterk andromonoecische planten en het percentage zwak andromonoecische planten.

In de figuur ziet men een stijging van het percentage andromonoecische planten van 1959 tot 1960, daarna daalt het percentage om vervolgens in 1962 weer toe te nemen. Het percentage sterk andromonoecische planten neemt van 1959 tot 1960 zeer sterk toe, in 1961 daalt het enorm om in 1962 opnieuw te stijgen.

Voor de bessenproduktie van de andromonoecische planten geldt hetzelfde als onder 5.4 en 5.5 is vermeld. In 1959, het plantjaar, bloeiden de planten laat en met weinig bloemen. Dit leidde tot een lage bessenproduktie. In 1960, toen het perceel nog niet werd geoogst, droegen de planten talrijke bloemen; de omstandigheden voor bestuiving waren goed en de bessenproduktie was hoog. In 1961 werd het perceel slechts een korte periode geoogst, zodat de planten niet werden uitgeput. Dit resulteerde in een goede groei en talrijke bloemen, al was door de slechte weersomstandigheden de bessenproduktie geringer dan verwacht werd. In 1962 en 1963 was de groei van de planten minder, enerzijds omdat ze ouder waren geworden, anderzijds verzwakt door een lange oogstperiode. Verwacht werd dan ook een lagere bessenproduktie, maar door de gunstige weersomstandigheden tijdens de bloei was ze groter.

Uit het bovenstaande blijkt dat zowel de leeftijd als de uitwendige omstandigheden een invloed hebben op de bessenproduktie.

7.4 De invloed van de andromonoecie op aantal en dikte van de stengels

In de zomermaanden van 1962 werd bij 14 kruisingen op het praktijkproefveld te Maasbree de nakomelingschap nagegaan wat betreft het aantal stengels en hun gemiddelde diameter, wederom gescheiden in 4 klassen van andromonoecie (Tabel 34).

Bij de wiskundige verwerking bleken zowel de verschillen tussen de kruisingen als de verschillen tussen de groepen significant te zijn ($P = 0{,}016$ resp. 0,002). De sterk andromonoecische planten (met meer dan 100 bessen) verschillen van die van de drie overige groepen door minder stengels en een grotere gemiddelde diameter. Deze gaan dus in de richting van de ♀ planten. Iets dergelijks bleek ook al uit de cijfers van Tabel 16 al zijn de resultaten niet geheel vergelijkbaar door bodemverschillen en doordat het plantmateriaal van verschillende herkomst was.

7.5 Andromonoecie en grootte van de stuifmeelkorrels

Herich (1961) bepaalde bij hennep de grootte van de stuifmeelkorrels van zuiver ♂ planten, ♂ planten met ♀ habitus en zwak andromonoecische planten; de eerste groep met het chromosomenpaar XY, de beide andere met XX. De diameters van de korrels bleken in de gegeven volgorde af te nemen van 23,7 tot 20,1 μm.

In 1965 werden overeenkomstige metingen verricht bij asperge in 4 groepen met opklimmende mannelijkheid: andromonoecische XY-, ♂ XY-, andromonoecische YY- en ♂ YY-planten. Van elke plant werden 100 stuifmeelkorrels opgemeten, waarna de gemiddelde diameter en de variatiecoëfficiënt berekend konden worden.

Tabel 34. Aantal stengels (n) per plant en gemiddelde stengeldiameter (d) voor ♂, en zwak, matig en sterk andromonoecische planten uit 14 kruisingen (praktijkproefveld Maasbree, september 1962) / Number of stalks per plant (n) and average stalk diameter (d) of ♂ and slightly, moderately and strongly andromonoecious plants from 14 crosses.

Kruising/ Cross ♀ YY	Aantal nakomelingen Number of progeny	Andromonoecie/Andromonoecy							
		geen/none		zwak/weak		matig/moderate		sterk/strong	
		n	d	n	d	n	d	n	d
413×RAC	100	4,4	1,13	5,4	1,12	5,5	1,11	4,3	1,19
414	99	4,8	1,05	5,0	1,07	5,0	1,06	5,1	1,04
418	75	5,0	1,05	5,3	1,03	5,3	1,04	4,2	1,18
419	100	5,2	1,08	6,2	0,98	5,1	1,08	5,1	1,08
421	50	4,4	0,95	5,9	1,03	5,8	0,95	4,6	1,06
381	98	5,2	0,99	3,6	1,06	4,7	1,12	4,1	1,14
416	99	5,4	1,07	3,8	1,16	4,8	1,11	4,3	1,14
426	50	6,7	1,10	5,7	1,00	5,8	1,19	6,0	1,17
MAQ×RV	100	4,5	1,00	4,2	1,13	4,0	0,95	3,2	1,15
ML	74	5,8	0,98	6,3	0,95	4,3	0,94	3,9	1,40
MY	75	5,6	0,96	3,0	1,22	5,0	1,29	4,6	1,30
MAP×RAY	99	3,7	1,17	2,5	1,28	3,5	1,13	4,0	1,36
MAQ	99	3,8	1,06	5,0	0,97	4,1	1,04	3,0	1,27
MAS	99	4,2	1,11	4,6	1,09	4,7	1,07	4,1	1,12
Gem./Average		4,9	1,05	4,8	1,07	4,9	1,08	4,3	1,17

Tabel 35. Gemiddelde grootte van stuifmeelkorrels / Average pollen diameters.

		Aantal planten Number of plants	Diameter in 25,2 μm	s%
Andromonoecische/Andromonoecious	XY	39	1,20	6,7
Mannelijke/Male	XY	22	1,22	7,4
Andromonoecische/Andromonoecious	YY	7	1,26	8,2
Mannelijke/Male	YY	21	1,21	6,2

Tabel 35 laat zien, dat evenmin als vroeger (par. 6.2) enig verschil in grootte tussen de X- en Y-korrels werd waargenomen, hier enig significant verschil optreedt, ook niet in de variatiecoëfficiënten.

7.6 Bespuitingen met gibberellazuur

Het is belangrijk om methoden te vinden om ♂ planten tot andromonoecie en ♀ planten tot gynomonoecie te dwingen. De andromonoecische planten zijn nodig voor het kweken van YY-planten. Daar in praktijkvelden slechts een gering percentage andromonoecisch is, is het uitgangsmateriaal beperkt en kan men zodoende weinig

eisen stellen ten aanzien van kwaliteit en produktie. Kan men nu ♂ planten andromonoecisch maken, dan heeft men meer mogelijkheden. Gynomonoecie zou kunnen leiden tot vrouwelijke inteeltlijnen. Gecombineerd met eveneens door inteelt ontstane YY-planten zou de mogelijkheid bestaan tot het kweken van een ♂ heterosis-ras.

Naar aanleiding van de bevindingen van Lang (1961) dat gibberelline bij komkommer een stimulerend effect had op de ♂ tendens, terwijl het de ontwikkeling van ♀ bloemen onderdrukte, werden in 1962 eveneens bespuitingen bij asperge uitgevoerd. Van een door scheuring van een ♂ plant verkregen kloon bestaande uit 8 planten werden 4 planten vóór de bloei enkele malen bespoten met een 0,2% oplossing; de andere 4 planten dienden als controle. Het nagestreefde doel, ♂ planten tot andromonoecie te dwingen, werd niet bereikt. Er was geen effect op de ontwikkeling van de vruchtbeginsels van de verschillende bloemen in de diverse stadia van ontwikkeling; het uiteindelijk resultaat was één parthenocarpe bes zonder zaad.

Ook werden ter oriëntatie 5 planten van een ♀ kloon, geïsoleerd in een insektenvrije kooi, bespoten met gibberellazuur om na te gaan of het mogelijk was de rudimentaire meeldraden tot volledige ontwikkeling te brengen. Op deze wijze zou dan tweeslachtigheid bij ♀ planten geïnduceerd kunnen worden. Het resultaat was wederom negatief. Wel bleek het gibberellazuur op de stengels een licht toxisch effect te hebben; het loof werd lichter van kleur, vertoonde verbrandingsverschijnselen en aan deze stengels liepen jonge zijstengels uit, die soms in misgroeide topbloemen eindigden.

Ofschoon de proeven slechts een oriënterend karakter bezaten, kreeg men toch wel de indruk dat gibberellazuur niet geschikt is om op eenvoudige wijze bij asperge geslachtsveranderingen teweeg te brengen.

In dit hoofdstuk is gebleken, dat de mate van andromonoecie afhankelijk is van uitwendige omstandigheden. Van dit feit kan men gebruik maken om planten, die zeer zwak andromonoecisch zijn, tot bessenproduktie te dwingen. Op deze wijze bestaat de mogelijkheid om YY-planten te telen, die daardoor een zeer geringe invloed op de andromonoecie van hun nakomelingen uitoefenen.

8 De overerving van andromonoecie

8.1 Groepering van de proeven

In de voorgaande hoofdstukken is er telkens op gewezen dat er XX-, YY- en XY-planten bestaan die men kan kweken, en dat de laatsten in verschillende graad andromonoecisch kunnen zijn. Nadat in Hoofdstuk 7 is gebleken dat de andromonoecie door milieufactoren werd beïnvloed zal thans worden nagegaan of ook genetische invloeden een rol spelen.

Om in de genetica van de andromonoecie enig inzicht te krijgen werd een aantal proeven genomen; ze zijn in drie categoriën onder te brengen:

a. kruisingen van verschillende XX-planten met één YY-plant (♂) en omgekeerd zullen een nakomelingschap XY opleveren, waarin de mate van andromonoecie is na te gaan;

b. voortgezette zelfbevruchtingsproeven bij andromonoecische planten en hun andromonoecische nakomelingen tot in de derde generatie (I_1, I_2 en I_3);

c. reciproke kruisingen om na te gaan of daarbij verschillen optreden in de mate van andromonoecie.

Zoals al eerder vermeld werden de planten geclassificeerd naar het aantal bessen: 0 = (zuiver) ♂, 1–10 = zwak andromonoecisch, 11–100 = matig andromonoecisch, > 100 = sterk andromonoecisch.

8.2 Kruising van diverse XX-planten met één YY-plant en van één XX-plant met diverse YY-planten

Tabel 36 geeft een overzicht van de in de titel genoemde kruisingen en de tabellen waarin de gedetailleerde resultaten zijn vermeld.

In Tabel 37 (Withagen A en Nuyten) is niet de oorspronkelijke nummering aangehouden maar zijn de moederplanten gerangschikt naar afnemend percentage andromonoecische planten in hun nakomelingschap.

Tabel 38 vermeldt overeenkomstige cijfers voor Maasbree, maar hier werden de proeven niet 2 jaar maar 4 of 5 jaar voortgezet. Daardoor was het mogelijk het in Hoofdstuk 7 al aangeroerde verband tussen de mate van andromonoecie en de leeftijd van de planten nog eens te bezien. Het uittreksel uit Tabel 38 in Fig. 9 laat zien, dat de gebroken lijnen in wezen hetzelfde verloop hebben: de plantengroepen reageren op dezelfde wijze op (naar aangenomen moet worden) schommelingen in de oecologische omstandigheden in de verschillende jaren, maar hun ligging boven de abcis blijft in

Tabel 36. Overzicht van de praktijkproefvelden bij Bergen op Zoom en Maasbree / Synopsis of the trial fields at Bergen op Zoom and Maasbree.

Proefveld Trial field	Aangelegd in Laid out in	Waarnemingsjaren Observation years	Kruisingen Crosses	Resultaten in Results in
Withagen A	1955	1961, 1962	[1] 41 ♀XX × 1 ♂ YY (RBU)	Tabel 37a
Nuyten	1957	1961, 1962	29 ♀XX × 1 ♂ YY (RA) [2]	Tabel 37b
Maasbree	1959	1959–'63	8 ♀XX × 1 ♂ YY (RAC)	Tabel 38
		1959–'62	3 ♀XX × 1 ♂ YY (RV)	Tabel 38
Withagen B	1956	1961, 1962	1 ♀XX (MA) × 21 ♂ YY	Tabel 39
Hopmans	1957	1961, 1962	1 ♀XX (MA) × 7 ♂ YY	Tabel 39
		1961, 1962	1 ♀XX (MY) × 2 ♂ YY	Tabel 39
		1961, 1962	1 ♀XX (MAS) × 1 ♂ YY	Tabel 39

De letters tussen haakjes geven de herkomst van de planten aan (alle uit praktijkvelden bij Bergen op Zoom)/The symbols between brackets indicate provenance (all from the neighbourhood of Bergen op Zoom).
De velden zijn aangelegd door het IVT; Maasbree door de auteur/The fields were established by the Institute of Horticultural Plant Breeding, Wageningen; Maasbree by the author.
[1] Waarvan 20 ♀ planten gemeenschappelijk/Of which 20 ♀ plants in common.
[2] Waarvan 6 ♀ planten gemeenschappelijk/Of which 6 ♀ plants in common.

Figuur 9. Het percentage andromonoecische planten van 11 kruisingen van XX- met YY-planten op het praktijkproefveld te Maasbree voor de jaren 1959 t/m 1963.

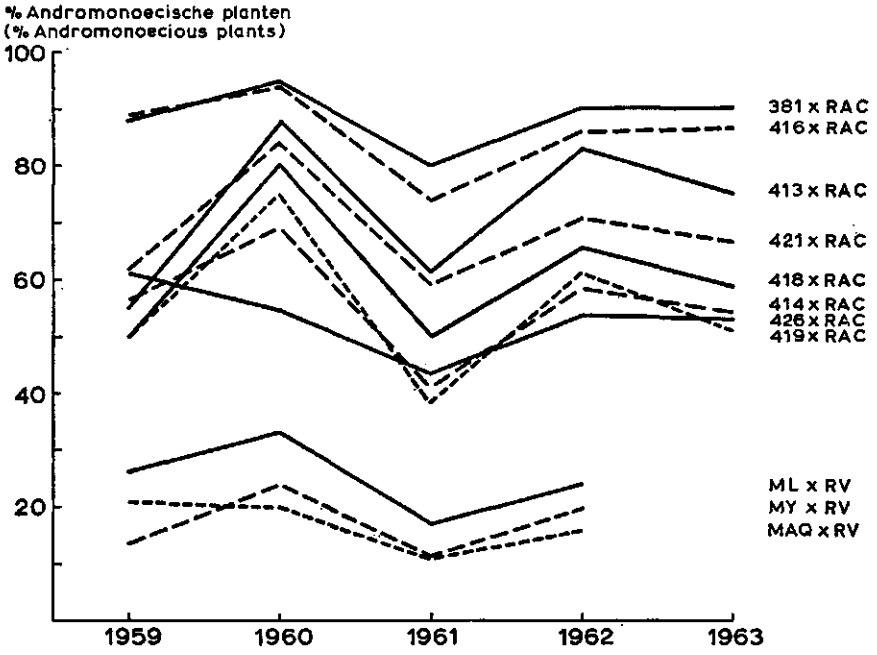


Figure 9. Percentage andromonoecious plants from 11 crosses of XX with YY plants from 1959 to 1963 in the Maasbree field trial.

Tabel 37a. Percentages andromonoecie in het praktijkproefveld Withagen A / Percentages andromonoecy in experimental field Withagen A.

Nummer moederplant Number female parent	Aantal nakomelingen Number of progeny	1961					1962				
		♂	% andr.				♂	% andr.			
			totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong		totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong
353	43	86	14	12	0	2	87	13	10	3	0
426	50	82	18	12	6	0	84	16	12	4	0
364	47	79	21	13	6	2	64	36	19	15	2
349	47	79	21	11	4	6	89	11	5	6	0
326	45	76	24	11	4	9	71	29	12	12	5
362	48	75	25	12	9	4	70	30	11	13	6
324	45	73	27	9	11	7	82	18	4	10	4
348	45	71	29	18	7	4	73	27	15	7	5
355	45	71	29	22	5	2	82	18	13	5	0
330	34	71	29	29	0	0	77	23	18	5	0
379	47	68	32	17	13	2	65	35	17	12	6
323	26	65	35	11	16	8	86	14	3	0	11
373	49	65	35	24	9	2	69	31	12	19	0
346	40	65	35	15	20	0	87	13	5	3	5
338	47	64	36	19	11	6	72	28	5	16	7
398	41	63	37	27	1	9	72	28	9	10	9
333	41	59	41	24	12	5	76	24	13	11	0
414	49	57	43	18	21	4	49	51	16	27	8
425	48	56	44	21	21	2	52	48	19	25	4
331	46	54	46	20	17	9	56	44	15	20	9
356	46	54	46	24	18	4	55	45	26	17	2
341	45	53	47	13	21	13	62	38	16	15	7
334	42	52	48	26	20	2	74	26	14	12	0
340	47	51	49	25	18	6	74	26	9	17	0
421	43	49	51	21	21	9	57	43	20	19	4
363	49	47	53	37	14	2	49	51	23	22	6
424	46	46	54	15	19	20	37	63	24	19	20
365	44	46	54	27	20	7	61	39	2	30	7

383	44	46	54	29	16	9	51	49	20	20	9
418	49	45	55	33	12	10	39	61	30	29	2
387	41	44	56	24	25	7	28	72	22	41	9
342	47	43	57	25	21	11	54	46	20	15	11
345	49	41	59	14	25	20	35	65	10	26	29
381	47	40	60	23	26	11	39	61	16	27	18
395	44	39	61	27	25	9	51	49	28	17	4
410	38	37	63	34	13	16	38	62	16	30	16
419	43	35	65	37	26	2	47	53	30	15	8
413	46	35	65	35	26	4	39	61	23	16	22
377	52	35	65	27	30	8	42	58	16	28	14
372	44	27	73	20	28	25	36	64	26	14	24
332	46	22	78	30	37	11	29	71	36	20	15

Tabel 37b. Percentages andromonoecie in het praktijkproefveld Nuyten / Percentages andromonoecy in experimental field Nuyten.

Nummer moederplant Number female parent	Aantal nakomelingen Number of progeny	1961					1962				
		♂	% andr.				♂	% andr.			
			totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong		totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong
373	73	92	8	8	0	0	93	7	5	2	0
382	46	91	9	6	3	0	91	9	6	1	2
385	75	91	9	9	0	0	96	4	4	0	0
387	49	90	10	8	2	0	92	8	8	0	0
386	49	90	10	8	0	2	96	4	2	0	2
379	49	88	12	10	2	0	90	10	6	4	0
334	31	87	13	0	0	13	83	17	3	7	7
414	49	87	13	5	3	5	88	12	3	2	7
342	44	86	14	2	10	2	90	10	5	3	2
418	41	85	15	12	3	0	95	5	2	3	0
419	45	80	20	16	2	2	89	11	9	0	2
383	75	77	23	17	5	1	78	22	12	9	1
396	48	77	23	19	4	0	82	18	12	6	0
340	39	77	23	18	5	0	85	15	10	5	0
338	46	76	24	7	4	13	81	19	0	0	19
336	42	76	24	12	3	9	77	23	7	5	11
413	49	76	24	12	12	0	73	27	10	15	2
421	47	75	25	21	2	2	68	32	23	3	6
326	46	74	26	20	2	4	67	33	17	7	9
391	48	73	27	17	4	6	88	12	2	2	8
341	62	73	27	21	4	2	78	22	12	8	2
377	70	71	29	21	7	1	73	27	17	10	0
331	48	69	31	8	6	17	72	28	6	6	16
389	45	67	33	18	8	7	73	27	18	5	4
345	39	67	33	23	2	8	61	39	22	7	10
381	73	62	38	27	10	1	54	46	30	13	3
416	41	56	44	22	12	10	64	36	17	12	7
424	45	51	49	31	14	4	59	41	15	17	9
344	72	46	54	40	13	1	55	45	29	13	3

wezen onveranderd, wat wijst op een bepaalde constitutie.

