

biothema

Biologie van experiment tot theorie

6 Erfelijkheid, voortplanting, differentiatie en groei

Samengesteld door:

DRS. J. E. VAN DER PLUIJM

DRS. A. H. M. TER BRAAK

DRS. P. P. H. HALLMANN

DRS. P. J. W. HOUWEN

J. G. M. MARQUENIE

W. VAN REE

J. A. SCHRAAG

Tekeningen J. G. M. Marquenie



B.V. W. J. THIEME & CIE - ZUTPHEN

Voorwoord

In het kader van de Overgangswet behorende bij de Wet op het Voortgezet Onderwijs (Mammoetwet), werd in 1969 een begin gemaakt met de organisatie van applicatiecursussen voor docenten bij het mavo en lbo. Zo werd voor het vak biologie door de Raadadviseur in Algemene Dienst, Dr. J. B. Drewes, overleg gepleegd met de inspecteur drs. O. P. Mechelinck en met de Biologische Raad van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Hieruit is een samenwerkingsverband ontstaan tussen het Ministerie van Onderwijs en Wetenschappen enerzijds en de Inspectie en de Biologische Raad anderzijds. Dit samenwerkingsverband kreeg vorm in een bijscholingscommissie onder voorzitterschap van Prof. Dr. G. A. van Arkel. Als uitgangspunt voor de vakinhoudelijke vormgeving van de applicatiecursus biologie diende de Programmabasis van de Biologische Raad. Onder de stuwende leiding van de toenmalige secretaris van de Biologische Raad, drs. G. P. Hekstra, kreeg het programma van de applicatiecursus biologie gestalte; hij werd bijgestaan door drs. F. D. Keuchenius, drs. F. J. van Oostrum, drs. H. J. Saaltink en door de coördinatoren drs. A. H. M. ter Braak, drs. N. A. van der Cingel, drs. J. E. van der Pluijm en drs. A. K. F. Schermer. Er werden cursusleiders aangetrokken en in september 1969 startte op 19 plaatsen in Nederland een applicatiecursus biologie. De samenstelling van de groep van coördinatoren heeft daarna herhaaldelijk wijzigingen ondergaan. Zo legden in 1970 drs. N. A. van der Cingel en drs. A. K. F. Schermer hun functie als coördinator neer en werden adviseur. Van januari tot augustus 1971 is Dr. J. P. D. W. Payens als coördinator opgetreden. Van augustus 1971 tot augustus 1972 maakte drs. F. J. van Oostrum deel uit van het team van coördinatoren. Met de definitieve vormgeving van het cursusmateriaal werd in augustus 1971 begonnen. Het toen werkzame team van coördinatoren heeft daarbij dankbaar gebruik kunnen maken van de opzet door de werkers van het eerste uur en de voortdurende inbreng van de cursusleiders en de cursisten. Toen bleek dat de cursusteksten van de biologiecursus voor mavo en lbo docenten in hun definitieve vorm op grote schaal ook werden gebruikt in de bovenbouw van vwo, havo en mavo, werd uitgave van de teksten overwogen. De coördinatoren van de biologiecursus die de definitieve vorm tot stand hebben gebracht, hebben toen als auteursteam de door hen geschreven cursusteksten omgevormd tot wat thans BIOTHEMA heet. De auteurs zijn dank verschuldigd aan de werkers van het eerste uur en aan de vroegere coördinatoren. Zij spreken de hoop uit dat BIOTHEMA de thematische benadering van de biologie in het voortgezet onderwijs zal bevorderen en de plaats die het praktikum daarbij inneemt zal vergroten. De auteurs houden zich voor op- of aanmerkingen aanbevelen.

Groenlo, januari 1977

Copyright: B. V. W. J. Thieme & Cie – Zutphen

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotocopie, microfilm of op welke wijze ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

ISBN 9003 40110 1

Inhoudsopgave

	voorwoord	2
	inleiding	5
E-1	de celdeling: mitose en meiose	7
E-2	methode voor het maken van een squash-preparaat van een worteltop om de mitose te bestuderen	27
E-3	bloemenpracticum	29
E-4	hygroscopische bewegingen van de wanden van droge vruchten	34
E-5	de ontwikkeling van voortplantingsorganen en van gameten bij bedektzadigen	36
E-6	vrucht en zaad	43
E-7	pollenkieming - ontwikkeling van de pollenbuis	47
E-8	het inzetten van varenprothallia	48
E-9	embryonale ontwikkeling van de plant	50
E-10	bladstekken bij Begonia	50
E-11	de differentiatie bij Sphagnum	51
E-12	de larvale ontwikkeling van het Pekelkreeftje (<i>Artemia salina</i>)	53
E-13	de larvale ontwikkeling bij insecten	55
E-14	embryologie van de kip	59
E-15	de groei bij mensen	73
E-16	groeistoffen en remstoffen	73
E-17	bepaling van de groeizone in een wortel	78
E-18	de invloed van auxine op de lengtegroei	79
E-19	de invloed van groeistoffen op de beworteling van plantenstekken	81
E-20	in de natuur voorkomende stoffen die het kiemen van zaden remmen	81
E-21	groeiregulatie van cotylen van radijs onder invloed van benzyladenine	83
E-22	het antagonisme van groei- en remstoffen bij eendekroos	84
E-23	de hoeveelheid water nodig voor de kieming van zaden	85
E-24	de invloed van de zuurstof op de kieming van zaden	86
E-25	de invloed van de temperatuur op de kieming van zaden	87
E-26	de invloed van de hoeveelheid licht op de groei van de kiemplanten	87
E-27	fototropie	91
E-28	eenvoudige erfelijkheidsleer of genetica	93
E-29	handleiding voor het Drosophila-practicum	96
E-30	kruisingen en uitsplitsingen van Drosophila's	103
E-31	uitsplitsingen bij F ₂ zaailingen van de tomaat	113
E-32	statistische analyse van de resultaten van kruisingsproeven	117
E-33	modificaties	120
E-34	het inzetten van een populatiekooi	121
E-35	genetica van de mens: 'tongrollen'	125
E-36	inleiding stamboomonderzoek bij de mens	127
E-37	genetica bij de mens: chromosomen; karyotype en het maken van een karyogram van de mens	128

E-38	het vervaardigen van modellen ter illustratie van processen en verschijnselen in de erfelijkheidsleer	135
E-39	vraagstukken erfelijkheidsleer	138
E-40	soort, populatie en evolutie	139
E-41	begrippenlijst	151

Inleiding

Planten en dieren zijn opgebouwd uit cellen, die in vorm en functie van elkaar kunnen verschillen. Die opbouw uit cellen ontstaat tijdens de groei als gevolg van een proces waarbij het aantal cellen toeneemt (mitose). Het zijn vooral snel groeiende plantedelen, bijvoorbeeld worteltoppen, waaraan dit proces kan worden waargenomen.