In Tabel 39 zijn de resultaten van de velden Withagen B en Hopmans weergegeven voor de jaren 1961 en 1962. De stand van de velden (vooral Hopmans) was sterk achteruit gegaan, en vele planten waren in 1961 en 1962 verdwenen. Vandaar dat voor beide jaren het aantal planten per kruising vermeld staat.

Tabel 38. Percentages andromonoecie in het praktijkproefveld Maasbree / Percentages andromonoecy in experimental field Maasbree.

Ouders Parents ♀ ♂ YY	Aantal nakomelingen Number of progeny	1959					1960				
		♂	% andr.				♂	% andr.			
			totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong		totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong
MY×RV	296	85	15	4	7	4	76	24	10	4	10
MAQ×RV	389	79	21	7	8	6	80	20	8	3	9
ML×RV	290	74	26	6	13	7	67	33	12	4	17
419×RAC	393	50	50	15	31	4	25	75	26	12	37
418×RAC	294	50	50	19	24	7	20	80	18	10	52
413×RAC	391	45	55	24	27	4	12	88	17	11	60
414×RAC	394	44	56	19	31	6	31	69	26	14	29
426×RAC	196	39	61	24	33	4	44	56	22	15	19
421×RAC	197	38	62	17	38	7	16	84	13	10	61
381×RAC	390	12	88	13	47	28	5	95	5	5	85
416×RAC	394	11	89	12	55	22	6	94	5	8	81

1961					1962					1963				
♂	% andr.				♂	% andr.				♂	% andr.			
	totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong		totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong		totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong
88	12	3	2	7	80	20	9	3	8	·	·	·	·	·
88	12	5	1	6	84	16	6	3	7	·	·	·	·	·
83	17	6	4	7	76	24	8	5	11	·	·	·	·	·
62	38	33	4	1	39	61	20	32	9	48	52	26	21	5
51	49	26	18	5	34	66	16	34	16	41	59	20	29	10
39	61	27	31	3	17	83	22	41	20	24	76	31	35	10
59	41	27	13	1	41	59	23	28	8	45	55	25	26	4
56	44	29	14	1	46	54	29	18	7	47	53	30	21	2
41	59	27	28	4	29	71	16	44	11	33	67	21	38	8
20	80	22	43	15	10	90	12	36	42	10	90	12	41	37
26	74	26	37	11	14	86	14	41	31	13	87	16	42	29

Tabel 39. Percentages andromonoecie in de praktijkproefvelden Withagen B en Hopmans / Percentages andromonoecy in the experimental fields Withagen B and Hopmans.

Ouders Parents ♀ ♂YY	1961						1962					
	Aantal nakomelingen Number of progeny	♂	% andr. totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong	Aantal nakomelingen Number of progeny	♂	% andr. totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong
Withagen B:												
MA×RBA	56	98	2	2	0	0	29	100	0	0	0	0
MA×RW	63	91	9	6	3	0	54	91	9	7	2	0
MA×RA	61	97	3	3	0	0	57	98	2	2	0	0
MA×RBQ	63	92	8	5	3	0	61	100	0	0	0	0
MA×RBE	60	95	5	3	2	0	60	98	2	2	0	0
MA×RBG	55	66	34	22	7	5	52	77	23	10	9	4
MA×RAU	66	100	0	0	0	0	65	100	0	0	0	0
MA×RAB	63	98	2	2	0	0	56	100	0	0	0	0
MA×RBR	35	63	37	26	8	3	15	73	27	0	20	7
MA×RBF	63	78	22	8	8	6	62	77	23	8	13	2
MA×RS	60	87	13	2	8	3	54	87	13	5	6	2
MA×RAD	58	90	10	8	2	0	57	98	2	0	0	2
MA×RBD	55	100	0	0	0	0	40	100	0	0	0	0
MA×RAG	61	100	0	0	0	0	47	100	0	0	0	0
MA×RBC	52	100	0	0	0	0	24	100	0	0	0	0
MA×RBO	64	88	12	9	3	0	63	98	2	2	0	0
MA×RBL	64	83	17	11	4	2	62	92	8	6	2	0
MA×RBP	64	92	8	5	3	0	61	96	4	3	1	0
MA×RBB	63	80	20	17	3	0	62	97	3	2	1	0
MA×RAX	62	48	52	15	3	34	60	56	44	6	6	32
MA×RO	63	100	0	0	0	0	63	98	2	2	0	0

Hopmans:

MA×RO	91	100	0	0	0	0	85	100	0	0	0	0
MA×RAE	52	47	53	6	47	0	26	100	0	0	0	0
MA×RG	84	100	0	0	0	0	67	100	0	0	0	0
MA×RP	88	94	6	5	1	0	82	96	4	3	1	0
MA×RAZ	81	99	1	1	0	0	52	100	0	0	0	0
MA×RAV	75	98	2	1	1	0	69	99	1	1	0	0
MA×RY	85	99	1	1	0	0	77	100	0	0	0	0
MY×RS	94	83	17	11	5	1	87	82	18	10	6	2
MY×RR	94	66	34	23	11	0	94	56	44	22	17	5
MA×SRAQ	90	73	27	12	14	1	80	64	36	21	9	6

Op de velden Withagen A en Nuyten traden grote verschillen op in andromonoecie tussen de verschillende kruisingen. Daar op ieder veld één en dezelfde vaderplant was gebruikt moeten deze verschillen veroorzaakt zijn door de ♀ planten. Om een overzicht te krijgen zijn de kruisingen verdeeld in de groepen met 0–9,9%, 10,0–19,9%, enz. andromonoecische planten; Fig. 10 geeft de verdeling voor de 41 kruisingen van het veld Withagen A en de 29 van het veld Nuyten voor de beide waarnemingsjaren. De rangcorrelatie voor de jaren 1961 en 1962 was voor Withagen A 0,83, voor Nuyten 0,90, zodat de waarnemingen voor de twee jaren in overeenstemming met elkaar zijn. De hoge rangcorrelatie wijst erop dat de andromonoecie niet alleen door uitwendige omstandigheden wordt veroorzaakt, maar dat hoogstwaarschijnlijk ook genetische invloeden een rol spelen. Uit Fig. 10 blijkt dat er ♀ planten zijn die de andromonoecie van de nakomelingen zwak en ♀ planten die de andromonoecie sterk beïnvloeden.

De velden Withagen A en Nuyten hadden in hun kruisingen 20 ♀ planten gemeenschappelijk. In Fig. 11 is het percentage andromonoecische planten van deze 20 kruisingen van beide velden uitgezet. Horizontaal staan de percentages andromonoecische planten, verticaal de ♀ plant en voor Withagen A gerangschikt naar oplopend percentage andromonoecische nakomelingschap. Indien de ♀ planten de andromonoecie op beide velden in gelijke mate zouden beïnvloeden, zou de lijn voor Nuyten hetzelfde verloop moeten hebben als die voor Withagen A. Daar dit niet het geval is, mag men aannemen dat òf de invloed van het milieu op de mate van andromonoecie zeer groot is, soms zo groot dat een eventuele invloed van de ♀ planten overschaduwd wordt, óf dat er een verschil in genetische reactie bestaat tussen de YY-planten RBU en RA met de 20 ♀ planten.

De acht kruisingen met de YY-plant RAC op het proefveld Maasbree (Tabel 38)

Figuur 10. Indeling van de kruisingen van 41 XX-planten met één YY-plant RBU op het praktijkproefveld Withagen A, en van de kruisingen van 29 XX-planten met één YY-plant RA op het praktijkproefveld Nuyten naar de mate van andromonoecie voor de jaren 1961 en 1962.

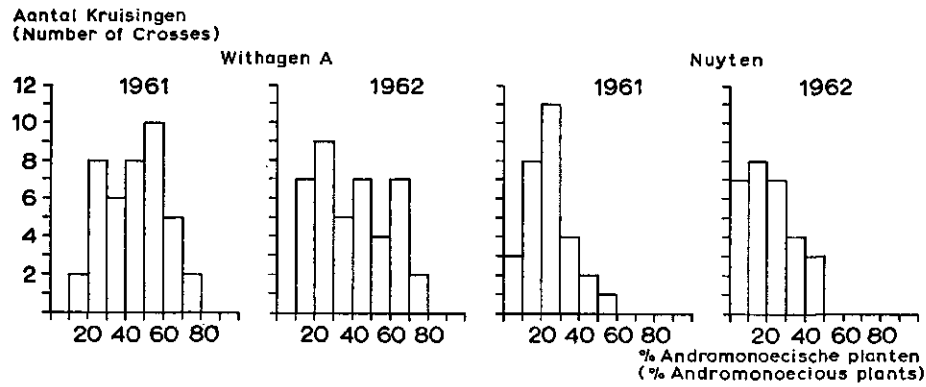


Figure 10. Classification of the crosses of 41 XX plants with one YY plant RBU in the Withagen A field trial and of the crosses of 29 XX plants with one YY plant RA in the Nuyten field trial according to the degree of andromonoecism in the years 1961-2.

Figuur 11. Gemiddeld totale percentage andromonoecische planten in de jaren 1961 en 1962 van de kruisingen van 20 XX-planten met één YY-plant RBU op het praktijkproefveld Withagen A, en van dezelfde 20 XX-planten met één YY-plant RA op het praktijkproefveld Nuyten.

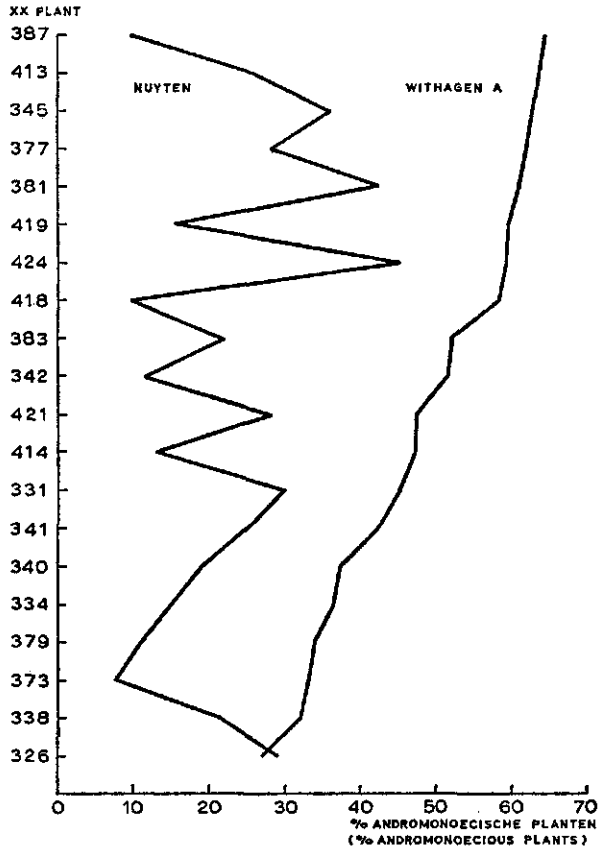


Figure 11. Average percentages in the years 1961–2 of all andromonoecious plants from the crosses of 20 XX plants with one YY plant RBU in the Withagen A field trial and of the same 20 XX plants with one YY plant RA in the Nuyten field trial.

vertonen een zeer sterke andromonoecie, tot ruim 90%, die hier vooral in 1962 sterker is dan op de overige velden, wat toegeschreven kan worden aan de YY-plant RAC, aan de goede stand en aan het verschil in leeftijd van de velden. Op dit veld waren ook kruisingen van enkele ♀ planten met gewone ♂ (XY) planten uitgeplant. In de nakomelingschappen hiervan werden geen andromonoecische planten aangetroffen.

Indien men de invloed van de 6 ♀ planten op de mate van andromonoecie van de 3 velden wil bepalen, kan men dit doen door aan de kruisingen per veld en per jaar een rangordenummer te geven: 1 voor de kruising met het laagste en 6 voor de kruising met het hoogste percentage andromonoecische planten (Tabel 40). Men ziet voor de 3 velden een verschil in volgorde. Dit kan enerzijds worden toegeschreven aan het ver-

Tabel 40. Rangorde van de percentages andromonoecie in twee opeenvolgende jaren / Rank order of the percentages andromonoecy in two consecutive years.

Nummer moederplant Number of female parent	Withagen A (1955)		Nuyten (1957)		Maasbree (1959)		Totaal Total
	1961	1962	1961	1962	1961	1962	
381	4	6	6	6	6	6	34
413	6	4	4	4	5	5	28
421	2	1	5	5	4	4	21
418	3	5	2	1	3	3	17
419	5	3	3	2	1	2	16
414	1	2	1	3	2	1	10

schil in interactie tussen de kruisingen en leeftijd en anderzijds aan een verschil in interactie tussen de kruisingen en het perceel, waardoor de groei op verschillende velden, vooral als de bodemtypen sterk uiteen lopen, enorm kan variëren. Hierdoor ontstaat dan een verschil in de mate van andromonoecie. Toch laat Tabel 40 zien dat de nakomelingschap van 381 vrijwel overal en in beide jaren het hoogste percentage andromonoecische planten bezit, terwijl plant 414 door de band genomen duidelijk het laagst ligt (voor de andere valt weinig met zekerheid te zeggen).

In Tabel 39 zijn, zoals reeds vermeld, de waarnemingen van de 2 velden weergegeven. Op het veld Withagen B liggen 21 kruisingen van 21 YY-planten met een op opbrengst geselecteerde, maar met betrekking tot de overerving van de andromonoecie willekeurig gekozen ♀ plant MA. Deze 21 YY-planten zijn willekeurige YY-nakomelingen van een groot aantal andromonoecische XY-planten. In 1961 hadden 5 kruisingen (1/4 gedeelte) geen bessen; 16 kruisingen (3/4 gedeelte) waren andromonoecisch. Van deze laatste hadden 5 kruisingen ongeveer 20% en meer andromonoecische planten. Dit zou kunnen wijzen op een monofactoriële splitsing nl. 1 zuiver ♂ : 2 zwak andromonoecisch: 1 sterk andromonoecisch.

Het blijkt dus mogelijk te zijn, kruisingen te telen die uitsluitend uit ♂ planten bestaan zoals bijv. MA × RAU en MA × RAG. In 1962 is de andromonoecie door de slechtere groei niet zo sterk tot uiting kunnen komen. Hierdoor moet worden verklaard dat 7 kruisingen zonder bessen voorkwamen.

Op het veld Hopmans was de stand van de nakomelingschap MA zeer slecht: veel planten waren in 1961 al niet meer opgekomen en in 1962 waren nog meer planten weggevallen. De laatste 3 kruisingen ontwikkelden zich echter zowel in 1961 als in 1962 goed en de andromonoecie kwam in beide jaren goed tot uiting, maar het aantal gegevens is te klein om tot een conclusie te voeren.

8.3 De mate van andromonoecie in de I_1, I_2 en I_3 en in kruisingen van I_1- en I_2-planten met één XX-plant

In 1961 en 1962 werd van een aantal andromonoecische planten van de velden Withagen A, Withagen B, Hopmans en Nuyten zaad geoogst. Dit zaad vormde het uitgangsmateriaal voor de volgende serie proeven:

1. 1962 en 1963 I_1 uitgezaaid in een kas, later buiten uitgeplant; gedurende 1963 t/m 1965 werd de mate van andromonoecie bepaald.
2. 1963 I_2 uitgezaaid in een kas, planten buiten uitgeplant en in 1963 t/m 1965 de mate van andromonoecie bepaald.
3. 1962 en 1963 kruisingen gemaakt van ♂ + andromonoecische nakomelingen van de I_1 (zie onder 1) met één ♀ plant om de homogametische resp. heterogametische ♂ planten te ontdekken.
4. 1965 I_2 in een kas uitgezaaid en in hetzelfde jaar de mate van andromonoecie beoordeeld.
5. 1965 kruisingen gemaakt van I_1- en I_2-planten met één ♀ plant en I_2 resp. I_3 gewonnen door zelfbevruchting.
6. 1965/1966 I_2, I_3 en kruisingen van andromonoecische I_1- en I_2-planten in november 1965 in de kas uitgezaaid en in de daarop volgende zomermaanden de mate van andromonoecie bepaald. Bovendien werd de kiemkracht van het zaad bepaald.

Tabel 41 geeft een overzicht van oorsprong en verwantschap van de gebruikte planten. De nummers 256, 259 enz. zijn zaadboekmonsters. Het zaad van de andromonoecische planten van de proefvelden te Bergen op Zoom is onder dit nummer ingeschreven. Deze nummers worden in dit hoofdstuk aangehouden.

Tabel 42 laat zien, dat het totaal aantal ♀ planten te laag is ($\chi^2 = 7{,}0$), nl. 17 in plaats van 30. Een reden hiervoor is moeilijk te geven, temeer daar het aantal ♀ planten in de I_2 (Tabel 43) niet afwijkt van wat werd verwacht.

Een groot aantal planten is in de loop der jaren andromonoecisch geworden. Zaadboeknummer 259 heeft geen ♀ nakomelingen, deze plant bezit echter wel het XY-genotype, daar in de I_2 ♀ planten voorkomen.

Van de in november 1965 uitgezaaide I_2 en I_3 en de kruisingen van de I_1- en I_2-planten met één ♀ plant geeft Tabel 43 de uitsplitsing in ♀, ♂ en andromonoecische planten.

In de I_2 ziet men dat de andromonoecische planten 442–7, 447–11 en 440–21 YY-planten zijn, omdat ♀ planten ontbreken. In de I_3 zijn de planten 256–27–7 en 256–27–11, nakomelingen van een andromonoecische YY-plant, van het YY-type. Waar nodig wordt de 1 : 3 verhouding van de ♀ en ♂ + andromonoecische planten goed benaderd. Alleen de plant 444–10 geeft significant te weinig ♀ planten ($\chi^2 = 7{,}2$, n = 60). De inteeltlijnen van 444–10 en 447–7 bezitten ondanks een groot aantal planten geen andromonoecische planten, hoewel deze in een vroegere uitzaai van 447–7 wel zijn gevonden.

Van 5 planten uit Tabel 43 is in 1963 tot en met 1965 de uitsplitsing in de I_2 be-

Tabel 41. Oorsprong van de planten in de proeven van 1961 tot 1966 te Venlo / Origin of plants in Venlo trials from 1961 to 1966.

363 × RBU =	256							
	↓⊗							
I_1	256–8	256–10	256–14	256–18	256–25		256–27	
					↓⊗		↓⊗	
I_2					256–25–1	256–25–5	256–27–7	256–27–11
419 × RBU =	442							
	↓⊗							
I_1	442–6	442–7	442–13	442–20	442–23	442–25		
379 × RBU =	444				340 × RA =	264		
	↓⊗					↓⊗		
I_1	444–10					264–2	264–3	264–4
389 × RA =	441			416 × RA =	447			
	↓⊗				↓⊗			
I_1	441–2				447–7	447–11		
	↓⊗				↓⊗			
I_2	441–2–3	441–2–21	441–2–24		447–7–22	447–7–29	447–7–48	
MY × RS =	259					MY × RS =	440	
	↓⊗						↓⊗	
I_1	259–1	259–2	259–3	259–4			440–18	440–21
			↓⊗					
I_2			259–3–20	259–3–44				
MA × RAB =	262							
	↓⊗							
I_1	262–1	262–8						

paald. Van 183 planten waren er 53 ♀, 75 ♂ en 55 andromonoecisch. De 1 : 3 verhouding van ♀ en ♂ + andromonoecische planten wordt goed benaderd ($\chi^2 = 1{,}53$). Het percentage andromonoecische planten van de inteeltlijnen, vooral van die, welke enkele jaren buiten gestaan hebben, was aanmerkelijk hoger.

Uit de kruisingen van andromonoecische I_1- en I_2- planten met één XX-plant wordt bevestigd, dat de planten 256–27, 256–27–7 en 256–27–11 YY-planten zijn, omdat ook nu ♀ planten in de nakomelingschappen ontbreken. De overige I_1- en I_2-planten hebben het genotype XY. De verhouding ♀ : ♂ + andromonoecische planten van 1 : 1 wordt goed benaderd, alleen geeft 259-3 in zijn nakomelingen te weinig en 259–3–44 te veel ♀ planten ($\chi^2 = 6{,}5$, n = 30 en $\chi^2 = 9{,}3$, n = 67).

Met alle ♂ en andromonoecische planten uit Tabel 42 aangevuld met enkele andere

Tabel 42. Uitsplitsing in ♀, ♂ en andromonoecische planten in de I_1 van zelfbestoven andromonoecische planten / Segregation in ♀, ♂ and andromonoecious plants in the I_1 of self-fertilized andromonoecious plants.

Zaadboeknummer Register number of seed	Aantal nakomelingen Number of progeny	Aantal planten/Number of plants		
		♀	♂	andromonoecisch andromonoecious
256	23	5	2	16
442	24	3	2	19
444	10	1	3	6
264	6	1	2	3
441	5	1	0	4
447	16	2	6	8
259	4	0	0	4
440	18	3	5	10
262	12	1	4	7
totaal	118	17	24	77

♂ en andromonoecische planten zijn in 1962 en 1963 proefkruisingen gemaakt met één XX-plant om de XY- en YY-planten van elkaar te onderscheiden. Deze kruisingen zijn in 1964 uitgeplant (per kruising 25 à 27 planten). In 1964 en 1965 zijn de planten gesext. Van de 38 kruisingen die ♂ + andromonoecische planten gaven (vaderplant YY) is in 1965 tevens de mate van andromonoecie bepaald door het aantal bessendragende planten te tellen. Deze nakomelingschappen zijn als volgt in te delen:

6 nakomelingschappen zuiver ♂;
6 nakomelingschappen zeer zwak andromonoecisch;
16 nakomelingschappen zwak andromonoecisch;
10 nakomelingschappen sterk andromonoecisch.

Van een aantal XY- en YY-planten ontstaan na zelfbevruchting van andromonoecische XY-planten is tevens nagegaan welke planten andromonoecisch waren in de loop der jaren. In Tabel 44 zijn deze gegevens vermeld.

De resultaten worden hier summier besproken, omdat in de discussie dieper op de genetica wordt ingegaan.

De planten van Tabel 42 hebben enkele jaren buiten gestaan. Regelmatig is de mate van andromonoecie bepaald. Het resultaat is dat 76% andromonoecisch was geweest. Waarschijnlijk zijn de omstandigheden voor het tot uiting komen van de andromonoecie tijdens deze jaren dermate gunstig geweest, dat ook planten met een zeer zwakke neiging tot andromonoecie enkele besjes vormden. Het uiteindelijk resultaat is dat er in de I_1 een verhouding blijkt te bestaan van 3 andromonoecische planten : 1 ♂ plant. Eerder zagen we dat in een uitsplitsing in de kruisingen van 38 YY-planten met één ♀ plant 10 nakomelingschappen sterk andromonoecisch, 22 nakomelingschappen zeer zwak tot zwak andromonoecisch en 6 nakomelingschappen ♂ waren. Deze splitsing duidt op een verhouding van 1 : 2 : 1.

Tabel 43. Uitsplitsing in ♀, ♂ en andromonoecische planten in de I_2 en I_3 en in kruisingen van één ♀ plant met I_1- en I_2-planten; nakomelingen van de planten in Tabel 42 / Segregation into ♀, ♂ and andromonoecious plants in the I_2 and I_3 and in the crosses of one ♀ plant with I_1 and I_2 plants; the progeny of the plants is given in Table 42.

I_2						Kruisingen met I_1-planten/Crosses with I_1-plants					
ouder/parent	aantal nakomelingen/number of offspring				% andr.	♂ ouder parent	aantal nakomelingen/number of offspring				% andr.
	totaal total	♀	♂	andr.			totaal total	♀	♂	andr.	
264–2	3	0	3	0	0	264–2	70	37	33	0	0
441–2	38	6	23	9	28	441–2	63	33	11	19	63
447–7	19	4	15	0	0	447–7	65	27	35	3	8
259–3	51	16	29	6	17	259–3	30	8	20	2	9
262–1	6	2	4	0	0	262–1	69	38	15	16	52
262–8	68	14	38	16	30	262–8	69	33	14	22	61
256–10	61	19	25	17	40	256–8	65	34	19	12	39
442–7	60	0	57	3	5	256–14	14	8	6	0	0
442–13	53	12	39	2	5	256–18	64	29	27	8	23
442–20	63	21	38	4	10	256–27	66	0	24	42	64
444–10	60	6	54	0	0	442–6	63	26	32	5	14
264–3	9	2	5	2	40	442–23	67	33	20	14	41
447–11	45	0	41	4	9	442–25	64	28	36	0	0
440–18	66	16	30	20	40	264–4	57	28	29	0	0
440–21	62	0	41	21	34	259–1	58	29	27	2	7
						259–4	67	36	29	2	6

I_3						Kruisingen met I_2-planten/Crosses with I_2 plants					
256–27–7	3	0	3	0	0	256–27–7	67	0	7	60	90
256–27–11	52	0	20	32	62	256–27–11	66	0	14	52	79
441–2–3	35	7	25	3	11	441–2–3	68	36	21	11	34
441–2–24	32	4	9	19	68	441–2–24	70	31	5	34	87
447–7–48	22	4	16	2	11	447–7–48	67	40	20	7	26
259–3–20	9	2	7	0	0	259–3–20	70	39	16	15	48
259–3–44	1	0	0	1	0	259–3–44	67	46	9	12	57
256–25–1	64	13	34	17	33	256–25–5	65	32	13	20	61
441–2–21	15	3	8	4	33						
447–7–22	69	17	36	16	31						
447–7–29	2	0	2	0	0						

Tabel 44. Aantal andromonoecische planten by XY- en YY-planten / Number of andromonoecious plants in XY and YY plants.

	Aantal planten Number of plants	♂	Andromonoecisch Andromonoecious
XY	107	26	81
YY	36	22	14

In Tabel 44 ziet men bij de XY-planten een uitsplitsing van 3 andromonoecische : 1 ♂ plant. De 1 : 3 verhouding bij de YY-planten is mede door het gering aantal planten niet zo duidelijk ($\chi^2 = 3{,}7$).

Bij voortgaande inteelt neemt de kiemkracht af: de gemiddelde kiemkracht van alle I_2 lijnen was 51,9%, die van de I_3 37,3%. Bij beide generaties bestonden grote onderlinge verschillen. Van de I_2 hadden 441–2 en 447–7 een kiemkracht van 100%, tegen 264–2 en 264–3 slechts 5,0 resp. 9,3%. In de I_3 variëerde de kiemkracht van 3,3 (441–2–24) tot 100% (441–2–21). De kiemkracht van de kruisingen was gemiddeld hoger, nl. 60,9% voor de kruisingen met de I_1-planten en 56,7% voor de kruisingen met de I_2-planten.

Door de inteelt liep niet alleen de kiemkracht terug, maar werd ook de groeikracht van de planten veel geringer. Door de zwakkere groei en door het feit dat de planten ten tijde van de waarnemingen slechts één jaar oud waren, bestaat de mogelijkheid dat de neiging tot andromonoecie zich niet geheel heeft kunnen uiten in een bessenproduktie, ondanks de gunstige voorwaarden voor een goede groei. Alleen de planten met een sterke tendens tot andromonoecie zullen dus in de inteelt tot bessenproduktie komen.

Indien men de uitsplitsing van de nakomelingen van I_1-planten en de kruisingen van de I_1-planten met een ♀ plant combineert (Tabel 43), ziet men dat 17 planten de andromonoecie slechts zwak overerven en 8 planten sterk. In de I_3 en de kruisingen van I_2-planten is het percentage andromonoecische planten vanzelfsprekend hoger, omdat noodgedwongen een voortgaande selectie ten gunste van de andromonoecie is toegepast. De aandacht wordt nog gevestigd op plant 256–27–11, omdat deze van het type YY is en na zelfbevruchting tot 61,5% andromonoecische planten geeft, en gekruist met een ♀ plant tot 79%.

8.4 De mate van andromonoecie in reciproke kruisingen

Om mogelijke plasmatische invloeden op de geslachtsexpressie na te gaan, was het volgende schema van kruisingen opgezet:

1. kruisingen tussen ♀ en ♂ planten;
2. kruisingen tussen ♀ en andromonoecische planten;
3. kruisingen tussen andromonoecische planten onderling;
4. kruisingen tussen andromonoecische en ♂ planten.

Voor dit doel zijn op het veld 4 ♀, 4 ♂ en 6 andromonoecische planten uitgekozen. De kruisingen tussen de ♀ en ♂ planten zijn in het verleden reeds gemaakt (Hoofdstuk 3). Het maken van de kruisingen tussen ♀ en andromonoecische planten verliep bevredigend. Het kruisen van de andromonoecische planten onderling verliep echter niet naar wens, temeer daar de emasculatietechniek nog moest worden opgebouwd.

Door de slechte resultaten van deze kruisingen was het seizoen inmiddels zo ver gevorderd dat geen kruisingen met ♂ planten meer gemaakt konden worden. Daar het gehele schema dreigde mis te gaan is alle aandacht verder besteed aan het maken van kruisingen van andromonoecische planten in verschillende combinaties. Voor dit doel werd de toevlucht genomen tot de kas, waarin verschillende inteeltlijnen waren uitgeplant. Vijf sterk andromonoecische planten zijn gekozen, nl.: 256–10–57, 256–27–11–41, 262–8–15, 440–18–43 en 440–21–23. Met de 5 andromonoecische planten konden geen kruisingen worden gemaakt met ♀ en ♂ planten. Deze stonden nl. buiten en droegen geen bloemen meer. De planten opgraven en in de kas uitplanten zou ook geen oplossing gegeven hebben, omdat de planten hierdoor hoogstwaarschijnlijk zouden afsterven.

Om al deze redenen kon de eventuele invloed van de plasmatische overerving helaas alleen bij de reciproke kruisingen worden nagegaan.

Gedurende de kiemperiode werd de kiemkracht van het zaad bepaald; gedurende de groeiperiode van de planten is regelmatig het geslacht nagegaan. Bovendien werd vijfmaal, nl. op 6 juni, 7 juli, 8 augustus, 11 september en 16 oktober 1967 de andromonoecie van de planten bepaald. Op het einde van de beoordelingen werden de planten verdeeld in 4 klassen: geen bessen, 1–10 bessen, 11–100 bessen en $>$ 100 bessen.

Van een groot aantal planten werd de ontwikkeling van de stamper van de bloemen nagegaan en verdeeld in de reeds eerder vermelde 5 klassen (par. 5.1). Bovendien werd van een aantal planten stuifmeel verzameld en de kiemkracht bepaald na 90 minuten. Deze bepalingen zijn op een aantal achtereenvolgende dagen gedaan, zodat het aantal planten per kruising waaraan de waarnemingen zijn verricht afhankelijk was van het aantal planten dat in die periode bloeide.

Uit Tabel 45 blijkt dat het resultaat van de kruisingen meestal goed was. Slechts enkele combinaties konden niet worden gemaakt in verband met het geringe aantal voor bestuiving geschikte bloemen op de plant. Dit gold vooral plant 262–8–15. Deze bezat op de laat gevormde stengels wel veel bloemen, maar in een groot gedeelte daarvan was de stamper niet ver genoeg ontwikkeld.

Bij de bepaling van de kiemkracht van het zaad werden de onvolgroeide zaden niet meegerekend. De kiemkracht was op 3 uitzonderingen na bevredigend. De nakomelingen na zelfbevruchting van plant 256–27–11–41 hebben een kiempercentage van slechts 20%, hetgeen op een inteeltverzwakking kan duiden. Opvallend zijn de lage percentages van de kruisingen 440–21–23 $\times$ 256–10–57 en 440–21–23 $\times$ 440–18–43. De kiemkracht van de reciproke kruisingen is matig tot zeer goed; bovendien is de kruising 440-21-23 $\times$ 262–8–15 ook zeer goed. Het is moeilijk voor dit feit een ver-

Tabel 45. Zaden en kiemkracht van zaad en stuifmeel van inteeltlijnen en kruisingen / Seeds and germination of seeds and pollen.

Plantnummers Plant numbers ♀	♂	Aantal zaden Number of seeds		% kiemkracht % germination	
		volledig mature	onvolgroeid immature	volledig zaad mature seeds	stuifmeel pollen
256–10–57	× idem	83	9	100	4
	× 256–27–11–41	40	0	97	36
	× 262– 8–15	56	0	96	35
	× 440–18–43	32	19	56	58
	× 440–21–23	62	19	66	30
256–27–11–41	× idem	422	0	20	16
	× 256–10–57	51	0	96	46
	× 262– 8–15	36	0	92	42
	× 440–21–23	57	0	95	46
262– 8–15	× idem	211	0	89	16
	× 440–18–43	9	0	89	47
	× 440–21–23	30	0	77	34
440–18–43	× idem	72	17	99	54
	× 256–10–57	85	10	100	50
	× 256–27–11–41	18	0	89	63
	× 262– 8–15	145	0	97	45
	× 440–21–23	33	3	97	42
440–21–23	× idem	169	0	95	2
	× 256–10–57	89	2	3	58
	× 256–27–11–41	1	0	100	37
	× 262– 8–15	48	2	94	46
	× 440–18–43	125	1	2	33

klaring te geven, temeer daar de kiemkracht van de nakomelingen van 256–10–57, 440–18–43 en 440–21–23 goed is.

De kiemkracht van het stuifmeel werd bepaald op de wijze zoals beschreven in par. 4.7. Uit de tabel blijkt dat de kiemkracht bij de inteeltlijnen (behalve 440–18–43) gering is, vooral bij 256–10–57 en 440–21–23. Toename van de inteelt ging in 4 van de 5 gevallen gepaard met een afname van de fertiliteit van het stuifmeel. In een geïsoleerde ruimte zoals een kas is deze belangrijk voor de bessenproduktie, omdat de bloemen niet door stuifmeel van andere planten worden bestoven.

In Tabel 46 ziet men dat 7 kruisingen van XY- × XY-planten in het algemeen uitsplitsen in 1 ♀ : 3 ♂ + andromonoecische planten. De inteelt van 440–18–43 wijkt hiervan af, echter niet significant ($\chi^2 = 3{,}6$, n = 87). De kruisingen XY × YY, YY × XY en YY × YY geven volgens verwachting alleen ♂ en andromonoecische nakomelingen.

Zoals reeds vermeld, zijn ook waarnemingen aan de bloemen gedaan. Deze zijn in een bepaalde periode aan de toen bloeiende planten verricht, zodat niet alle planten

Tabel 46. ♂, andromonoecische en ♀ planten in inteeltlijnen en kruisingen. Het opgegeven percentage andromonoecische planten heeft betrekking op het totaal aan ♂ + andromonoecische planten / Segregation into ♂, andromonoecious and ♀ plants in inbred lines and crosses. The given percentage of andromonoecious plants is calculated on a basis of ♂ + andromonoecious plants = 100%.

♀ plant	Stuifmeelleverancier/Pollen supplier														
	256–10–57 XY			256–27–11–41 YY			262–8–15 XY			440–18–43 XY			440–21–23 YY		
	♂	andr.	♀	♂	andr.	♀	♂	andr.	♀	♂	andr.	♀	♂	andr.	♀
256–10–57 XY	42	20 = 32%	16	9	25 = 74%	0	14	25 = 64%	8	4	5 = 56%	3	14	23 = 62%	0
256–27–11–41 YY	20	20 = 50%	0	52	16 = 24%	0	16	13 = 45%	0	·	·	·	29	18 = 38%	0
262–8–15 XY	·	·	·	·	·	·	42	8 = 16%	17	6	1 = 14%	1	10	3 = 23%	0
440–18–43 XY	26	31 = 54%	21	7	6 = 46%	0	56	22 = 28%	29	67	6 = 8%	14	12	10 = 46%	0
440–21–23 YY	2	2 = 50%	0	1	0 = 0%	0	19	19 = 50%	0	2	0 = 0%	0	56	15 = 21%	0

Tabel 48. Percentage bloemen vanaf klasse 3 van 5 inteeltlijnen en kruisingen en de uitsplitsing in XY- en YY-planten / Percentages flowers of at least class 3 in the inbred lines and crosses and the segregation into XY and YY plants.

♀ plant		Stuifmeelleverancier/Pollen supplier									
		256–10–57 XY		256–27–11–41 YY		262–8–15 XY		440–18–43 XY		440–21–23 YY	
256–10–57	XY	2XY + YY	72	XY + YY	95	2XY + YY	74	2XY + YY	46	XY + YY	63
256–27–11–41	YY	XY + YY	90	YY	79	XY + YY	65	·		YY	62
262–8–15	XY	·		·		2XY + YY	48	2XY + YY	16	XY + YY	37
440–18–43	XY	2XY + YY	45	XY + YY	53	2XY + YY	31	2XY + YY	3	XY + YY	36
440–21–23	YY	XY + YY	100	YY	100	XY + YY	47	XY + YY	5	YY	15

erbij betrokken waren. De bloemen zijn verdeeld in de bekende 5 klassen. Per plant zijn 10 bloemen bekeken; deze planten zijn ook verdeeld naar de bessenproduktie uitgedrukt in een percentage. Om de procentuele verdeling van de bloemklassen en bessenproduktie van de kruisingen en inteeltlijnen met elkaar te vergelijken, zijn deze uitgedrukt in een getal nl. stamper- en bessengetal. Bij de vaststelling van het stampergetal werd bloemklasse 1 met een nul, bloemklasse 2 met een 1 enz. tot bloemklasse 5 met een 4 gehonoreerd. Bij de bepaling van het bessengetal werd voor de planten met 1–10 bessen een 1, voor de planten met 11–100 bessen een 2 en voor de planten met $>$ 100 bessen een 3 gegeven. In Tabel 47 wordt ook de verhouding stamper-bessengetal vermeld. Een hoog cijfer duidt op een te geringe bessenproduktie, indien men de ontwikkeling van de stamper in aanmerking neemt. Bij de inteeltlijnen is de verhouding stampergetal : bessengetal hoog. Ondanks de goede ontwikkeling van de stamper is

Tabel 47. Stamper- en bessengetal en hun verhouding bij de inteeltlijnen en kruisingen / Pistil and berry values and their ratio in inbred lines and crosses.