Daarbij kunnen tevens de dragers van de erfelijke eigenschappen, de chromosomen, worden bestudeerd.

Sommige cellen, de voortplantingscellen, hebben de speciale functie zorg te dragen voor de reproductie van plant en dier. Deze voortplantingscellen ontstaan door een speciaal delingsproces: de reductiedeling of meiose.

Naast de geslachtelijke voortplanting, door middel van speciale voortplantingscellen, zal in dit deel de ongeslachtelijke voortplanting, die bij de meeste planten en bij enkele diergroepen voorkomt, aan de orde komen. Ook aan de vermeerdering van cellen bij de groei en het ontstaan van verschillende celtypen zal aandacht worden geschonken.

Met name komen onderwerpen aan de orde als:

- de bouw en functie van voortplantingsorganen en gameten
- de groei van planten en van de mens
- de exogene en endogene factoren die van invloed zijn op de groei
- de beïnvloeding van het groeiproces door de mens
- het ontstaan en het kiemen van zaden
- factoren van invloed op de kieming
- embryologie bij planten, insecten en gewervelde dieren
- het ontstaan van verschillende celtypen uit een zygote (differentiatie).

Als men overeenkomsten en verschillen tussen soortgenoten van één generatie onderling en tussen ouders en nakomelingen wil bestuderen kan men dit slechts doen door op karakteristieke eigenschappen te letten.

Met de vraag: 'Hoe ontstaan overeenkomsten en verschillen?' bedoelt men in feite:

'Hoe erven karakteristieke eigenschappen van een organisme op de nakomelingen over?'

Met deze vraag komt men terecht in de genetica, de leer van de overerving van eigenschappen. Aan de hand van kruisingsproeven bij planten en dieren en onderzoek van de cel (cytogenetica) worden de grondbeginselen van de erfelijkheidsleer bestudeerd. Daarbij zal worden waargenomen hoe de aanleg, die in de chromosomen is vastgelegd, invloed heeft op het ontstaan van de reeds genoemde eigenschappen.

Deze aanleg is in de chromosomen gecodeerd aanwezig in de vorm van bepaalde chemische structuren (DNA). Is de kern met zijn chromosomen echter alleen verantwoordelijk voor het tot stand komen van die eigenschappen? Heeft het milieu ook invloed op het tot stand komen van de uiteindelijke verschijningsvorm?

Het antwoord op de laatste vraag kan gedeeltelijk gegeven worden na een eenvoudige meting, bijvoorbeeld door bepaling van het gewicht van iedere aardappel die aan één plant voorkomt of bepaling van de lengte van een aantal naalden of bladeren van één boom. Buiten de macroscopische en microscopische onderzoeken in de genetica kan men zich afvragen welke biochemische processen verantwoordelijk zijn voor de overdracht van erfelijke eigenschappen.

Er zal een eindanalyse plaats vinden van de inhoud van een populatiekooi; de populatie-genetica kan dienen als ingang tot een discussie over de evolutie.

E-1 De celdeling: mitose en meiose

I. Inleiding

In de kern van iedere cel bevinden zich chromosomen; dat zijn draadvormige structuren die tijdens de deling door kleuring zichtbaar gemaakt kunnen worden. In 1902 ontdekten Sutton (USA) en Boveri (Duitsland) dat het gedrag van de chromosomen, zoals men dat onder de microscoop kan waarnemen, overeenkomt met wat men van genen moet verwachten op grond van onder andere door Mendel verkregen resultaten bij kruisingsproeven. Hierdoor zijn cytologie (celleer) en genetica (erfelijkheidsleer) in nauw contact met elkaar gekomen. Uit cytogenetisch onderzoek is komen vast te staan dat in de celkernen meestal paren chromosomen voorkomen. Zo'n paar is samengesteld uit één chromosoom dat van de vrouwelijke ouder, en één chromosoom dat van de mannelijke ouder afkomstig is. Men noemt zo'n paar *homologe chromosomen*. De kern bevat dus twee sets chromosomen. Per set zijn de chromosomen onderling verschillend. Het aantal, verschillende chromosomen duidt men aan met 'n' (*haploïed*).

Het volledige aantal chromosomen is dan $2n$ (*diploïed*). Enkele voorbeelden:

Homo sapiens (mens)	: 46 (n = 23)
Equus caballus (paard)	: 66 (n = 33)
Bos taurus (rund)	: 60 (n = 30)
Carassius auratus (goudvis)	: 94 (n = 47)
Helianthus annuus (zonnebloem)	: 34 (n = 17)
Solanum lycopersicum (tomaat)	: 24 (n = 12)
Oryza sativa (rijst)	: 24 (n = 12)
Drosophila melanogaster (fruitvliegje)	: 8 (n = 4)

Vaak is de chromosomenuitrusting van de beide geslachten niet helemaal gelijk, maar onderscheiden zij zich in één chromosomenpaar: de geslachtschromosomen of *heterosomen*. Die ongelijkheid komt tot stand omdat van het paar geslachtschromosomen de beide leden hetzij ongelijk zijn, hetzij slechts een vertegenwoordiger aanwezig is. Indien ze ongelijk zijn komt er naast het X-chromosoom een anders gevormde, meestal kleinere partner voor: het zogenaamde Y-chromosoom. De overige chromosomen worden aangeduid met de term *autosomen* (dus de niet-geslachtschromosomen).