Plantnummers Plant numbers		Aantal planten Number of plants	Gesommeerd stampergetal Summed pistil value	Gesommeerd bessengetal Summed berry value	Verhouding stampergetal: bessengetal Ratio pistil value: berry value
♀	♂				
256–10–57	× idem	48	173	50	3,5
	× 256–27–11–41	23	232	170	1,4
	× 262– 8–15	31	188	134	1,4
	× 440–18–43	9	146	100	1,5
	× 440–21–23	25	189	132	1,4
256–27–11–41	× idem	36	192	75	2,6
	× 256–10–57	20	215	105	2,0
	× 262– 8–15	21	190	95	2,0
	× 440–21–23	37	174	70	2,5
262– 8–15	× idem	45	143	22	6,5
	× 440–18–43	7	49	14	3,5
	× 440–21–23	7	124	86	1,4
440–18–43	× idem	66	53	15	3,5
	× 256–10–57	53	146	117	1,2
	× 256–27–11–41	12	152	92	1,7
	× 262– 8–15	78	124	47	2,6
	× 440–21–23	13	139	92	1,5
440–21–23	× idem	53	95	30	3,1
	× 256–10–57	2	255	150	1,7
	× 256–27–11–41	1	210	300	0,7
	× 262– 8–15	30	166	120	1,4
	× 440–18–43	2	70	100	0,7

A low value indicates poor development of pistils or berries; a high value indicates a good development.

de bessenproduktie door de slechte fertiliteit van het stuifmeel gering (behalve 440–18–43).

Indien men in een geïsoleerde ruimte zoals een kas door middel van inteelt de overerving van de andromonoecie wil nagaan, mag men om de mate van andromonoecie vast te stellen zich niet alleen beperken tot de bessenproduktie, omdat de fertiliteit van het stuifmeel afneemt. Men moet echter ook de mate van ontwikkeling van de stamper in de bloemen nagaan. Vandaar dat voor de kruisingen en inteeltlijnen niet alleen een verdeling wordt gegeven in ♂ en andromonoecische planten, gebaseerd op de bessenproduktie zoals in Tabel 46 staat vermeld, maar dat ook een verdeling van de bloemklassen wordt gegeven. In Tabel 48 (p. 73) is het percentage bloemen vanaf klasse 3 vermeld.

Uit de Tabellen 46 en 48 blijkt dat alleen bij de inteeltlijnen van en de kruisingen met 256–10–57, 256–27–11–41 en 262–8–15 als moederplanten het percentage bessenproduktie verschilt van het percentage bloemen van klasse 3.

In Tabel 48 vallen twee dingen op, nl. de hoge percentages van de inteeltlijnen en kruisingen van 256–10–57 en 256–27–11–41 en de zeer lage percentages van de inteeltlijnen 440–18–43 en 440–21–23. De inteeltlijnen 256–10–57 en 256–27–11–41 bezitten ± 75% bloemen vanaf klasse 3, hun reciproke kruisingen bijna 100%. De percentages van de overige kruisingen met 256–10–57 en 256–27–11–41 bedragen ± 50 tot 75%, die van 440–21–23 × 256–10–57 en 440–21–23 × 256–27–11–41 zijn in verband met het geringe aantal planten niet meegerekend. De zeer lage percentages van 440–18–43 en 440–21–23 zijn reeds vermeld. De kruisingen van 262–8–15, 440–18–43 en 440–21–23 bezitten een percentage van ± 25 tot ± 50%, die van 440–21–23 × 440–18–43 niet meegerekend. In Tabel 49 zijn enkele resultaten van de 4 groepen reciproke kruisingen vermeld. Hieruit blijkt dat er verschillen optreden tussen de oorspronkelijke kruising en haar reciprook.

Tabel 49. Aantal ♂ en andromonoecische planten en % bloemen vanaf klasse 3 bij 4 reciproke kruisingen / Numbers of ♂ and andromonoecious plants and % flowers of at least class 3 in 4 reciprocal crosses.

Kruising/Cross	Aantal planten/Number of plants					% bloemen in kl. 3, 4 en 5 % flowers in cl. 3, 4 and 5
	♂	andromonoecisch/andromonoecious				
		totaal total	zwak weak	matig moderate	sterk strong	
256–10–57 × 256–27–11–41	9	25	9	10	6	90
reciprook/reciprocal	20	20	7	11	2	95
256–10–57 × 440–18–43	4	5	1	4	0	46
reciprook/reciprocal	26	31	10	8	13	45
262– 8–15 × 440–18–43	6	1	1	0	0	16
reciprook/reciprocal	56	22	8	13	1	31
262– 8–15 × 440–21–23	10	3	1	2	0	37
reciprook/reciprocal	19	19	6	4	9	47

8.5 Discussie

Alvorens de resultaten te bespreken volgt eerst een korte beschouwing van de literatuur.

Rick & Hanna (1943) hebben aangetoond dat bij asperge het geslacht door één dominante factor wordt bepaald, waarbij de ♂ plant heterogametisch en de ♀ plant homogametisch is. YY- en XY-planten hadden dezelfde vitaliteit, wat op een genetisch actief Y-chromosoom duidt.

Braak & Zeilinga (1957) hebben een tetraploïde ♂ plant met een tetraploïde ♀ plant gekruist, die beide waren verkregen door colchicine-behandeling van een diploïde ♂ en diploïde ♀ plant. De nakomelingen splitsten uit in ♂ en ♀ planten in de verhouding van 5 : 1. Een bewijs dat de planten van het genotype XXXY ♂ zijn.

Rick & Hanna (1943) zagen in 1939 en 1940 al verschil in bessenproduktie bij andromonoecische planten, wat er volgens hen op wijst dat zowel de erfelijkheid als de uitwendige omstandigheden een rol spelen bij de vorming van perfecte bloemen, die in hun onderzoek per plant maar gering in aantal waren. Zij vonden verschil in bessenproduktie tussen nakomelingen van 2 ♀ planten gekruist met één nakomeling van een andromonoecische plant.

Sneep (1953) nam waar dat andromonoecische planten na zelfbevruchting uitsplitsten in ♂ en andromonoecische planten. Hij veronderstelde, dat de andromonoecie door dominante factoren veroorzaakt werd. Het was hem nog niet mogelijk na te gaan hoeveel factoren een rol spelen, omdat het aantal planten waarmee hij gewerkt had daarvoor te gering was. Een andere moeilijkheid was nog dat de manifestatie van de andromonoecie afhankelijk was van speciale omstandigheden.

Peirce & Currence (1962) hebben gedurende enige generaties hermafrodiete planten van het ras Roem van Brunswijk uit Nederland ingeteeld. Daarna hebben zij kruisingen gemaakt met planten van het ras Mary Washington. Uit de splitsingen in de F_1, in de F_2 en in de terugkruisingen van de F_1 met ♀ planten van het ras Mary Washington trokken zij de conclusie dat het hermafroditisme door twee op het X-chromosoom voorkomende complementaire genen met een overkruisingspercentage van 30–40% werd veroorzaakt. Uit de splitsing in de terugkruising van de F_1 met ♂ planten van het ras Mary Washington gaf nog een derde gen van zijn aanwezigheid blijk.
Hun hypothese voerde tot de volgende genotypen:

YY en XY ♂;
X^HY hermafrodiet of ♂;
X^HX^H en X^HX hermafrodiet;
XX ♀;

waarin H de 3 complementaire genen H_0, H_1, en H_2 voorstelt.

Uit de F_1 en uit de inteeltlijnen blijken echter enkele inconsequenties, nl.:
de kruising $X^HX^H \times XY$ geeft 1 ♂ : 1 hermafrodiete plant
$X^HY \times XY$ geeft 1 ♂ : 1 hermafrodiete plant

In het eerste geval is de X^HY-plant ♂, in het tweede geval hermafrodiet. Zij verklaren dit door een interactie tussen het vrouwelijk cytoplasma en het Y-chromosoom. Bij de

X^HX-plant zouden dus de H-factoren de ontwikkeling van de meeldraden stimuleren, bij de X^HY-plant daarentegen de ontwikkeling van de stamper.
Bij inteelt moeten zij de volgende splitsingen krijgen:

X^HX^H hermafrodiete planten
X^HX ♀ en hermafrodiete planten
X^HY hermafrodiete en ♂ planten.

Het is dus niet mogelijk om ♀, hermafrodiete en ♂ planten tegelijk te vinden. Toch vonden zij in een I_3 3 ♀, 3 hermafrodiete en 3 ♂ planten; in een I_5 eveneens ♀, hermafrodiete en ♂ planten.

Uit het chromosomenonderzoek van de pollenmoedercellen van 5 X^HX-planten heeft Zilm (1966) geconstateerd dat in de diakinese dit chromosomenpaar slecht geassocieerd was, hetgeen wijst op een XY constitutie.

Peirce & Currence vonden in de F_2-kruisingen van hermafrodiete planten van het ras Roem van Brunswijk met ♀ planten van het ras Mary Washington 67 ♀ en 111 hermafrodiete planten en in de 3 terugkruisingen met één ♀ plant vonden zij 162 ♀ en 68 hermafrodiete planten. Van de veronderstelling uitgaande dat de X^HX-planten XY-planten zijn, komt men tot de conclusie dat er in de F_2 en in de terugkruisingen met de F_1 te veel ♀ planten voorkomen. Beeskow (1968) heeft getracht hiervoor een oplossing te vinden. Hij neemt aan dat de ♀ en ♂ plant van het ras Mary Washington aangeduid met XX en XY een factor F op het X- en Y-chromosoom bezitten, die de ontwikkeling van de stamper stimuleert. Deze F-factor komt in het ras Mary Washington niet tot uiting. Indien men deze planten kruist met de hermafrodiete planten van het ras Roem van Brunswijk aangeduid[1] met XY en YY ontstaan er na overkruising o.a. $X_F Y_F$, $Y_F Y_F$ en $Y_F Y_F$. Deze planten zijn ondanks dat ze in het bezit zijn van een Y-chromosoom of 2 Y-chromosomen ♀, waardoor de overmaat aan ♀ planten verklaard kan worden. De planten van het ras Roem van Brunswijk bezitten, althans volgens Beeskow, een zwak Y-chromosoom, waardoor de F-factor zich kan uiten.

In de door ons regelmatig gemaakte kruisingen tussen planten van het ras Mary Washington en van het ras Roem van Brunswijk werd over het algemeen geen afwijkende geslachtsverhouding waargenomen.

Over het onderzoek van Peirce & Currence kunnen nog enkele opmerkingen worden gemaakt. Zij spreken van hermafrodiete planten, maar geven niet aan wat zij er precies onder verstaan. Volgens Darwin (1877) en Rick & Hanna (1943) moet men echter deze planten andromonoecisch noemen. In onze proeven hebben we nog nooit echte hermafrodiete planten gevonden. Met hun hypothese is het voorkomen van onze andromonoecische YY-planten, bijv. 256–27, onmogelijk te rijmen, omdat volgens hen de complementaire factoren voor hermafroditisme op het X-chromosoom voorkomen.

Haigh (1962) komt naar aanleiding van proeven in 1960 t/m 1962 tot de volgende

1. Het gebruik van cursieve X en Y is geschied uit typografisch oogpunt. Beeskow gebruikt in zijn publikatie hoofdletters X en Y met een punt erboven. Het gebruik van dergelijke symbolen zal dikwijls op druktechnische bezwaren stuiten (Pudoc).

conclusies:
1. de neiging tot andromonoecie is erfelijk;
2. het percentage andromonoecische planten in een kruising kan niet worden voorspeld uit de andromonoecie van de ♂ plant;
3. de mate van andromonoecie wordt beïnvloed door de leeftijd van de plant en door uitwendige omstandigheden;
4. de ♀ plant kan bijdragen tot andromonoecie.

Beeskow (1967) vermeldt dat de degeneratie van een hermafrodiete bloem tot een zuiver ♂ bloem van plant tot plant verschillend is. Planten die het eerste jaar zuiver ♂ bloeien kunnen het volgende jaar andromonoecisch bloeien. Beeskow noemt dit het 'Umschlagen' (overgang van ♂ tot hermafrodiete bloem) van de plant. Voor de verschillende planten (zowel de vaderplanten als hun nakomelingen) kan dit 'Umschlagen' op verschillende leeftijden plaats hebben. Er blijkt een correlatie tussen de leeftijden van 'Umschlagen' van de ♂ planten en hun nakomelingen te bestaan. Volgens hem is voor de vorming van zuiver ♂ en andromonoecische planten, alsook voor de verschillende andromonoecie-klassen, een systeem van polygenen met cumulerende werking aanwezig.

Het feit dat ook fenotypisch zuiver ♂ en ♀ planten de andromonoecie overerven, doet volgens Beeskow vermoeden, dat er ergens een of andere drempelwaarde aan genen moet zijn, waaronder de vorming van hermafrodiete bloemen niet mogelijk is. De invloed van de vaderplant is onvoldoende om deze drempel in de volgende generatie te overschrijden: de moederplant moet enige steun geven. Het is echter ook mogelijk, dat het voorkomen van andromonoecische planten in kruisingen van ♀ met zuiver ♂ planten te verklaren is door het feit, dat de ♂ planten in feite andromonoecisch zijn, waarbij het 'Umschlagen' nog niet heeft plaatsgehad.

Het 'Umschlagen' is naar onze mening terug te voeren op een interactie van leeftijd en milieu. De belangrijke invloed van de leeftijd blijkt onder meer uit Fig. 8. Beeskow komt echter niet tot een goede analyse van de genetische achtergronden van de andromonoecie. Zijn resultaten kunnen onder meer worden vergeleken met de weinig doorzichtige analyse van Hoffmann (1952) bij hennep.

Wricke (1968) verklaart de andromonoecie door een 'Major factor' op het Y-chromosoom en door modificerende genen die op de autosomen voorkomen. Daardoor ontstaan nakomelingen met een lage en nakomelingen met een hoge andromonoeciewaarde. De modificerende genen kunnen in beide klassen geringe verschuivingen in de mate van andromonoecie veroorzaken. Volgens zijn theorie zouden dan de ♂ + andromonoecische nakomelingen hetzelfde genotype hebben als de vaderplant en, afhankelijk van kleine variaties door de modificerende genen, ongeveer dezelfde mate van andromonoecie. Dit komt niet overeen met wat Haigh (1962) gevonden heeft en ook niet met onze ervaringen, waarin ♂ YY-planten andromonoecische nakomelingen hebben gegeven.

Zilm (1966) vindt in de nakomelingschap van één andromonoecische plant in een bepaald jaar 18 XX- en 32 XY- planten, dus geen YY-planten. Zij schrijft dit toe aan de werking van subletale factoren bij YY, waarvan de werking afhankelijk is van de

uitwendige omstandigheden. Zij oppert de mogelijkheid, dat er eventuele chromosoomdefecten optreden, ofschoon er geen zichtbare chromosoomstructuurveranderingen gevonden werden. De soms optredende afwijkende verhouding kan ook veroorzaakt worden door het verschil in kiemenergie van de zaden zoals in par. 6.2 is aangetoond.

Hypothese

Voor een verklaring van de resultaten van onze proeven heeft de literatuur geen oplossing gegeven, zodat we zelf een hypothese hebben opgezet.

Normaal zijn er ♂ en ♀ planten. Door de aanwezigheid van 2 X-chromosomen en het ontbreken van het Y-chromosoom zijn de ♀ planten in staat bessen te produceren.

We veronderstellen:

Alle planten bezitten in de autosomen genen die een zwakke tot sterke ♀ invloed kunnen hebben. Deze G-genen komen bij de ♀ planten niet tot uiting, omdat de bloemen reeds een volledige stamper bezitten. De ♂ planten bezitten het geslachtschromosoom Y en zijn in staat de ♂ organen volledig te ontwikkelen. Zij bezitten de drempelgenen AA, waardoor de ♀ werkende genen niet tot uiting kunnen komen, en de bessenproduktie verhinderd wordt.

Hieruit komen we tot het volgende schema voor een werkhypothese:

1. De ♂ en ♀ planten bezitten modificerende G-genen die in bepaalde gevallen de ontwikkeling van de stamper kunnen beïnvloeden;
2. Bij de ♀ planten komen deze genen niet tot uiting, omdat de bloemen reeds een volledig ontwikkelde stamper bezitten;
3. Bij de ♂ planten kunnen de G-genen zich niet uiten, omdat de drempelgenen AA de ontwikkeling van de stamper verhinderen;
4. Indien de drempel wordt verlaagd door de vorming van Aa- en aa-genotypen, dan kunnen de modificerende G-genen zich uiten, en kunnen de ♂ (XYAa + XYaa) planten functionerende stampers produceren.

Uitgaande van het feit dat in een natuurlijke populatie $\pm$ 1% van de ♂ planten andromonoecisch is, kunnen de volgende frequentieverdelingen worden opgesteld:

AA	Aa	aa
$p = f(A)$		$q = f(a)$
p^2	$2pq$	q^2
	stel $q^2 = \pm 0{,}01$	
$(0{,}9)^2$	$2 \times 0{,}9 \times 0{,}1$	$(0{,}1)^2$

Aangezien bepaalde zelfbevruchte XY-andromonoecische planten ook ♂ planten geven, wordt deze veronderstelling verworpen, zodat dus het Aa-genotype voorkomt.

stel $2\,pq = \pm 0{,}01$

$(0{,}995)^2$	$2 \times 0{,}995 \times 0{,}005$	$(0{,}005)^2$

Theoretisch blijkt dan 25×10^{-4}% van de ♂ planten van het type XYaa te zijn. Dit percentage is in de praktijk te verwaarlozen.

Indien men een andromonoecische XYAa door zelfbevruchting inteelt, dan kunnen de volgende genotypen ontstaan:

XXAA ♀	XYAA ♂	YYAA ♂
XXAa ♀	XYAa zwak andromonoecisch	YYAa ♂
XXaa ♀	XYaa sterk andromonoecisch	YYaa andromonoecisch

Soms vertonen de YYAa planten een lichte neiging tot andromonoecie.

Na invoering van de modificerende G-genen kunnen, vooruitlopend op de discussie, de volgende extreme genotypen worden onderscheiden:

XXAAgg · · zwak ♀	XYAAgg · · sterk ♂
XXaaGG · · sterk ♀	XYaaGG · · sterk andromonoecisch

Kruisingen van diverse XX-planten met één YY-plant

Op het proefveld Withagen A (zie Tabel 37 a) komen 41 kruisingen van 41 ♀ planten met één YY-plant RBU voor. Gezien de ouderdom van de planten, en gezien de nog hoge percentages andromonoecische planten, mag men aannemen dat de YY-plant RBU van het type aa is geweest. In een natuurlijke populatie heeft ook 99% van de ♀ planten het genotype AA, $\pm$ 1% het genotype Aa, en 25.10^{-4}% het genotype aa. Gezien de grote frequentie van de AA-genotypen mag men aannemen dat de ♀ planten van de velden Withagen A, Nuyten en Maasbree het genotype AA bezaten. De nakomelingen hadden zodoende het genotype Aa. De sterke variatie in andromonoecie, namelijk van zwak tot sterk, kan men alleen verklaren door aan te nemen dat er een of meerdere factorenparen hun invloed uitoefenden.