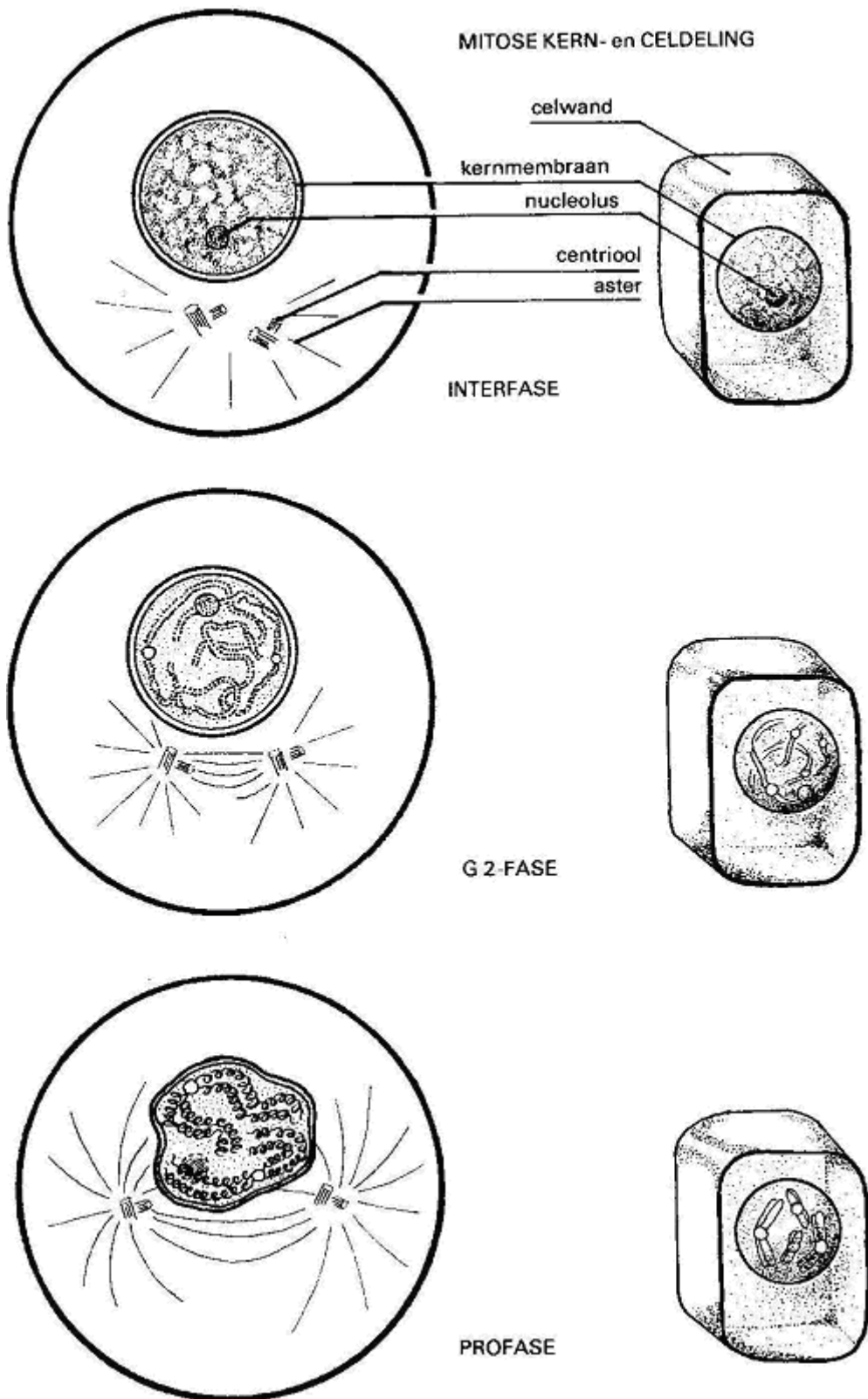
II. De mitose of gewone deling

Aan elke celdeling gaat een kerndeling vooraf. In de kern liggen de chromosomen. Omdat de chromosomen de dragers van de erfelijke aanleg zijn, is het erg belangrijk te weten wat er met die chromosomen gebeurt als de cel gaat delen. Tijdens de deling zijn de chromosomen na kleuring zichtbaar. Hierdoor is het mogelijk op grond van de vorm en de ligging van de chromosomen binnen de cel in de mitose bepaalde fasen te onderscheiden.

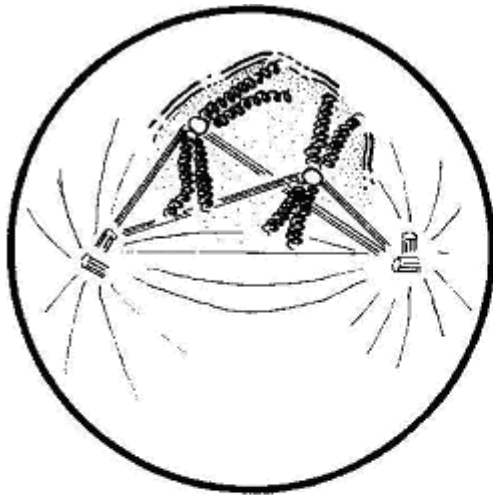
N.B. In de figuren 1, 2 en 3 is in de links getekende dierlijke cellen steeds 1 paar chromosomen aangegeven terwijl in de rechts getekende plantencellen 2 paar chromosomen voorkomen. Bij het vergelijken van de afbeeldingen dient hier steeds op te worden gelet.

a. Interfase (figuur 1 en 4)