De YY-plant RBU zal hoogstwaarschijnlijk enkele G-factoren bevat hebben; de 41 ♀ planten konden variëren in het aantal G-factoren. Op grond van de mate van andromonoecie kunnen de kruisingen worden verdeeld in een aantal groepen van zwak tot sterk andromonoecisch (Fig. 10). Omdat de 41 kruisingen dezelfde vaderplant hebben gehad, mag men aannemen dat de ♀ planten eveneens te verdelen zijn in verschillende groepen, die de andromonoecie van de nakomelingen zwak tot sterk beïnvloeden. De ♀ planten met een zwakke invloed bezitten weinig en die met een sterke invloed veel G-factoren.

Voor de 29 kruisingen van het proefveld Nuyten (Tabel 37 b) geldt ongeveer hetzelfde. Het percentage andromonoecische planten variëert in 1961 van 8,2 tot 54,2%, zodat de YY-plant RA van het type Aa kan zijn geweest. De ♀ planten bezitten het genotype AA. Van de kruisingen bezit de helft van de nakomelingen het genotype XYAA, de andere helft het genotype XYAa. Alleen bij de laatste kunnen de G-factoren zich uiten.

Uit Fig. 10 blijkt weer een grote variatie in de mate van andromonoecie van de 29 kruisingen. Op grond hiervan kan men aannemen dat de ♀ planten afhankelijk van het aantal G-factoren de andromonoecie in verschillende mate beïnvloeden.

Indien men de resultaten van de velden Withagen A en Nuyten vergelijkt, dan ziet men in Fig. 11 dat bepaalde ♀ planten, bijv. 387, de mate van andromonoecie op het eerste veld sterk en op het tweede veld slechts gering beïnvloeden. Hieruit blijkt weer dat de invloed van de modificerende genen op de mate van andromonoecie sterk afhankelijk is van de uitwendige omstandigheden.

Op het veld te Maasbree (Tabel 38) waren de eerste 8 kruisingen zeer sterk andromonoecisch. Van enkele kruisingen was in 1960 bijna 100% van de nakomelingen andromonoecisch. Men kan dit verklaren door enerzijds aan te nemen dat de plant RAC van het type aa is geweest en anderzijds dat zowel de plant RAC als de 8 ♀ planten goed voorzien zijn van G-factoren. Door de goede groei, die bevorderlijk is voor de expressie van de andromonoecie, kon de invloed van de modificerende genen goed tot uiting komen.

Kruisingen van één XX-plant met verschillende YY-planten

Tabel 39 geeft als resultaat van de kruisingen van één ♀ plant met 21 YY-planten op het veld Withagen B (1961) de volgende verdeling: 5 nakomelingschappen zonder bessen, 11 met een geringe en 5 met een matige bessenproduktie. Dit wijst op een splitsing van 1 : 2 : 1 of op YY-planten van het type AA, Aa en aa (deze als vader gebruikte YY-planten ontstonden door zelfbevruchting van Aa-planten). De verschillen in mate van andromonoecie in de groepen met een geringe en matige bessenproduktie kunnen veroorzaakt zijn door een verschil in het aantal G-factoren van de YY-planten. De gegevens vermeld in par. 8.3 wijzen eveneens op een monofactoriële splitsing. Uit de mate van andromonoecie van de nakomelingschappen zijn de 38 YY-planten te splitsen in 6 AA, 22 Aa en 10 aa; dus een 1 : 2 : 1 verhouding ($\chi^2 = 1{,}8$). De 3 : 1 verhouding van de 107 XY-planten in Tabel 44 wijst eveneens in die richting. De invloed van de G-factoren kon niet duidelijk worden nagegaan omdat een groot aantal planten voor het nemen van proeven enkele malen verplant zijn.

Splitsing in de I_1, I_2 en I_3 en in kruisingen van I_1- en I_2-planten met één XX-plant

In Tabel 42 staat de splitsing in ♀, ♂ en andromonoecische planten vermeld in 9 I_1's, waarin onder andere 24 ♂ en 77 andromonoecische planten. In de I_1 mag men, uitgaande van het genotype XYAa van de oorspronkelijke plant onder andere de volgende genotypen verwachten: 2 XYAA, 4 XYAa, 2 XYaa, 1 YYAA, 2 YYAa en 1 YYaa. Deze 1 : 3 verhouding (24 ♂ : 77 andromonoecische planten) kan men alleen verklaren, als men aanneemt dat de genotypen XYAa, XYaa, YYAa en YYaa andromonoecisch zijn, in dit geval dus ook het genotype YYAa. Dit kan verklaard worden doordat de planten zich enkele jaren goed hebben ontwikkeld, zodat ook planten met een zeer geringe neiging tot andromonoecie, nl. YYAa, door de invloed van de modificerende genen toch nog andromonoecisch zijn geworden. Vaak bezaten deze planten ondanks een goede groei slechts een enkel besje.

Bij de verklaring van de andromonoecie in de I_2 en I_3 moet men wel bedenken dat de waarnemingen zijn verricht op eenjarige planten in een kas, zodat de mogelijkheid bestaat dat de andromonoecie niet geheel tot uitdrukking is gekomen.

Als men de resultaten in Tabel 43 bekijkt en men combineert de splitsing van de nakomelingen van de I_1-planten met die van de kruisingen met de I_1-planten, dan ziet men dat 17 planten (van het genotype Aa) de andromonoecie slechts zwak en 8

planten (van het genotype aa) sterk overerven. Dit duidt op een splitsing van 2 Aa: 1 aa van de andromonoecische I_1-planten. In de I_2-lijnen met een hoog percentage andromonoecische planten, de I_1's hadden dus het genotype aa, ziet men een uitsplitsing van 157 ♂ : 83 andromonoecische planten. Gezien het type aa kan dit alleen worden verklaard of door een gebrek aan G-factoren òf doordat de waarnemingen aan jonge planten zijn gedaan waarin de andromonoecie zich niet volledig heeft geuit. Dezelfde verklaring kan men geven voor de vaak geringe mate van andromonoecie in de I_2 van I_1-planten met het genotype Aa.

De andromonoecie van de kruisingen is hoger dan die van de inteeltlijnen. Dit kan voor een groot gedeelte worden verklaard door het feit dat de kruisingen het genotype XY bezitten en de inteeltlijnen XY + YY of YY. Door de aanwezigheid van 2 Y-chromosomen zal de uitwerking van de G-factoren niet zo sterk tot uiting komen en zullen de planten met de samenstelling YYAa meestal ♂ zijn. Dat de andromonoecie zich het eerst op de XY-planten manifesteert is gebleken toen de 10 I_1-planten, die het eerst andromonoecisch bleken te zijn, bij controle het genotype XY bezaten.

Splitsing in reciproke kruisingen

Uit de splitsing van de inteeltlijnen en kruisingen in Tabel 43 mag men aannemen dat de planten 256–10, 256–27–11, 262–8, 440–18 en 440–21 van het type aa zijn geweest. De planten 256–10–57, 256–27–11–41, 262–8–15, 440–18–43 en 440–21–23 zullen zodoende ook van het genotype aa zijn. Doordat deze planten enige generaties zijn ingeteeld, waartoe alleen andromonoecische planten zich lenen, mag men verwachten dat het aantal G-factoren per plant groot zal zijn.

In Tabel 46 ziet men dat het percentage andromonoecische planten in de inteeltlijnen en in de kruisingen gering is, ondanks dat alle planten van het genotype aa zijn en vele G-factoren bevatten. De omstandigheden voor het tot uiting komen van de andromonoecie zijn waarschijnlijk niet optimaal geweest. Dit wordt grotendeels veroorzaakt door de jeugdige leeftijd waarop de planten zijn beoordeeld. Door de geringere groei en de slechtere kiemkracht van het stuifmeel is het percentage andromonoecische planten, gebaseerd op de bessenproduktie, van de inteeltlijnen ook lager dan dat van de kruisingen.

Uit Tabel 48 blijkt dat het percentage bloemen vanaf klasse 3 van de inteeltlijnen en kruisingen van de planten 256–10–57, 256–27–11–41 en 262–8–15 hoog is en in een enkel geval zelfs bijna 100%. De invloed van de G-factoren komt hier dus beter tot uiting. In Tabel 45 ziet men dat het stuifmeel bij de inteeltlijnen van de planten 256–10–57, 256–27–11–41, 262–8–15 en 440–21–23 een lage kiemkracht heeft, dit geldt vooral de eerste en laatste plant. Uit deze gegevens kan men afleiden dat de fertiliteit van het stuifmeel afneemt bij toenemende inteelt. Vooral de inteelt van de YY-plant 440–21–23 is interessant. De gemiddelde kiemkracht van het stuifmeel was 1,6%; 6 planten hadden in het geheel geen kiemkrachtig stuifmeel. Het is dus mogelijk dat door inteelt ♂ steriele YY-planten ontstaan.

In Tabel 49 is gebleken dat in 3 van de 4 groepen kruisingen de mate van bessen-

produktie van de oorspronkelijke kruising en haar reciprook niet gelijk was. De verschillen zijn echter niet significant. Per groep kruisingen mag verondersteld worden dat de genetische constitutie ten aanzien van de overerving van de andromonoecie gelijk is. Deze resultaten zouden kunnen duiden op een invloed van het cytoplasma bij de expressie van de andromonoecie.

De resultaten van Haigh (1962) zijn door onze hypothese te verklaren. Hij vond onder andere dat het percentage andromonoecische planten niet voorspeld kon worden uit de andromonoecie van de vaderplant. Dit is goed uit te leggen: als de vaderplant het genotype YYAa bezit is hij zelf niet andromonoecisch, gekruist met een ♀ plant (XXAA) ontstaan XYAA- en XYAa-planten. Deze laatste zijn andromonoecisch. De resultaten van Wricke (1968) zijn ook te expliceren door aanname van het drempelgen A, waarbij de planten die de andromonoecie sterk overerven nl. XY_{IV} het genotype XYaa bevatten en de planten die de andromonoecie zwak beïnvloeden nl. XY_{I} het genotype Aa bevatten. Zijn 'Major factor' kan men vertalen door het A-gen. De uitsplitsing in de F_1 van één XX-plant (nakomeling van een zelfbevruchte XY-plant) met 3 XY_{IV}-planten in 1 XX : 1 XY_{IV} (sterk andromonoecisch) kan men verklaren door de genotypen XXaa en XYaa. De splitsing in de F_1 van XY_{IV} met Y_IY_I in 41 planten van klasse I (♂ tot zeer zwak andromonoecisch) en 13 planten van klasse IV (sterk andromonoecisch) kan men verklaren door de genotypen XYaa × YYAa → XYAa + XYaa + YYAa + YYaa, waarbij het genotype XYaa sterk andromonoecisch is; de overige genotypen zijn ♂ tot zeer zwak andromonoecisch.

Als er andromonoecische planten voorkomen, zouden er ook gynomonoecische planten verwacht mogen worden. Dit zijn ♀ planten met in enkele of meerdere bloemen goed ontwikkelde meeldraden, zodat ze tot stuifmeelproduktie en eventueel tot zelfbevruchting in staat zijn. Andromonoecische planten zijn in de praktijk bij goede observatie gemakkelijk te herkennen door de aanwezige bessen. De ontdekking van gynomonoecische planten wordt veel moeilijker, omdat ook de normale ♀ planten uiteraard reeds bessen dragen, ontstaan door kruisbevruchting. Men kan trachten de gynomonoecische planten op te sporen, door observatie aan bloemen dan wel door isolatie van ♀ planten. Uit Hoofdstuk 5 is reeds gebleken dat er ondanks zeer vele waarnemingen geen goed ontwikkelde meeldraden zijn gevonden. In 1964 zijn in Oostelijk Flevoland 140 ♀ planten uitgeplant in een geïsoleerd gebied. De waarnemingen aan deze 140 planten, aangevuld met die aan talrijke ♀ planten die ook geïsoleerd zijn geweest, hebben geen aanwijzingen gegeven over het bestaan van gynomonoecische planten.

9 Handleiding voor het kweken van een mannelijk ras

Aan de hand van de hypothese uit het vorige Hoofdstuk is het mogelijk een schema te maken voor het kweken van een ♂ ras. Dit ras moet aan twee voorwaarden voldoen:
1. alle planten moeten ♂ zijn en mogen niet andromonoecisch zijn of worden.
2. het ras moet produktief zijn en aan de overige eisen voldoen (niet te vatbaar voor voetziekte, stengels met een goed gesloten kop, die niet te gauw blauw wordt, enz.)

9.1 Alle planten moeten mannelijk zijn

Men kan ♂ planten kweken, als men een XX-plant kruist met een YY-plant. Alle nakomelingen bezitten dan het genotype XY en zijn dus ♂ of andromonoecisch. De YY-planten komen voor in de nakomelingen van andromonoecische XY-planten die in een gering percentage in praktijkvelden te vinden zijn.

Om een produktief ♂ ras te kweken kan men volgens toeval goede XX-planten kruisen met ♂ nakomelingen van andromonoecische planten of men kan volgens een bepaald schema te werk gaan gebaseerd op de hypothese van de geslachtsovererving. Beide methoden zullen onderstaand worden vergeleken.

Kruisen volgens toeval

1e jaar: kruisen van een groot aantal produktieve XX-planten met ♂ nakomelingen van andromonoecische planten. Dit zullen als regel de genotypen XYAA, YYAa en YYAA zijn, die in de verhouding 2 : 2 : 1 voorkomen. Bovendien kunnen de XYAa-planten met weinig G-factoren eveneens ♂ zijn. Per kruising moeten ± 400 zaden worden gewonnen.
2e jaar: een klein gedeelte van het zaad van elke kruising wordt in een kas uitgezaaid. Gedurende de bloeiperiode zijn de kruisingen afkomstig van YY-vaderplanten op te sporen. Het overige gedeelte van het zaad wordt buiten uitgezaaid.
3e jaar: alleen de kruisingen, die uitsluitend uit XY-planten bestaan, mogen op het toekomstige produktieveld worden uitgeplant. Ongeveer 1/3–3/5 gedeelte komt hiervoor in aanmerking. Per kruising moeten 250–300 planten worden uitgeplant.
4e jaar: gedurende de zomermaanden wordt de mate van andromonoecie bepaald. De kruisingen met de vaderplant YYAA geven, indien de moederplanten XXAA zijn, ♂ nakomelingen. Ongeveer 1/3 gedeelte van de YY-planten bezit het genotype YYAA.
5e, 6e en 7e jaar: opbrengst bepalen van de geheel ♂ kruisingen.

Volgens deze methode kan maximaal 1/5 gedeelte van het aantal gemaakte kruisin-

gen, indien alle XYAa-planten andromonoecisch zijn, en minimaal 1/3 gedeelte van het aantal op het produktieveld uitgeplante planten worden gebruikt om produktieve kruisingen te selecteren. Als het geheel volgens schema kan worden afgewerkt, kan men na 7 jaar succes hebben.

Gezien het grote aantal kruisingen dat moet worden gemaakt en de benodigde kasruimte is het onwaarschijnlijk dat dit schema op praktijkschaal kan worden uitgevoerd.

Kruisen volgens een bepaald schema

In Hoofdstuk 8 zagen we dat de andromonoecie wordt veroorzaakt door een combinatie van een drempelgen a en modificerende genen G, wier invloed sterk afhankelijk is van het milieu. Men kan de volgende typen YY-planten onderscheiden:

YYAA ♂;

YYAa ♂, soms zwak andromonoecisch bij een groot aantal G-factoren en een optimaal milieu;

YYaa andromonoecisch.

De ♀ planten kunnen door hun modificerende genen de mate van andromonoecie in de nakomelingen beïnvloeden (Hoofdstuk 8). Indien men een ♀ plant met veel G-factoren aangeduid met XXAAGG · · kruist met de 3 typen YY-planten ontstaan de volgende F_1's

XXAAGG · · × YYAA → XYAAGG · · ♂

XXAAGG · · × YYAa → XYAAGG · · + XYAaGG · · ♂ + andromonoecisch

XXAAGG · · × YYaa → XYAaGG · · andromonoecisch

waarbij de YYAA, YYAa en YYaa de genotypen GG · ·, Gg · · en gg · · kunnen bezitten.

Voor het kweken van een ♂ ras moet men dus kunnen beschikken over de YYAA-planten, die van de overige YY-planten te onderscheiden zijn door ze te kruisen met XXAAGG · ·-planten.

Het probleem is tweeledig:

a. het vinden van XXAAGG · ·-planten.

b. met deze XXAAGG · ·- de YYAA-planten onderscheiden.

ad a. Hiertoe wordt een aantal ♀ planten uit een normale populatie gekruist met nakomelingen van andromonoecische planten. Voor dit doel wordt zaad van enkele andromonoecische planten verzameld. Men kweekt de planten op een in kas, zodat ze het eerste jaar bloeien. Met een klein aantal ♂ of andromonoecische planten maakt men kruisingen met de ♀ planten. Het volgende jaar worden deze kruisingen in een kas opgekweekt. Uit de mate van andromonoecie van de nakomelingen is de ♀ plant XXAAGG · · op te sporen.

ad b. De nakomelingen van een groot aantal andromonoecische XY-planten uit praktijkvelden worden in een kas opgekweekt. Tijdens de bloei ontstaat er aanvankelijk een scheiding tussen ♀ (XX) en ♂ (XY en YY) planten. Deze laatste splitsen uit in de volgende genotypen: 2 XYAA : 4 XYAa : 2 XYaa : 1 YYAA : 2 YYAa : 1 YYaa.

Tijdens het seizoen wordt een groot aantal planten andromonoecisch, voornamelijk de genotypen XYAa, XYaa en YYaa. Bij optimale milieuomstandigheden is ook het genotype YYAa met veel G-factoren andromonoecisch. Met de resterende planten worden kruisingen gemaakt met XXAAGG · ·.

Tot deze ♂ planten behoren:

XYAA met veel of weinig G-factoren,

XYAa met weinig G-factoren,

YYAa met veel of weinig G-factoren,

YYAA met veel of weinig G-factoren.

Het jaar daarop worden de kruisingen uitgezaaid en uitgeplant. De vaderplanten XYAA en XYAa geven in de nakomelingen ♂ en ♀ planten en vallen zodoende af. De YYAa-planten geven onder andere ook andromonoecische nakomelingen en vallen eveneens af. De kruisingen met YYAA-planten geven ♂ nakomelingen, ongeacht het aantal G-factoren. Deze planten zijn dus bruikbaar voor het kweken van een ♂ ras. Uit de splitsing van XYAa blijkt, dat slechts 1/16 gedeelte van de nakomelingen van een XYAa-plant het genotype YYAA bezit.

Als men reeds over YYAa-planten beschikt, kan men hiervan bij optimale groeiomstandigheden zaad winnen. Van deze nakomelingen bezit 1/4 gedeelte het gewenste genotype YYAA; door ze te kruisen met XXAAGG · · zijn deze planten op te sporen.

Het gebruikte schema van deze methode is:

1e jaar: kruisen van ♀ planten met nakomelingen van andromonoecische planten. Per kruising zijn 50 zaden voldoende.

2e jaar: opsporen van XXAAGG · ·-planten uit de mate van andromonoecie van de nakomelingen en deze XXAAGG · · kruisen met ♂ nakomelingen van andromonoecische planten: de genotypen XYAa (met weinig G-factoren), XYAA, YYAa en YYAA. Per kruising zijn 50 zaden voldoende.

3e jaar: opsporen van YYAA-planten (1/5–1/9 gedeelte van de vaderplanten) en produktieve XX-planten kruisen met de YYAA-planten. Per kruising ± 300 zaden.

4e jaar: uitzaaien.

5e jaar: uitplanten op het produktieveld.

7e, 8e en 9e jaar: opbrengst bepalen.

Deze methode duurt 2 jaar langer, maar vraagt belangrijk minder arbeid en kasruimte en is daardoor uitvoerbaar.

9.2 Het mannelijk ras moet ook produktief zijn

Currence (1947) heeft aangetoond dat de combinatie-geschiktheid bij asperge zeer belangrijk is. Uit 24 kruisingen van 4 ♀ met 6 ♂ planten bleek dat een bepaalde ♀ plant met één ♂ plant onproduktieve en met een andere ♂ plant produktieve nakomelingen gaf.

Ook uit ons onderzoek is de grote invloed van de combinatie-geschiktheid gebleken. Van 119 kruisingen van 17 ♀ met 7 ♂ planten (Hoofdstuk 3) is enige jaren de opbrengst nagegaan; slechts 30 waren produktief (± 25%). Er traden grote verschillen op: de

kruising van ♀ 26 met ♂ 3 gaf gedurende 3 jaar een produktie van 132,9 kg per 100 planten, ♀ 26 met ♂ 24 slechts 56,2 kg; terwijl voor de kruisingen ♀ 1 × ♂ 3 en ♀ 1 × ♂ 8 de cijfers 112,5 en 70,8 kg waren en de kruisingen ♀ 20 × ♂ 3 en ♀ 20 × ♂ 8 77,8 resp. 100,5 kg hebben opgebracht. Opvallend was dat enkele ♀ planten met 6 van de 7 ♂ planten produktieve nakomelingen gaven, en dus zeer geschikt zijn voor verder selectiewerk.

De combinatie-geschiktheid is ook belangrijk bij het kweken van een geheel ♂ F_1, gebaseerd op inteeltlijnen, zoals in par. 9.4 wordt besproken.

Als men de beschikking heeft over YYAA-planten zal men moeten trachten een produktief ♂ ras te kweken, door deze YYAA-planten te kruisen met een aantal produktieve ♀ planten en dan nagaan welke kruisingscombinatie produktieve nakomelingen geeft. Deze controle kost in totaal 6 jaar nl. 1 jaar op het zaaiveld, 2 improduktieve jaren op het produktieveld en vervolgens 3 jaar oogstbepalingen.

9.3 Zaadproduktie

Als men enige geheel ♂ F_1's heeft gevonden die produktief zijn, zal men tot zaadproduktie op grote schaal moeten overgaan. Daartoe is nodig dat men de XX-planten en eventueel de YY-planten vegetatief vermeerdert. Hoe groot de klonen gemaakt worden, is afhankelijk van de hoeveelheid zaad, die men wil produceren. Een ♀ plant kan 50 g zaad produceren, per 4 ♀ planten is één ♂ plant voldoende.

Gorter (1965) en Wilmar & Hellendoorn (1968) zijn er in geslaagd om asperge te stekken. Daartoe werden stengeltopjes van zaailingen genomen.

Andreassen & Ellison (1967) hadden met stengels van volwassen planten geen succes. Takatori *et al.* (1968) is het daarentegen wel gelukt om stengels van 4 jaar oude planten te stekken, en tot nieuwe planten te laten uitgroeien. De resultaten van het onderzoek zijn echter nog zodanig dat toepassing op grote schaal nog niet mogelijk is.

Daarom is in ons onderzoek aandacht besteed aan het scheuren van de planten. De methode, die tot nu toe het meeste resultaat heeft opgeleverd ziet er als volgt uit. In het voorjaar graaft men de planten op en verdeelt ze in stukken, die elk minstens 2 knoppen en een aantal jonge bijwortels moeten hebben. De stukken (scheurlingen) worden in een kas met grondverwarming geplant. De bodemtemperatuur moet ± 20°C zijn, de luchttemperatuur in de eerste weken na het planten zo laag mogelijk en de luchtvochtigheid zo hoog mogelijk. Door de hoge bodem- en de lage luchttemperatuur wordt de groei van de wortels gestimuleerd en die van de stengels afgeremd. Indien de luchttemperatuur te hoog wordt, lopen de knoppen snel uit en sterven de stengels als ze 15–20 cm hoog zijn af.

In 1961 is de vegetatieve vermeerdering van de 17 ♀ en 7 ♂ planten (par. 3.1) begonnen. Gedurende de jaren 1965 t/m 1968 is met 14 ♀ en 3 ♂ planten die produktieve nakomelingen hebben gegeven, de vegetatieve vermeerdering voortgezet. De 14 ♀ klonen tellen thans 1596 planten, de 3 ♂ 500. Hieruit is gebleken dat de ♂ planten in het algemeen betere resultaten, dat wil zeggen meer scheurlingen gaven dan de ♀. Dit kan enerzijds worden verklaard door het feit dat de ♂ planten meer knoppen bezitten

en anderzijds doordat ze vitaler zijn, waardoor het percentage dat aanslaat, groter is.

De resultaten van de diverse planten lopen echter zeer sterk uiteen. Eind 1968 waren er nog slechts 6 individuen van de ♀ kloon 28 en 160 van de ♀ kloon 11. Dit kan, afgezien van het aantal stengels per plant, grotendeels worden verklaard door de vorm van de wortelstok, die bij ♀ 28 zeer compact en bij ♀ 11 daarentegen zeer sterk vertakt is.

Steiner (1967) heeft bij de vegetatieve vermeerdering van asperge met goed resultaat de zgn. grind-watercultuur gebruikt. Hierbij hangen de wortels in een voedingsoplossing zoals bij watercultuur gebruikelijk is.

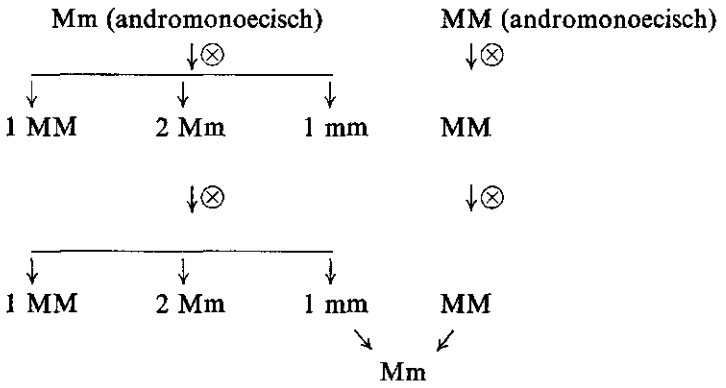
Uit bovengenoemde onderzoekingen blijkt, dat de vegetatieve vermeerdering nog zeer veel arbeid kost, maar wel uitvoerbaar is.

9.4 Het kweken van een geheel mannelijk F_1-ras gebaseerd op inteeltlijnen

Het kweken van een geheel ♂ F_1-ras gebaseerd op inteeltlijnen heeft de volgende voordelen:

1. het zal mogelijk een betere uniformiteit bezitten daar de individuen hetzelfde genotype hebben, waardoor de grote verschillen tussen de planten, wat betreft opbrengst en kwaliteit, tot het verleden behoren;
2. de mogelijkheid is aanwezig, dat het hybride ras heterosis-effect zal vertonen.

Sneep (1951) wees reeds op de mogelijkheid om gebruik makend van het feit dat de andromonoecie erfelijk is, een ♂ ras met heterosis-effect te kweken. Hij had hiervoor het volgende schema ontworpen:



Het nadeel van deze methode was volgens hem dat door de herhaalde inteelt de neiging tot andromonoecie in het uiteindelijk kweekprodukt in versterkte mate zou optreden, daar hij noodgedwongen van andromonoecische planten gebruik moest maken. Wanneer onze hypothese omtrent de overerving van de andromonoecie juist is, kan aan bovengenoemd bezwaar tegemoet worden gekomen.

Daarbij is gesteld dat de XY-planten, indien ze de genen AA bezitten, ♂ zijn ongeacht het aantal G-factoren. Deze XYAA-planten kunnen ontstaan uit kruisingen van

XXAAGG··, XXAAGg·· en XXAAgg·· met YYAAGG··, YYAAGg·· en YYAAgg··, waarbij de volgende genotypen worden gevormd: XYAAGG··, XYAAGg·· en XYAAgg··, welke alle ♂ zijn.

Wil men een geheel ♂ ras kweken dan moet men kunnen beschikken over ingeteelde XXAA- en YYAA-planten. Enkele mogelijkheden daartoe zijn:

1. zelfbevruchting van gynomonoecische planten;
2. verdubbeling van het aantal chromosomen van haploïde planten;
3. zuster-broeder kruising;
4. toepassing van de methode Thévenin;
5. zelfbevruchting van andromonoecische planten.

Door de vrij strenge tweehuizigheid van het gewas asperge zullen de planten in vele genenparen heterozygoot zijn. Voor het kweken van één generatie per jaar is veel kasruimte nodig anders kost elke generatie 2 à 3 jaar.

ad. 1. Wanneer gynomonoecische planten zouden bestaan is het te verwachten dat ze het genotype XXAAgg·· bezitten. Ondanks uitgebreide waarnemingen aan bloemen zijn geen gynomonoecische planten gevonden (Hoofdstuk 5). Bovendien is het met de huidige kennis nog niet mogelijk gynomonoecie bij ♀ planten te induceren.

ad 2. Als men haploïde planten kan kweken, kan men door colchicine-behandeling homozygote diploïde planten verkrijgen. Volgens Randall & Rick (1945) komt polyembryonie bij asperge voor tot een gemiddeld percentage van 0,95%. Thévenin (1968) heeft haploïde planten gekweekt uitgaande van zaden met tweelingen. Zij gebruikte twee opsporingsmethoden, nl. a) uitzaaien en b) zaad behandelen met zwavelzuur, waardoor de zaadhuid doorzichtig werd, maar de kiemkracht afnam. Wanneer zij uitzaaide verkreeg zij 2,2 zaden met tweelingen per 1000 zaden; per 1000 zaden met tweelingen vond zij 17,9 haploïde planten. Uitgaande van 25000 zaden mag op 1 haploïde plant worden gerekend. De haploïde plant kwam praktisch altijd in combinatie met een diploïde plant voor, die een sterkere groeikracht bezat dan eerstgenoemde, waardoor de planten tijdig uit elkaar moesten worden gehaald. Pogingen om het percentage haploïde planten te verhogen, door onder andere warmtebehandeling van het stuifmeel en bestraling ervan vóór het maken van de kruisingen, gaven geen resultaat. Zij heeft in totaal 129 haploïde planten verkregen, waarvan er in de eerste maanden ± 50% stierf. Van de overgebleven 62 planten waren er slechts 31 geschikt om met colchicine behandeld te worden. Hieruit verkreeg zij 15 diploïde planten, waarvan er slechts 10 bloeiden. Het geslacht was steeds ♀ daar de haploïde plant, ontstaan uit een cel van de embryozak, het geslachtschromosoom X bevatte. Het uiteindelijk resultaat was: 10 diploïde homozygote ♀ klonen waarvan 4 normaal fertiel met goede bessenproduktie; van de overige 6 klonen was de bessenproduktie minder. Slechts 8% van de haploïde planten leverde dus het verwachte resultaat. Dit is equivalent aan (100/8) × 25000 = 300.000 zaden.

Bij enkele gewassen, onder andere tabak (Bourgin & Nitsch, 1967; Nitsch *et al.*, 1968), is het mogelijk door middel van stuifmeelproliferatie en -differentiatie haploïde

planten te kweken, waardoor zowel haploïde ♀ als haploïde ♂ planten ontstaan. Bij asperge zijn op dit punt nog geen resultaten bekend. Het is daarom gewenst hierover onderzoek te gaan verrichten. Na chromosoom-verdubbeling van de haploïde planten zou men homozygote XX- en YY-planten verkrijgen. Als beide fertiel zijn, heeft men een reeks van mogelijkheden voor het kweken van een geheel ♂ F_1-ras.

ad 3. Bij streng tweehuizige gewassen is het kruisen van zuster × broeder de nauwste vorm van inteelt. De homozygotering gaat echter 3 × zo langzaam als bij zelfbevruchting, zodat men deze vorm van inteelt een groot aantal generaties moet toepassen. Volgens Thévenin (1967) zou men ± 20 generaties moeten intelen, alvorens het gewas homozygoot is. De vraag is of men naar volledige homozygotie moet streven in verband met de te verwachten inteeltverzwakking, waardoor de fertiliteit zal afnemen.

Op de proeftuin te Venlo is een groot aantal herkomsten ingeteeld door middel van zuster × broeder kruising. Voor 11 families die voor de 4e maal ingeteeld waren, was de gemiddelde vruchtzetting 75,9% van de bestoven bloemen; het gemiddeld aantal zaden per bes 3,18 en het gemiddeld 1000-korrelgewicht 18,9 g. Voor 21 families, waarin voor de 5e maal zuster × broeder kruising is toegepast, waren deze cijfers resp. 82,0, 3,47 en 18,8 en voor een familie, waarin dit 6 maal is geschied, resp. 98,1, 3,8 en 17,9. Deze cijfers duiden nog niet op een inteeltverzwakking, daar in de lagere kruisingen nagenoeg dezelfde resultaten werden bereikt.

ad 4. Thévenin (1968) heeft uitgaande van de homozygote ♀ planten, die zij door chromosoomverdubbeling van haploïde planten had verkregen, terugkruisingsgeneraties met hetzelfde genotype als de ♀ plant gekweekt. Daartoe werd deze gekruist met een ♂ plant. De ♂ nakomelingen werden teruggekruist met de ♀ uitgangsplant. Daar na 4 terugkruisingsgeneraties de ♂ plant nog slechts 0,03 gedeelte van de allelen van de oorspronkelijke ♂ plant bezat, nam zij aan dat de planten van de 5e terugkruising hetzelfde genotype bezaten als de oorspronkelijke ♀ plant; voor de ♂ planten uiteraard met uitzondering van het Y-chromosoom. Daar zij verschillende homozygote ♀ planten bezat, kon zij diverse homozygote terugkruisingspopulaties kweken, waarmee zij een aantal F_1's kon maken met de mogelijkheid van heterosis-effect.

Deze methode heeft het grote voordeel dat met de homozygote terugkruisingspopulaties de generatieve vermeerdering en instandhouding van de kruisingsouders voor de F_1 zeer eenvoudig is. Een nadeel is echter dat alleen F_1's gekweekt kunnen worden die zowel ♀ als ♂ planten bevatten, nl. XX × XY → XX + XY.

ad 5. Het kweken van de ingeteelde XXAA-planten kan, uitgaande van andromonoecische XY-planten uit praktijkvelden, volgens onderstaand schema worden uitgevoerd.

In dit schema worden gemakshalve de G-factoren niet vermeld.

XYAa (andromonoecisch)

↓⊗

1 XXAA	2 XYAA	1 YYAA
2 XXAa	4 XYAa (andr.)	2 YYAa
1 XXaa	2 XYaa (andr.)	1 YYaa (andr.)

waarbij de genotypen XYAa, XYaa en YYaa weer andromonoecisch kunnen zijn en bij gunstige groeiomstandigheden misschien ook YYAa. Bij de inteelt van deze planten ontstaan de volgende splitsingen:

XYaa

↓⊗

1 XXaa	2 XYaa (andr.)	1 YYaa (andr.)

XYAa

↓⊗

1 XXAA	2 XYAA	1 YYAA
2 XXAa	4 XYAa (andr.)	2 YYAa
1 XXaa	2 XYaa (andr.)	1 YYaa (andr.)

YYaa

⊗

↓

YYaa (andr.)

De XYaa-planten splitsen uit in ♀ en andromonoecische planten, de YYaa-planten in uitsluitend andromonoecische planten of bij slechte groei ♂ en andromonoecische planten en de XYAa-planten in ♀, ♂ en andromonoecische planten. De andromonoecische nakomelingen van deze laatste groep worden weer zelfbevrucht en zo kan men verschillende generaties doorgaan. Door de herhaalde inteelt ontstaat een opeenhoping van G-factoren, waardoor uiteindelijk de volgende planten ontstaan:

XYAaGG·· (andromonoecisch)

↓⊗

1 XXAAGG··	2 XYAAGG··	1 YYAAGG··
2 XXAaGG··	4 XYAaGG·· (andr.)	2 YYAaGG··
1 XXaaGG··	2 XYaaGG·· (andr.)	1 YYaaGG·· (andr.)

In deze nakomelingen komen de gewenste XXAA- en de YYAA-genotypen voor. Deze planten zijn op te sporen door het maken van kruisingen tussen ♀ en ♂ planten, hetgeen uit onderstaand schema blijkt.

	vrouwelijk	mannelijk	andromonoecisch
XXAAGG·· × XYAAGG··	×	×	
YYAAGG··		×	
YYAaGG··		×	×

XXAaGG··	× XYAAGG··	×	×	×	
	YYAAGG··		×	×	
	YYAaGG··		×	×	
XXaaGG··	× XYAAGG··	×		×	
	YYAAGG··			×	
	YYAaGG··			×	

Door het maken van een groot aantal kruisingen zijn enkele XXAAGG··- en YYAAGG··-planten op te sporen. Wanneer men eenmaal enkele YYAAGG··-planten heeft, kunnen deze gebruikt worden om via proefkruisingen de resterende XXAAGG··-planten te vinden. Enkele XXAAGG··-planten kunnen op hun beurt worden genomen om uit de overige ♂ planten door proefkruisingen de genotypen YYAAGG·· te onderscheiden. Indien men de beschikking heeft over de XXAAGG··- en de YYAAGG··-planten kan men een geheel ♂ F_1-ras kweken, dat tevens een goede combinatie-geschiktheid bezit. Het is gewenst dat men alvorens tot dit kostbare programma over te gaan, de combinatie-geschiktheid van het uitgangsmateriaal (XYAa-planten) toetst.

9.5 Discussie

De methode van Thévenin (1968) is geschikt voor het verkrijgen van homozygote ♀ en homozygote ♂ planten en hieruit een F_1-ras met heterosis-effect te kweken. Onze methode, nl. zelfbevruchting van andromonoecische planten maakt het mogelijk een geheel ♂ F_1 gebaseerd op inteeltlijnen te kweken. Betreffende het onderzoek van Thévenin zijn de volgende opmerkingen te maken. Zij vond de 0,5–1 % andromonoecische planten in praktijkvelden een te smalle basis voor het veredelingswerk. Met haar methode verkrijgt zij echter slechts één bruikbare homozygote diploïde ♀ plant per 300.000 zaden, wat derhalve een niet minder smalle basis is. De wijze waarop deze planten worden verkregen kost bovendien zeer veel arbeid, omdat het volgende procédé moet worden gevolgd:

1. opsporen van de zaden met tweelingen;
2. na selectie op fenotype via chromosomenonderzoek nagaan of de plant haploïd is;
3. uit elkaar halen van de haploïde en diploïde planten;
4. verdubbelen van het aantal chromosomen door behandeling met colchicine;
5. controleren of de plant inderdaad diploïd is geworden;
6. afwachten of de plant fertiel is;
7. controleren of de plant voldoende combinatie-geschiktheid bezit voor het verdere veredelingswerk.