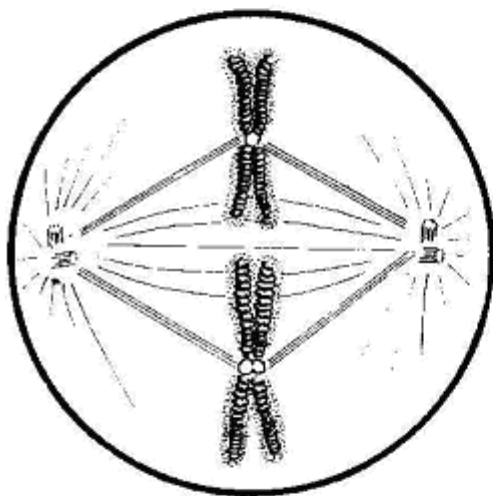
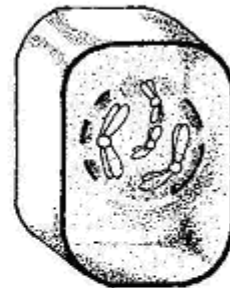
De periode tussen twee op elkaar volgende mitosen wordt interfase genoemd. Soms wordt deze periode ten onrechte als rustfase aangeduid, maar juist tijdens



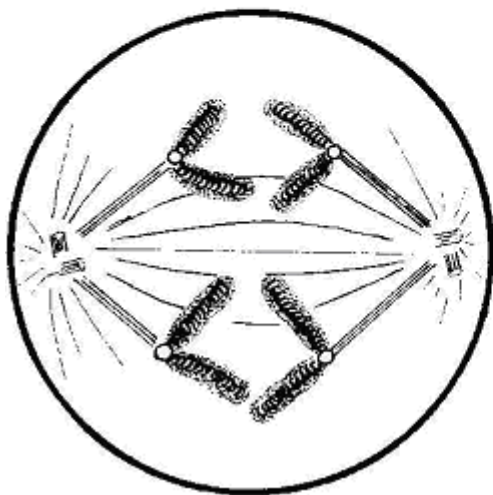
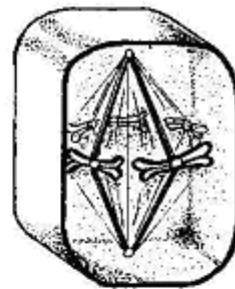
Figuur 1. De mitose of gewone kerndeling. Het ontstaan van de chromosomen in de profase via een verdubbeling van het DNA in de G-2 fase. In de ruimtelijke voorstelling (rechts) zijn tweemaal zoveel chromosomen getekend.



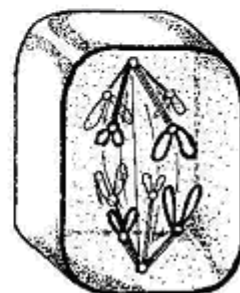
PROMETAFASE



METAFASE



ANAFASE



Figuur 2. De mitose of gewone kerndeling. de chromosomen komen in het equatoriaal vlak van de kernspoel te liggen en gaan in de anafase uit elkaar.

de interfase zijn de chromosomen druk bezig met het regelen van de gebeurtenissen in de cel. De chromosomen zijn tijdens de interfase heel lang en dun, zó dun, dat ze ook na kleuring niet microscopisch zichtbaar zijn. In de kern zijn slechts een of meer vlekjes, de kernlichaampjes of nucleoli, te zien in een overigens diffuus gekleurde achtergrond. Omdat de chromosomen niet direct herkenbaar zijn spreken we hier over chromatine-massa.

b. G 2 fase (figuur 1 en 4)

Het einde van de interfase noemt men de G 2 fase; het is een voorbereiding op de mitose. De chromosomen hebben zich verdubbeld en bestaan nu al uit twee chromatiden, die echter met de lichtmicroscop nog niet waarneembaar zijn.

c. Profase (figuur 1 en 4)

Tijdens de profase is de kernmembraan nog aanwezig. De chromosomen worden door spiralisering korter en dikker en daardoor na kleuring microscopisch zichtbaar. De twee chromatiden, waaruit ieder chromosoom bestaat, zijn nu waarneembaar.

Deze chromatiden liggen keurig parallel (door middel van een proces van aantrekking) en zijn via het centromeer met elkaar verbonden. De chromatiden zijn niet overal even sterk kleurbaar.

De sterker kleurende delen worden *chromomeren* genoemd.

Bij dierlijke cellen liggen buiten de kern de centriolen, die tijdens de profase uit elkaar gaan en uiteindelijk aan twee tegenover elkaar liggende polen van de cel terechtkomen.

Bij de meeste plantencellen zijn er geen centriolen.

d. Prometafase (figuur 2 en 4)

Tijdens de prometafase verdwijnt de kernmembraan en er blijken draden te lopen van de centriolen naar de centromeren en van de centriolen naar elkaar: de *kernspoel*. Tijdens de prometafase verdwijnen de kernlichaampjes (nucleoli). De chromatiden beginnen vanaf de uiteinden van de chromosomen elkaar los te laten (proces van afstoting).

e. Metafase (figuur 2 en 5)

De centromeren van de chromosomen rangschikken zich in het equatorvlak tussen de twee polen. De chromosomen zijn door verdere spiraliseratie erg kort en dik geworden. Dit stadium is zeer geschikt om het aantal chromosomen te tellen. De homologe chromosomen blijken tijdens de metafase van de mitose niet bij elkaar in de buurt te liggen, maar willekeurig over het equatorvlak verspreid. (Karakteristiek voor de mitose, zie E-37 en figuur 61).

f. Anafase (figuur 2 en 5)

De chromatiden van ieder chromosoom schuiven naar tegenoverliggende polen, omdat de centromeren middendoor gedeeld worden. Nu de chromatiden niet meer met elkaar verbonden zijn, worden ze (dochter-)chromosomen genoemd.

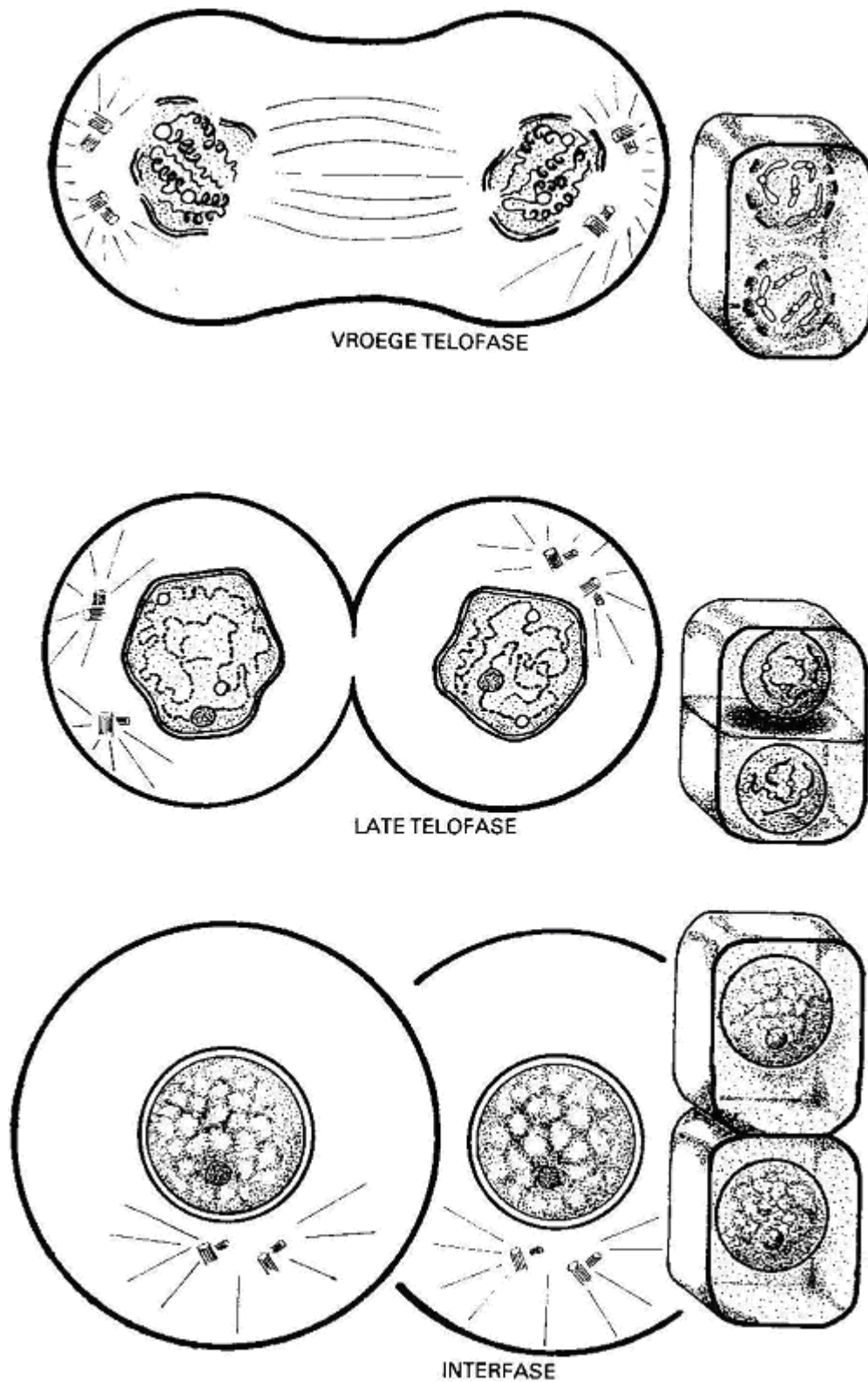
In plaats van één groep van bijvoorbeeld 8 chromosomen ontstaan nu dus twee groepen van ieder 8 dochterchromosomen (de oorspronkelijke chromatiden}).

g. Telofase (figuur 3 en 5)

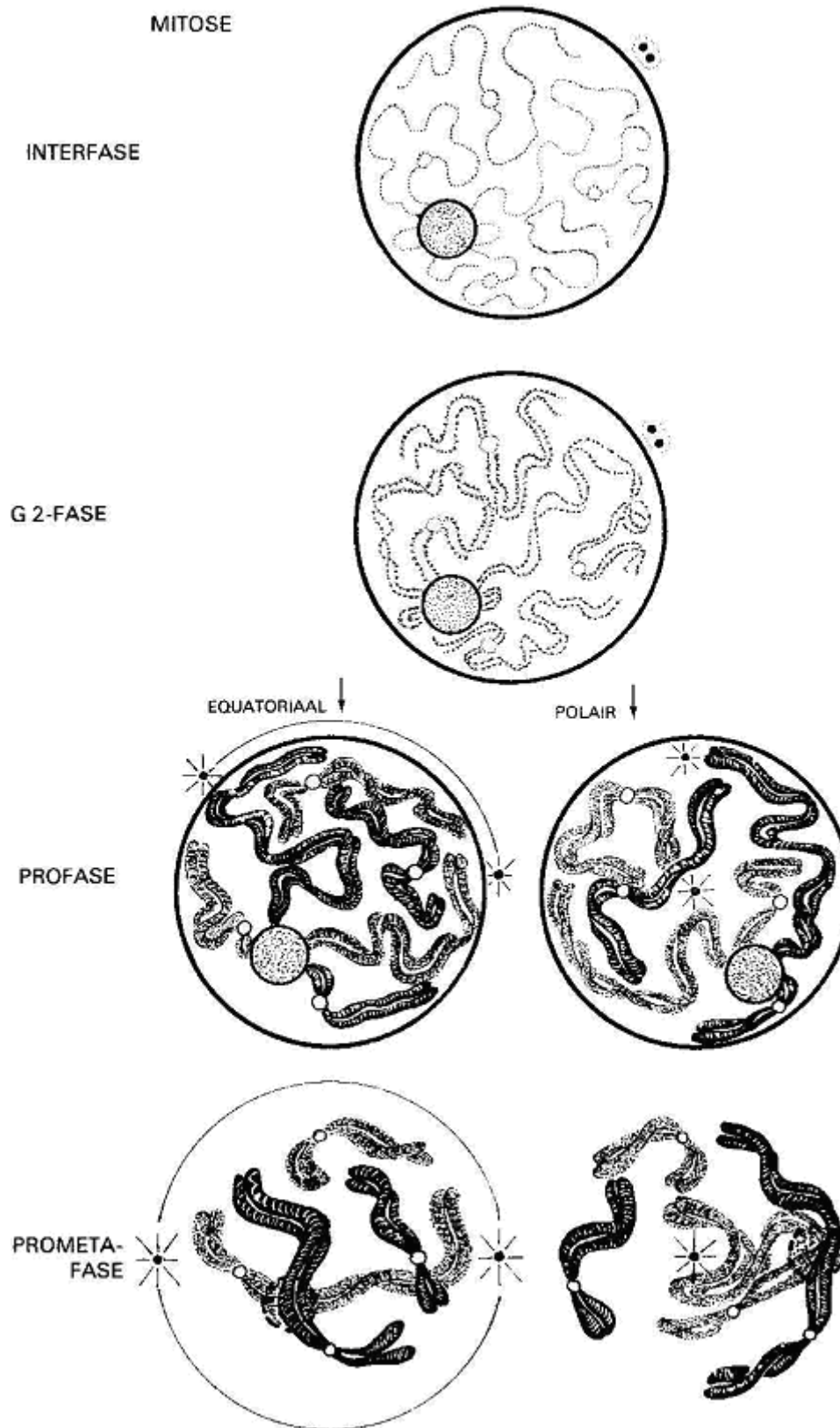
Om de groepjes dochterchromosomen heen ontstaan nu nieuwe kernmembranen.