Wil men de homozygote ♀ planten gebruiken voor het kweken van een geheel ♂ ras dan zal men nog moeten nagaan of ze de genen AA of aa bezitten. Bovendien zal men nog homozygote YYAA-planten moeten kweken. De methode Thévenin is derhalve ongeschikt voor het verkrijgen van een geheel ♂ ras.

Het grote voordeel van de methode van zelfbevruchting van andromonoecische XY-planten is dat zowel ingeteelde XX- als ingeteelde YY-planten worden gevormd, waar-

uit men op de reeds beschreven manier een geheel ♂ ras kan kweken.

In afwachting van de resultaten van het onderzoek met stuifmeelproliferatie en -differentiatie bij asperge, waardoor nieuwe mogelijkheden worden gevormd voor het verkrijgen van homozygote XX- en YY-planten, lijkt ons de methode van inteelt van andromonoecische XY-planten het meest voor de hand liggend voor het kweken van homozygote XXAA- en YYAA-planten.

Samenvatting

Een belangrijke bijdrage tot het verlagen van de kostprijs is het winnen van produktieve rassen. In dit onderzoek is, gezien de verschillen tussen ♂ en ♀ planten, het accent gelegd op het kweken van een ♂ ras.

In onze proeven is aandacht geschonken aan secundaire geslachtskenmerken, aan pogingen om op grond hiervan het geslacht vóór het uitplanten te onderscheiden, aan waarnemingen aan bloemen, aan het streven om snel mannelijk overervende planten te kweken, aan de invloed van het milieu op de andromonoecie en tenslotte aan de overerving van het geslacht.

De groeisnelheid van de jonge plant stijgt sterk met de grootte van het zaad. Het 1000-korrelgewicht variëert van 15,4 tot 28,7 g. De grootte van het zaad is niet alleen afhankelijk van het aantal zaden per bes, maar, onafhankelijk van het geslacht, ook genetisch bepaald. Zaden waaruit ♀ planten ontstaan kiemen sneller dan zaden die ♂ planten geven. Zowel de moeder- als de vaderplant oefenen invloed uit op de zaadgrootte, waarbij de invloed van de moederplant overweegt. De stengelontwikkeling is voor ♂ en ♀ planten gelijk, maar de ♂ planten bloeien vroeger.

Aanvankelijk bestaat er geen groot verschil in het aantal stengels van ♂ en ♀ planten op een tweejarig veld. Na de eerste bessenproduktie blijven de ♀ planten op dit punt echter belangrijk achter. Bij de ♂ planten is het aantal stengels groter, zijn de stengels dunner en is het stengelprodukt (de som van de gekwadrateerde diameters van alle stengels van elke plant) hoger. De waarnemingen in de zomermaanden van 1963 en 1964 bevestigen die van 1962.

Bij de produktie gedurende 1963 tot en met 1965 van het in 1961 aangelegde veld onderscheiden de ♂ planten zich van de ♀ door:

a. een hogere opbrengst van 27%, in de loop der jaren toenemend tot 48%;
b. dunnere stengels (gemiddeld 10% lager);
c. een groter aantal stengels;
d. vroegere oogstbaarheid;
e. een groter aantal stengels per oogstdag.

De ♀ planten met een grote bessenproduktie in 1962 hebben in de drie oogstjaren minder geproduceerd dan die met een lage bessenproduktie; de verschillen zijn echter niet significant.

Uit geslachtswaarnemingen van percelen variërend in leeftijd van 1 tot ongeveer 100 jaar, is gebleken dat naarmate het perceel ouder wordt het percentage ♂ planten

geleidelijk stijgt van 50 tot 85%; de ♂ planten hebben dus een langere levensduur. De grotere weerstand van de ♂ planten komt ook tot uiting in de geringere gevoeligheid voor voetziekte.

Bloemen van ♀ planten variëren zeer weinig in vorm en grootte van de rudimentaire meeldraden. De bloemen van ♂ planten zijn op grond van de ontwikkeling van de stamper echter in 5 klassen te verdelen, waarvan de eerste een klein rudimentair vruchtbeginsel bezit, de laatste een volledig ontwikkelde stamper met stijl en stempels. In dit laatste geval zijn deze toch ♂ planten in staat tot produktie van bessen.

De bloembouw is zodanig, dat zelfbestuiving regel is. De planten met overwegend ♂ bloemen kunnen ook bloemen uit andere klassen bezitten; planten met alleen bloemen met een volledig ontwikkelde stamper en meeldraden zijn nooit waargenomen. Zowel op zaaivelden als in de produktievelden bloeien de ♂ planten rijker dan de ♀ planten, op zeer oude velden bloeien de ♀ planten bijna helemaal niet meer.

In een jong veld is 50% van het aantal planten ♂ en 50% ♀. Maar bij kruisingen van ♀ planten met dezelfde ♂ planten gaf één ♀ plant significant meer ♂ nakomelingen.

Omdat ♂ planten produktiever zijn dan ♀ planten, zou het aanbeveling verdienen alleen ♂ planten naar het produktieveld over te brengen. Het is mogelijk tweejarige ♂ planten uit te planten. Dit kost echter veel werk en bovendien slaan de planten slecht aan. Het selecteren van de zaailingen op hun herstellingsvermogen na afknippen van het loof of op hun gewicht en het sexen van de zaailingen met behulp van kaliumchloraat bieden ook geen oplossing. Bij bestuiving met oud stuifmeel wordt het percentage ♂ planten groter dan 50%. Er bleek geen verschil in grootte te bestaan tussen X- en Y-stuifmeelkorrels.

Uit al deze proeven is gebleken, dat er geen goede praktische methode is om tot produktievelden met alleen ♂ planten te komen. Daarom moest een nadere studie van de genetica van de asperge gemaakt worden.

In praktijkvelden komen ♀ (XX) en ♂ (XY) planten voor. Door obligate kruisbestuiving ontstaat een populatie van $\frac{1}{2}$ XX en $\frac{1}{2}$ XY. In een enkel geval zijn de XY-planten andromonoecisch. Na zelfbevruchting treedt een uitsplitsing op van $\frac{1}{4}$ XX + $\frac{1}{2}$ XY + $\frac{1}{4}$ YY. De YY-planten hiervan zijn nodig voor het kweken van een ♂ ras, daar alleen XX × YY uitsluitend XY-nakomelingen geven.

Fenotypisch zijn de XY- en YY-planten niet te onderscheiden; men moet dit doen met behulp van proefkruisingen met ♀ planten. Zaden waaruit YY-planten ontstaan kiemen trager dan zaden die XY-planten geven. Men krijgt de indruk, dat de YY-planten eerder gaan bloeien, significant is dit verschil echter niet. Ook vertonen de XY- en YY-planten geen verschil in gemiddelde grootte van de stuifmeelkorrels.

Uit cytologisch onderzoek is gebleken, dat de asperge 10 paar chromosomen bezit. In de somatische cellen van de worteltoppen zijn deze te verdelen in 3 groepen: 5 paar lange, één paar matig lange en 4 paar korte. Van de 5 paar lange chromosomen bezit één paar een satelliet, zodat wel eens van een geslachtschromosomenpaar gesproken is. Ondanks nauwkeurige observatie van dit paar bij XX-, XY- en YY-plan-

ten zijn er geen verschillen gevonden. Het is niet mogelijk gebleken in de somatische cellen van worteltoppen het geslachtschromosoom aan te wijzen.

De bloemen van ♂ planten zijn te verdelen in 5 klassen. Maar het opzoeken van een enkele hermafrodiete bloem op een plant die bijna alleen ♂ bloemen heeft is een uiterst moeizaam werk. Daarom is een indeling naar de bessenproduktie gemaakt: geen bessen (zuiver ♂), 1–10 bessen (zwak andromonoecisch), 11–100 bessen (matig andromonoecisch) en > 100 bessen (sterk andromonoecisch).

De ontwikkeling van de stamper van andromonoecische planten, dus ook de bessenproduktie, is afhankelijk van daglengte en temperatuur; bij korte dag en lage temperatuur wordt de ontwikkeling van de stamper gestimuleerd. De plaats van de bloem aan de plant heeft geen invloed op de ontwikkeling van de stamper. Het tot uiting komen van de andromonoecie wordt niet alleen beïnvloed door uitwendige omstandigheden, maar is ook afhankelijk van de leeftijd van de plant. Algemeen kan worden gesteld, dat de andromonoecie het sterkst is als de groei van de plant optimaal is wat onder normale omstandigheden bij een plant van 3 jaar oud het geval is. Zo ziet men bij éénjarige planten dat deze eerst ♂ bloeien en later in het seizoen pas andromonoecisch worden. Als de planten ouder worden dan 3 jaar neemt de andromonoecie weer af.

De gewasontwikkeling van sterk andromonoecische planten lijkt op die van de ♀: een gering aantal stengels per plant.

Uit waarnemingen aan stuifmeel is gebleken dat er geen verschillen in gemiddelde grootte van de stuifmeelkorrels bestaan tussen andromonoecische XY-, ♂ XY-, andromonoecische YY- en ♂ YY-planten. Een oriënterende bespuitingsproef van ♂ bloemen met gibberellazuur om de ontwikkeling van het vruchtbeginsel te stimuleren, en bij ♀ bloemen om de ontwikkeling van de meeldraden te bevorderen, had geen succes.

De proeven met betrekking tot de overerving van de andromonoecie zijn in 3 groepen te verdelen:

a. kruisingen van een aantal YY-planten met één ♀ en van diverse ♀ planten met één YY-plant;

b. splitsing in de I_1, I_2 en I_3 en in de nakomelingschappen van kruisingen van I_1- en I_2-planten met één ♀;

c. splitsing in de I_3 en I_4 en in de nakomelingschappen van reciproke kruisingen van $I\text{-}_2$ en $I\text{-}_3$ planten.

Aan de hand van de resultaten van proeven a en b kan de volgende hypothese worden opgebouwd. De ♀ en ♂ planten bezitten in de autosomen genen, die een zwakke tot sterk vrouwelijke invloed bezitten. Deze genen, G genaamd, komen bij de ♀ planten niet tot uiting omdat ze reeds bessen bezitten en bij de ♂ planten niet omdat ze de genen AA bezitten en daardoor geen bessen produceren. Is daarentegen de plant van het genotype XYAa dan komt er wel op bescheiden schaal bessenproduktie voor. Bij inteelt ontstaan dan de volgende genotypen:

XXAA ♀	XYAA ♂	YYAA ♂
XXAa ♀	XYAa zwak andromonoecisch	YYAa meestal ♂, soms lichte neiging tot andromonoecie
XXaa ♀	XYaa sterk andromonoecisch	YYaa andromonoecisch

De volgende genotypen kunnen als extremen worden genoemd:

XXaaGG · · sterk ♀ } komt in het fenotype XYaaGG · · sterk andromonoecisch
XXAAgg · · zwak ♀ } niet tot uiting XYAAgg · · geheel ♂

De XYAaGG · ·-planten zullen na zelfbevruchting splitsen in 4 ♀ : 7 andromonoecisch : 5 ♂.

De YYAaGG · ·-planten zullen onder optimale groeiomstandigheden enkele bessen door zelfbevruchting hebben kunnen vormen. In de I_1 zal een splitsing optreden van 1 andromonoecisch : 3 ♂. Van deze 3 ♂ planten zullen er bij gunstige groeivoorwaarden 2 zwak andromonoecisch zijn. Ook kan de mate van andromonoecie worden beinvloed door het aantal G-factoren.

Door kruisingen van één XXAAGG · ·-plant met de I_1 van XYAaGG · ·-planten kunnen de YY-planten hierin worden onderscheiden in de volgende genotypen: 1 YYAA : 2 YYAa : 1 YYaa. De eerste groep bestaat uitsluitend uit ♂ planten. De tweede uit ♂ planten met een lichte neiging tot andromonoecie. De derde groep uit andromonoecische planten.

De splitsingen van kruisingen van een aantal ♀ planten met één YY-plant hebben aangetoond, dat de ♀ plant mede invloed heeft op de mate van andromonoecie in de F_1. De expressie van genen, die invloed hebben op de andromonoecie is echter sterk afhankelijk van het milieu.

Bij voortgezette inteelt blijkt de kiemkracht van het stuifmeel vaak sterk af te nemen. Tengevolge van inteeltdepressie kunnen zelfs ♂ steriele XYaa- en YYaa-planten ontstaan. De stamper is bij zulke planten meestal nog goed ontwikkeld. Deze inteeltdepressie heeft vanzelfsprekend repercussies voor zelfbevruchtings- en kruisingsprogramma's met inteeltlijnen.

Tussen de kruising en haar reciprook lijkt soms verschil te bestaan in de mate van andromonoecie in de F_1. De verschillen zijn echter niet significant, zodat geen conclusies over de invloed van het cytoplasma getrokken kunnen worden.

Gynomonoecische planten als tegenhangers van andromonoecische planten zijn ondanks uitgebreide waarnemingen aan bloemen en isolatie van ♀ planten niet gevonden.

Gebruik makend van de hypothese over de overerving van de andromonoecie is er een handleiding gegeven voor het kweken van een ♂ ras. Voor dit doel zijn XXAA- en YYAA-planten, ongeacht het aantal G-factoren, nodig.

Bovendien zijn ook de mogelijkheden nagegaan tot het kweken van een ♂ hybrideras gebaseerd op inteeltlijnen, die verkregen zijn door zelfbevruchting van andromonoecische planten.

Summary

Sexual characteristics and inheritance of sex in asparagus

Trials were carried out from 1959 to 1967 on the secondary sexual characteristics of asparagus and on the inheritance of sex.

Growth rate of the seedling is closely dependent on the seed size. Seed size depends not only on number of seeds per berry but also it is genetically controlled independently of sex. Seeds giving rise to ♀ plants germinate faster than those giving rise to ♂ plants. Among 119 crosses 1000 grain weight varied from 15.4 to 28.7 g. In crosses of 17 ♀ plants with 7 ♂ plants it was evident that both parents, but particularly the ♀ plants, control seed size. Crop observations on seedlings showed that the number of stalks developing was the same in ♂ and ♀ plants. ♂ plants flower earlier.

In a field trial at Maasbree set out in the previous year no difference was observed initially in 1962 in the number of stalks in ♂ and ♀ plants. After berries had first been produced ♀ plants lagged. ♂ plants had more stalks, thinner stalks and a higher stalk product (sum of the squares of the diameters of all the stems of each plant) than ♀ plants. From 1963 to 1965 production of ♂ plants differed from ♀ in:

a. a higher yield; the difference increased over the years from 27 to 48%;
b. thinner spears; the average spear weight was about 10% less;
c. more spears;
d. earlier production;
e. more spears at each harvest.

The observations on this field in the summers of 1963 and 1964 confirmed the results for 1962. ♀ plants which produced a lot of berries in 1962 produced less stalks in the next three years than ♀ plants producing few berries in 1962. Thus there is a tendency for berry production to inhibit stalk production.

Determination of sexes in plots varying from 1 to 100 years old showed that as the fields became older the percentage of ♂ plants rose from 50 to 85. Thus over the years more ♀ than ♂ plants die. ♂ plants have a longer life, as seen in their greater resistance to foot-rot. In severely diseased fields there are more ♂ than ♀ plants because more of the ♀ plants have died.

Flowers of ♀ plants hardly vary in the form and size of the rudimentary stamens, whereas ♂ plants vary considerably in the development of the pistil. ♂ flowers could be divided into five classes ranging from those with a tiny rudimentary ovary to a com-

pletely developed pistil. The latter could form berries. Flower structure is such that self-pollination occurs and hence self-fertilization. Plants with most flowers ♂ can also have flowers of other classes; no plants were found with flowers only of the class with a fully developed pistil and stamens. On seedbeds and commercial fields ♂ plants flowered more heavily than ♀; on very old fields ♀ plants hardly ever flowered.

In a young field 50% of the plants are ♂ and 50% ♀. However among crosses of 17 ♀ plants with the same ♂ plant, one ♀ plant gave significantly more ♂ than ♀ offspring.

As ♂ plants were more productive than ♀ plants, ways were sought of sexing the seedlings before planting out to allow entirely ♂ beds to be set out. Two year-old ♂ plants can be planted out but the work is laborious and the plants take poorly. The difficulties cannot be solved by selecting seedlings by weight and by recovery after removing the tops or by sexing the seedlings with potassium chlorate. When the material is pollinated with old pollen, the percentage ♂ plants exceeds 50%. The size of X and Y pollen grains was the same.

As the trials failed to give a practical method of obtaining an entirely ♂ field, it was decided to resort to genetics. Both ♂ and ♀ plants occur in the fields. The obligate cross-fertilization yields a population of XX and XY in the proportion 1 : 1. There may be an occasional andromonoecious XY plant. With self-fertilization the offspring is XX, XY and YY in the proportions 1 : 2 : 1. These YY plants are necessary to produce entirely ♂ offspring (XY) by crossing with ♀ (XX).

XY and YY plants cannot be distinguished phenotypically; this is only possible by test crosses with ♀ plants.

Seeds giving rise to YY plants germinate more slowly than those developing XY plants. The YY plants tend to start flowering earlier, although this difference is not significant. The XY and YY plants are the same in average pollen grain size.

Cytological studies showed that asparagus has 10 pairs of chromosomes. In somatic root-tip cells the 10 pairs can be divided into 3 groups: long, medium and short. Five pairs are long, one is medium and the other four are short. One of the five pairs of long chromosomes has a satellite. One author called this pair the sex pair. Despite careful observations on this pair of chromosomes in XX, XY and YY plants, I found no differences. It was impossible to distinguish the sex chromosome in the somatic cells of root tips.

As stated before the ♂ flowers are divided into 5 classes. If many plants have to be studied, this method is quite time-consuming. Hence the classification is based on berry production, for this procedure requires less time. The ♂ and andromonoecious plants were divided into 4 groups:

a. purely ♂, no berries;
b. slightly andromonoecious, 1–10 berries per plant;
c. moderately andromonoecious, 11–100 berries per plant;
d. strongly andromonoecious, over 100 berries per plant.

Development of the pistils in andromonoecious plants and consequently berry

production depend upon day-length and temperature. Short days and low temperatures promote pistil development. The position of the flower on the plant does not effect development of the pistil. The degree of andromonoecy depends on the plant's age as well as on external influences. In general the plant is most andromonoecious at maximum growth, which is achieved when three years old. They become less andromonoecious as the plants grow older.

Strongly andromonoecious plants resemble ♀ in crop development, both groups being characterized by few stalks per plant.

There is no difference in average pollen grain size between andromonoecious XY, ♂ XY, andromonoecious YY and ♂ YY plants. Gibberellic acid was unsuccesful as a spray to stimulate te development of the ovary in ♂ flowers and the stamens in ♀ flowers.

The tests of inheritance of andromonoecy can be divided into 3 groups:

a. crosses of some YY plants with one ♀ plant and of various ♀ plants with one YY plant;

b. segregation in I_1, I_2 and I_3 and in the progeny of crosses of I_1 and I_2 plants with one ♀ plant;

c. segregation in I_3 and I_4 and in the progeny of reciprocal crosses of I_2 and I_3 plants.

The results of tests a and b gave rise to the following hypothesis. The autosomes of ♀ and ♂ plants possess genes with a weak to strong female influence. These genes, called G, have no influence in ♀ plants, because they already possess berries, or in ♂ plants, because these have the genes AA and consequently produce no berries. But if the plant has the genotype XYAa a few berries are produced, as the G genes may manifest themselves. Inbreeding of it yields the following offspring:

XXAA ♀
XXAa ♀
XXaa ♀
XYAA ♂
XYAa slightly andromonoecious, if G factors are present
XYaa strongly andromonoecious, if G factors are present
YYAA ♂
YYAa mostly ♂
YYaa andromonoecious, if G factors are present

The following genotypes could be called extreme:

XXaaGG · · strongly ♀
XXAAgg · · slightly ♀
} not visible in the phenotype
XYaaGG · · strongly andromonoecious
XYAAgg · · entirely ♂

After self-fertilization the XYAa plants can segregate into ♀, andromonoecious and ♂ plants in the proportion 4 : 7 : 5. If growing conditions are optimum the YYAa plants with their two Y chromosomes can segregate into andromonoecious and ♂ plants 1 : 3; sometimes, however, YYAa can be slightly andromonoecious. The

degree of andromonoecy can be influenced in various ways, e.g. by the difference in number of G factors. Crossed with one ♀ plant the YY plants (progeny of self-fertilized I_1 XYAa plants) can segregate into 1 AA : 2 Aa : 1 aa; the first group gives purely ♂ progeny, the second slightly to moderately andromonoecious and the third group strongly andromonoecious.

The segregation of the crosses of some ♀ plants with one YY plant can be explained by assuming one or more pairs of genes influencing the degree of andromonoecy. The influence of these genes depends largely upon environment.

Test (segregation in the I_3 and I_4 and in the progeny of reciprocal crosses of I_2 and I_3 plants) showed that germination of pollen decreased in 4 of the 5 inbred lines. The average pollen germination of the inbred progeny of one XY plant and one YY plant is 3,7 and 1,6%, respectively. These inbred lines include various plants whose pollen did not germinate at all so that inbreeding depression results in male-sterile XY and YY plants.

Although the pistils were well formed, few berries were produced because the pollen of inbred lines germinated poorly and of crosses only moderately. (These tests were all in a greenhouse and hence the flowers were self-pollinated).

Although as a result of repeated inbreeding the plants used in this test would possess the genotype aa and many G factors, the degree of andromonoecy in the inbred lines and crosses did not come up to expectation, probably because the observations were on young plants in the greenhouse. There are differences in number and degree of andromonoecy between reciprocal crosses. As both the genetic constitution of the reciprocal crosses and the growing conditions of the plants are the same, andromonoecy tends to be influenced cytoplasmatically.

Despite a thorough search among ♀ plants no gynomonoecious counterparts of the andromonoecious plants could be found.

Instructions were drawn up for the production of ♂ material from the hypothesis of how andromonoecy is inherited. As starting material XXAA and YYAA plants are needed, whatever the number of G factors. A male variety may be produced as follows. First search is made for XXAAGG · · plants, which are needed to trace YYAA plants, irrespective of G factors, in the progeny of self-fertilized XYAa or YYAa plants. The YYAA plants are then crossed with many productive ♀ plants. Productive F_1 plants are subsequently traced by observing flowering and yield of spears. Large-scale production of this F_1 requires vegetative propagation of the XXAA and YYAA, e.g. by rootstock division. In the course of several years 1596 and 500 divisions respectively, have been obtained from 14 ♀ and 3 ♂ plants.

An entirely ♂ F_1, can be produced from inbred lines. The best plan for inbreeding is to self-fertilize XYAa plants which give rise to XXAA and YYAA offspring. When self-fertilized the XYAa segretates into: 1/16 XXAA, 2/16 XXAa, 1/16 XXaa, 2/16 XYAA, 4/16 XYAa, 2/16 XYaa, 1/16 YYAA, 2/16 YYAa and 1/16 YYaa. After inbreeding for five or six generations entirely homozygous XXAA and YYAA plants can be produced.

Literatuur

ADAM, H. & K. SKIEBE	1964	Frühtest in der Spargelzüchtung. Züchter 34: 97–102.
AKKOÇ, E.	1965	Zytogenetische Beiträge zur Geschlechtsvererbung beim Spinat im Hinblick auf die Züchtung triploider Hybridsorten. Z. PflZücht. 53: 226–46.
ANDREASSEN, D. C. & J. H. ELLISON	1967	Root initiation of stem tip cuttings from mature asparagus plants. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 90: 158–62.
ARNOLD, C. G.	1963	Die plastiden als Erträger extra plastidaler Merkmale. Ber. dt. bot. Ges. 76: 3–12.
ASTREGO, J. J.	1951	Rassen-, selectie- en hiermede samenhangende problemen bij de aspergeteelt. Meded. Dir. Tuinb. 14: 657–71.
BANNEROT, H.	1963	Résultats actuels d'un essai variétal d'asperge. J. int. Asperge, Blois 23, 24, 25 mai: 39–44.
BEESKOW, H.	1967	Untersuchungen über die Variabilität der Andromonözie/Diözie und ihre Korrelationen mit verschiedenen Ertragsfaktoren bei Spargel (*Asparagus officinalis* L.) unter besonderer Berücksichtigung der Züchtung rein männlicher Sorten. Z. PflZücht. 57: 254–83.
BEESKOW, H.	1968	XY-Ausnahme-Weibchen bei *Asparagus officinalis*? Z. PflZücht. 60: 235–46.
BERNINGER, E.	1965	Contribution à l'étude de la stérilité-mâle de l'oignon (*Allium cepa*). Annls. Amél. Pl. 15: 183–99.
BLIS, F. A. & W. H. GABELMAN	1965	Inheritance of male sterility in beets (*Beta vulgaris* L.). Crop Sci. 5: 403–6.
BOND, D. A., J. L. FYFE & G. TOYNBEE-CLARKE	1966	Male sterility in field beans (*Vicia faba* L.) III Male sterility with a cytoplasmic type of inheritance. J. agric. Sci., Camb. 66: 359–67.
BOURGIN, J. P. & J. P. NITSCH	1967	Obtention de Nicotiana haploïdes à partir d'étamines cultivées in vitro. Annls Physiol. vég., Paris, 9: 377–82.
BRAAK, J. P. & A. E. ZEILINGA	1957	Production of a colchicine-induced tetraploid asparagus. Euphytica 6: 201–12.
CORRENS, C.	1928	Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaft 2.
CURRENCE, T. M.	1947	Progeny tests of Asparagus plants. J. agr. Res. 74: 65–76.
DARWIN, CH.	1877	The different forms of flowers on plants of the same species. London.
DOWNES, J. & K. MILLER	1968	Crown size and asparagus yield. Hort. Rep. Mich. St. Univ. 32: 4.
DOWNES, J. & K. MILLER	1968	Seed size and asparagus crown production. Hort. Rep. Mich. St. Univ. 32: 4.

DRESSLER, O.	1958	Zytogenetische Untersuchungen an diploidem und polyploidem Spinat (*Spinacia oleracea* L.) unter besonderer Berücksichtigung der Geschlechts-vererbung als Grundlage einer Inzucht-Heterosis-Züchtung. Z. PflZücht. 37: 385–424.
ELLISON, J. H. & D. F. SCHEER	1959	Yield related to brush vigor in asparagus. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 73: 339–44.
ELLISON, J. H., D. F. SCHEER & J. J. WAGNER	1960	Asparagus yield as related to plant vigor, earliness and sex. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 75: 411–5.
FLORY, W. S.	1932	Genetic and cytological investigations on *Asparagus officinalis* L. Genetics, Princeton 17: 432–67.
FRANKEN, A. A.	1961	Some aspects of the male lines. Report International working Group for Asparagus breeding, Third meeting 5–7 Sept. Spangsbjerg, Denmark.
FRANKEN, A. A.	1963	Enkele aspecten van het veredelingswerk bij asperge. Meded. Proefstn. Groenteteelt volle Grond 25.
FRANKEN, A. A. *et al.*	1968	De teelt van asperge. Meded. Proefstn. Groenteteelt volle Grond 40.
FUKASAWA, H.	1962	Biochemical mechanism of pollen abortion and other alterations in cytoplasmic male-sterile wheat. Rep. Kihara Inst. biol. Res. 13: 107–11.
FURUSATO, K. & M. SHIMOTSUMA	1960	A preliminary note on sex expression and cytological observations in induced autopolyploid *Asparagus officinalis* L. Rep. Kihara Inst. biol. Res. 11: 38–42.
GORTER, C. J.	1964	De grondslagen van de werking der synthetische auxinen. Meded. Lab. TuinbPl Teelt. Wageningen 79.
GORTER, C. J.	1965	Vegetative propagation of *Asparagus officinalis* by cuttings. J. hort. Sci. 40: 177–9.
GRANICK, S.	1965	Cytoplasmic unit of inheritance. Am. Nat. 99: 193–9.
GRUN, P., M. AUBERTIN & A. RADLOW	1962	Multiple differentiation of plasmons of diploid species of Solanum. Genetics, Princeton, 47: 1321–33.
GRUN, P. & M. AUBERTIN	1963	Plasmon analysis of species of Solanum. Genetics today. Proc. XI Int. Congr. Genetics, The Hague: 205.
HAIGH, J. C.	1962	The production of all male asparagus. Rep. natn. Veg. Res. Stn. 13: 26–9.
HANNA, G. C.	1942	Correlation studies of asparagus comparing yields of various shorter periods with ten-years yields. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 41: 321–3.
HAYASE, H. & S. KOMOCHI	1954	Sexual differentiation of asparagus utilizing the degree of resistance to the toxic action of potassium chlorate. Res. Bull. Hokkaido natn. agric. Exp. Stn. 66: 85–91.
HERICH, R.	1961	Geschlechtsausprägung und Grösse der Zellkerne sowie der Pollenkörner bei monözischem Hanf verschiedener Formen. Züchter 31: 48–51.
HERMSEN, J. G. TH.	1965	Towards a more efficient utilization of genic male sterility in breeding hybrid barley and wheat. Euphytica 14: 221–4.
HESLOP-HARRISON, J.	1956	Auxin and sexuality in *Cannabis sativa*. Physiologia Pl. 9: 588–97.
HOFFMANN, W.	1952	Die Vererbung der Geschlechtsformen des Hanfes. Züchter 22: 147–58.
HUCHEL, A.	1931	Wieviel Ertrag bringt eine Spargelpflanze? Obst- u. Gemüseb. Sonderheft.

Hulewicz, D.	1964	Studies of the influence of external factors upon sexual modification in monoecious hemp. Roczn. Naukro ln. 88: 193–210.
Huyskes, J. A.	1960	De invloed van de diameter van het zaad op de groei van aspergezaailingen. Meded. Inst. Vered. Tuinb-Gewass. 158.
Huyskes, J. A. & J. Sneep	1960	Spargel. Handbuch der Pflanzenzüchtung. Band VI Bogen 6–10, 35: 131–48.
Ito, P. J. & T. M. Currence	1965	Inbreeding and heterosis in asparagus. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 86: 338–46.
Iizuka, M. & J. Janick	1962	Sex chromosome translocations in *Spinacia oleracea*. Genetics, Princeton, 48: 273–82.
Janick, J. & M. Iizuka	1961	Sex determination in a spinach line containing a heteromorphic sex chromosome. Genetics, Princeton, 46: 873–4.
Janick, J. & E. C. Stevenson	1955	Environmental influences on sex expression in monoecious lines of spinach. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 65: 416–22.
Kappert, H.	1941	Willkürliche Änderungen des Geschlechtsverhältnisses und ihre Ausnutzung in der Pflanzenzüchtung. Umschau 49: 772–5.
Katayama, Y. & S. Shida	1960	The influence of daylength and temperature on the sex-ratio of spinach. Bull. Fac. Agric. Univ. Miyazaki, 6: 114–7.
Kaufmann, F.	1965	Die Faserigkeit von Spargeltrieben in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der Spargelstangen. Arch. Gartenb. 13: 221–33.
Kinoshita, T.	1963	Inheritance and cytology of male sterility in *Beta vulgaris* L. Can. J. Genet. Cytol. 51: 103.
Köhler, D.	1958	Zur Vererbung der Monözie beim Hanf. Z. Vererb-Lehre 89: 437–47.
Köhler, D.	1961	Ein Beitrag zur Physiologie und Genetik der Geschlechtsausprägung von *Cannabis sativa*. Planta 56: 150–73.
Kooistra, E.	1967	Femaleness in breeding glasshouse cucumber. Euphytica 16: 1–17.
Lang, A.	1961	Auxins in Flowering. Handbuch der Pflanzenphysiologie Band XIV: 909–50.
Lange, A. H.	1961	Factors affecting sex changes in the flowers of *Carica papaya* L. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 77: 252–64.
Laskowska, R.	1961	Influence of the age of pollen and stigmas on sex determination in hemp. Nature, Lond. 192: 147–8.
Malhotra, R. C.	1930	The sex ratio in *Asparagus officinalis* L and its artificial modification. J. Genet. 23: 157–72.
Maris, P. J. H. van	1961	Fusskrankheiten bei Spargel. Report International working Group for Asparagus breeding, Third meeting 5–7 Sept. Spangsbjerg, Denmark.
Nigtevegt, G. van	1966	Genetic studies in dioecious Melandrium. 's Gravenhage.
Nitsch, J. P., C. Nitsch & S. Hamon	1968	Réalisation expérimentale de l'androgenèse chez divers Nicotiana. C.r. Séanc. Soc. Biol. 162 (2): 369–72.
Norton, J. B.	1913	Methods used in breeding asparagus for rust resistance. Bull. Bur. Pl. Ind. U.S. Dep. Agric. 263.
Pandey, K. K.	1964	Elements of the S-gene complex. Genet. Res. 5: 397–409.

PANDEY, K. K.	1965	Centric chromosome fragments and pollenpart mutation of the incompatibility gene in Nicotiana alata. Nature, Lond. 206: 792–5.
PEIRCE, L. C. & T. M. CURRENCE	1962	The inheritance of hermaphroditism in *Asparagus officinalis* L. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 80: 368–76.
PORTER, K. B., K. A. LAHR & I. M. ATKINS	1965	Cross-pollination of male-sterile winter wheat (*Triticum aestivum* L.) having *Aegilops caudata* L. and *Aegilops ovata* L. cytoplasm. Crop Sci. 5: 161–3.
RANDALL, T. E. & C. M. RICK	1945	A cytogenetic study of polyembryony in *Asparagus officinalis* L. Am. J. Bot. 32: 560–9.
REIMANN-PHILIPP, R., B. ZILM & H. ERESEN	1959	Cytologische Untersuchungen zur Identifizierung der Geschlechtschromosomen bei *Asparagus officinalis* L. in Verbindung mit der Züchtung rein männlicher Sorten Z. PflZücht. 42: 295–304.
RICK, C. M. & G. C. HANNA	1943	Determination of sex in *Asparagus officinalis* L. Am. J. Bot. 30: 711–4.
ROBBINS, W. W. & H. A. JONES	1925	Secundary sex characters in *Asparagus officinalis* L. Hilgardia 1: 183–201.
ROBBINS, W. W. & H. A. JONES	1926	Sex as a factor in growing asparagus. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 23: 19–23.
ROOSJE, G. S. & G. TOORENAAR	1962	Chemische vruchtdunning met carbaryl. Fruitteelt 1450.
RUEBENBAUER, T.	1962	Die Heterosiserscheinung als Folge der Wechselwirkung zwischen Genom und Plasmon. Züchter 32: 290–5.
SCHONEVELD, J. A.	1967	Arbeidsstudie bij de oogst van asperge. Meded. Proefstn. Groenteteelt volle Grond 37.
SHOJI, T. & T. NAKAMURA	1928	On the dioecism of garden asparagus, *Asparagus officinalis* L. Jap. J. Bot. 4: 125–51.
SMITH, H. H.	1962	Studies on the origin inheritance and mutation of genic-cytoplasmic sterility in Nicotiana. Genetics, Princeton, 47: 985–6.
SNEEP, J.	1951	De betekenis van de andromonoecische planten voor de veredeling van *Asparagus officinalis* L. Meded. Dir. Tuinb. 14: 758–66.
SNEEP, J.	1953	The significance of andromonoecy for the breeding of *Asparagus officinalis* L. Euphytica 2: 89–95.
SNEEP, J.	1953	The significance of andromonoecism for the breeding of *Asparagus officinalis* L. Euphytica 2: 224–8.
SNEEP, J.	1957	De stand van de veredeling bij spinazie. Alkmaar.
SNOPE, A. J. & J. H. ELLISON	1963	Storage of asparagus pollen under various conditions of temperature, humidity and pressure. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 83: 447–52.
STEINER, A. A.	1967	Kloonvorming bij asperges. Jaarverslag Centrum Plantenphysiologisch Onderzoek. Wageningen.
SUGIYAMA, S. & T. SUTO	1964	Studies on the artificial control of sex expression in spinach. Nogyo Gijutsu D. 11: 211–329.
TAKATORI, F. H., T. MURASHIGE & J. I. STILLMAN	1968	Vegetative propagation of asparagus through tissue culture. Hort. Science 3: 20–2.
THÉVENIN, L.	1963	Perspectives sur les futurs traveaux de sélection de l'asperge. J. int. Asperge, Blois 23, 24, 25 mai: 45–9.
THÉVENIN, L.	1967	Les problèmes d'amélioration chez *Asparagus officinalis* L. Annls Amél. Pl. 17: 33–66.
THÉVENIN, L.	1967	Contribution à l'étude de la sexualité et de l'haploidie chez l'asperge cultivée (*Asparagus officinalis* L.). Montpellier.

THÉVENIN, L.	1968	Les problèmes d'amélioration chez *Asparagus officinalis* L. Annls. Amél. Pl. 18: 327–65.
THUESEN, A.	1960	Cytogenetical studies in *Asparagus officinalis* L. Årsskr. K. Vet.-Landbohøjsk. 47–71.
WELLENSIEK, S. J. & H. Jonkers	1957	Effect van selectie van zeer jonge aspergeplanten. Meded. Dir. Tuinb. 20: 506–11.
WESTERGAARD, M.	1958	The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. Adv. Genet. 9: 217–81.
WILMAR, C. & M. HELLENDOORN	1968	Growth and morphogenesis of asparagus cells cultured *in vitro*. Nature, Lond. 217: 269–70.
WRICKE, G.	1968	Untersuchung zur Vererbung des Geschlechts bei *Asparagus officinalis* L. Z. PflZücht. 60: 201–11.
YAMASAKI, M.	1933	Identification of the sexes in dioecious plants by testing the resistance to the toxic action of chlorate. Jap. J. Bot. 6: 459–66.
YEAGER, A. F. & D. H. SCOTT	1938	Studies of mature asparagus plantings with special reference to sex survival and rooting habits. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 36: 513–4.
ZILM, B.	1966	Zytogenetische Untersuchungen an *Asparagus officinalis* L. in ihrer Bedeutung für die Züchtung rein männlicher und polyploider Sorten. Z. PflZücht. 56: 1–26.