Ieder centriool heeft een nieuw centriool gevormd, dat ruimtelijk zo georiënteerd is dat het een rechte hoek met het oorspronkelijke centriool vormt (alleen bij dierlijke cellen).

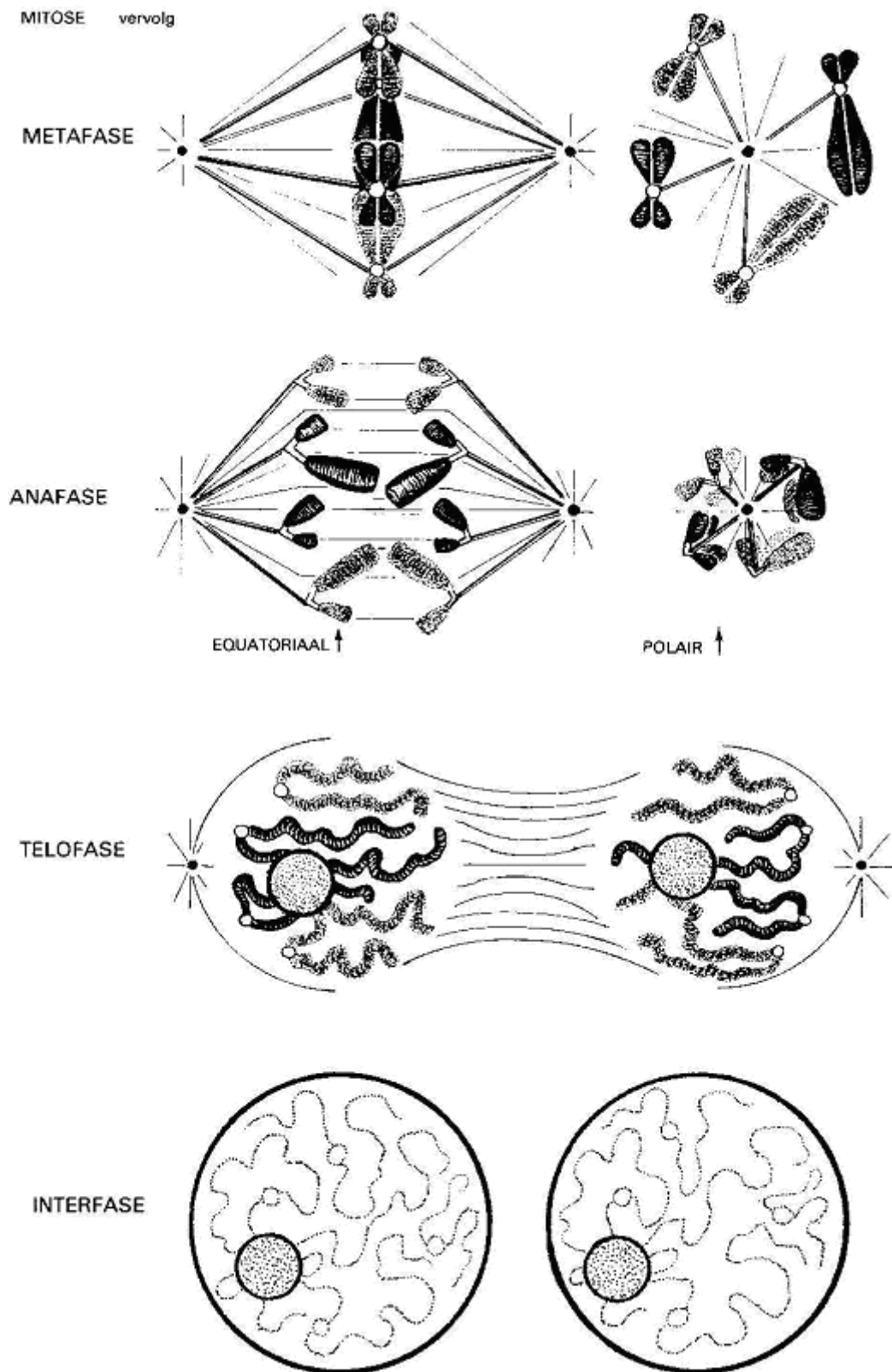
Het cytoplasma wordt door een celmembraan in tweeën gedeeld. Bij een plantencel ontstaat deze scheiding vanuit het midden van het equatorvlak. Bij dierlijke cellen wordt het cytoplasma door insnoering in tweeën gedeeld. De dochter-



Figuur 3. De mitose of gewone kerndeling. De chromosomen worden omgeven door een kernwand en er volgt een celdeling. De twee nieuw ontstane cellen zijn identiek aan de oorspronkelijke cel.



Figuur 4. De mitose of gewone kerndeling.
Weergegeven zijn uitsluitend de processen in de kern tijdens de kerndeling



Figuur 5. De mitose of gewone kerndeling.
Weergegeven zijn uitsluitend de processen in de kern tijdens de kerndeling

chromosomen despiraliseren en worden weer langer en dunner, waardoor ze microscopisch niet meer zichtbaar zijn. In de late telofase verschijnen de nucleoli weer.

h. Interfase (figuur 3 en 5)

Tijdens de interfase verdubbelt ieder dochterchromosoom zijn chromatide, zodat bij het begin van de volgende mitose ieder chromosoom weer uit twee chromatiden, die precies dezelfde bouw en samenstelling hebben, blijkt te bestaan. Ze zitten in het centromeer aan elkaar vast. Dit vormingsproces is niet microscopisch waar te nemen, omdat de dochterchromosomen tijdens de interfase zeer ver gedespiraliseerd en dus weinig compact zijn om goed gekleurd te worden.

N.B. Ter verduidelijking is in figuur 4 en 5 de mitose nogmaals in afbeeldingen weergegeven, maar dan uitsluitend voor wat het proces van de kerndeling betreft.

De vorming van de chemische verbindingen waaruit de chromosomen bestaan, met name de synthese van het desoxyribonucleïnezuur (**desoxyribonucleic acid** = DNA) kan men niet direct met de microscoop volgen. Wel heeft men met gespecialiseerde methoden van onderzoek kunnen vaststellen dat de interfase kan worden verdeeld in drie fasen:

1. De G 1 fase (G = gap). De chromosomen bestaan nog niet uit twee chromatiden; ze zijn nog hetzelfde als ze uit de voorafgaande mitose gekomen zijn.
2. De S fase (S = synthesis). DNA wordt gesynthetiseerd en ieder dochterchromosoom vormt er een identiek chromatide bij, dat in het centromeer aan het oorspronkelijke chromatide vast zit.
3. De G 2 fase. De chromosomen bestaan weer uit twee chromatiden. De cel bereidt zich voor op de volgende mitose.

Dus: tijdens de S fase wordt in de kern de hoeveelheid DNA verdubbeld. Tijdens de anafase wordt deze dubbele hoeveelheid over de twee dochtercellen verdeeld.

Door dit mechanisme krijgt iedere dochtercel zowel kwantitatief als kwalitatief dezelfde hoeveelheid DNA en dus dezelfde erfelijke aanleg. Tijdens de interfase vormen de dochtercellen nieuw cytoplasma met de daarin liggende organellen. Zowel de plastiden als de mitochondriën kunnen ontstaan uit kleine blaasjes die door de kernmembraan afgesnoerd worden. Of de plastiden zich ontwikkelen tot leukoplasten of chloroplasten is onder andere afhankelijk van de belichting. Mitochondriën kunnen ook ontstaan door deling van andere mitochondriën. Ook de chloroplasten kunnen zich door deling vermeerderen. Het endoplasmatisch reticulum ontstaat uit de kernmembraan. Het Golgi-apparaat (dictyosoom) vermeerdert zich hoogstwaarschijnlijk door deling. (Zie ook Biothema 1, pag. 62 e.v.)

III. De meiose of reductiedeling

Bij de vorming van gameten (voortplantingscellen, geslachtscellen) vindt een bijzondere deling, de zogenaamde meiose plaats. Bij de mens onder invloed van hormonen in de puberteit; bij hogere planten (Angiospermen) na inductie van de bloei.

Het resultaat van de mitose is dat de dochtercellen uiteindelijk hetzelfde aantal chromosomen en dezelfde erfelijke aanleg krijgen als de oorspronkelijke cel.

Bij de meiose krijgen de cellen het halve aantal chromosomen en krijgt ieder een andere erfelijke aanleg. Het aantal $2n$ (diploïed) wordt gereduceerd tot n (haploïed).

De meiose bestaat uit twee op elkaar volgende delingen: de **meiose I** en de **meiose II**. (N.B. In veel boeken wordt de reductiedeling vereenvoudigd tot één deling, waarop dan een min of meer erbij behorende mitose zou volgen. Deze vereenvoudiging leidt tot moeilijkheden bij het verklaren van kruisingen als er crossing-over opgetreden is.)

A. Meiose I

a. G 2 fase (figuur 6)

De microscopische niet waarneembare voorbereiding van de meiose; het einde van de interfase.

b. Profase I (figuur 6)

De profase I wordt in de meiose I onderverdeeld in een aantal stadia:

1. *Leptoteen*

Dit is het vroegste stadium waarin de chromosomen na kleuring weer als draadjes zichtbaar zijn.

2. *Zygoteen*

De homologe chromosomen gaan tegen elkaar aan liggen. Er liggen nu dus vier chromatiden naast elkaar, van iedere chromosoom twee. Een dergelijk bij elkaar liggend tweetal chromosomen wordt een *bivalent* genoemd.

De centriolen gaan uit elkaar.

3. *Pachyteen*

De naast elkaar liggende homologe chromosomen (de bivalenten) worden korter en dikker. De nucleolus verdwijnt.

4. *Diploteen*

Op bepaalde plaatsen gaan de bivalenten iets uit elkaar. Op andere plaatsen lijken ze aan elkaar vast te zitten of over elkaar heen te liggen: men noemt die plaatsen chiasmata. Als er crossing-over (overkruising) optreedt dan gebeurt dit in dit stadium. Crossing-over is het uitwisselen van stukken chromatiden tussen de twee homologe chromosomen, waardoor er een uitwisseling plaats heeft van de erfelijke aanleg die van de ene ouder afkomstig is tegen de erfelijke aanleg die van de andere ouder afkomstig is. De twee chromatiden die dan in één centromeer aan elkaar vastzitten zijn dan niet meer identiek.

5. *Diakinese*

De bivalenten worden nog korter en dikker. De centromeren lijken elkaar af te stoten, de homologe chromosomen blijven bij de chiasmata met elkaar verbonden.

Op het eind van de diakinese verdwijnt de kernmembraan en ontstaat de kernspoel.

Tijdens de profase I zijn de centriolen naar de polen gegaan.

c. Metafase I (figuur 7)

De centromeren van de bivalenten liggen aan weerszijden van het equatorvlak.

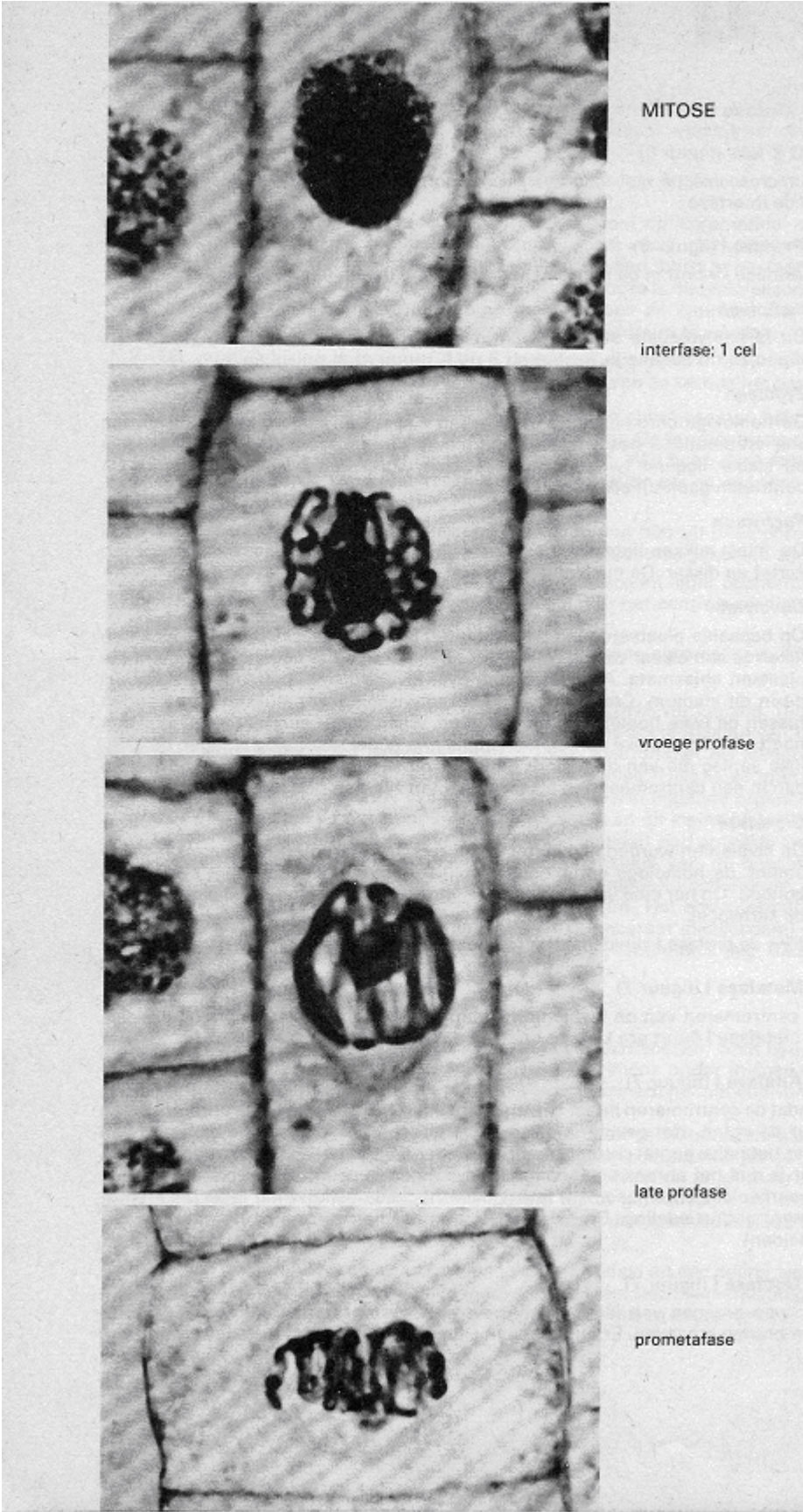
De metafase I duurt erg kort, ze gaat bijna meteen over in de anafase I.

d. Anafase I (figuur 7)

Omdat de centromeren intact blijven gaan tijdens de anafase I hele chromosomen naar de polen. Het gevolg is dat er twee groepen chromosomen ontstaan van ieder het halve aantal chromosomen, die ieder nog uit twee chromatiden bestaan. Hier is dus het chromosomenaantal per cel gereduceerd. Een diploide cel (met bijvoorbeeld 6 chromosomen) levert twee haploide cellen (met ieder 3 chromosomen): reductiedeling. De homologe chromosomen zijn nu dus van elkaar gescheiden!

e. Telofase I (figuur 7)

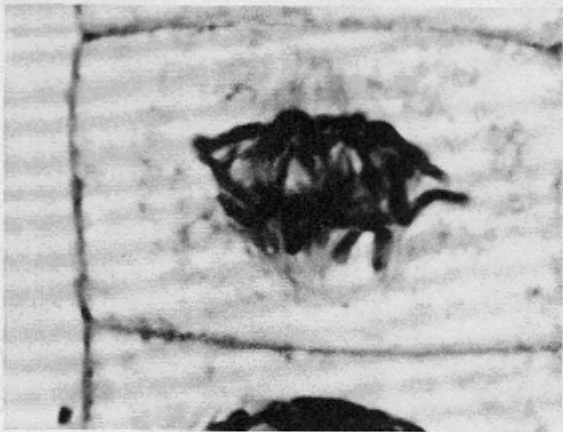
De twee groepen van ieder het halve aantal chromosomen worden door kernmembranen omgeven. Er ontstaat een celmembraan. Soms heeft de vorming van





MITOSE

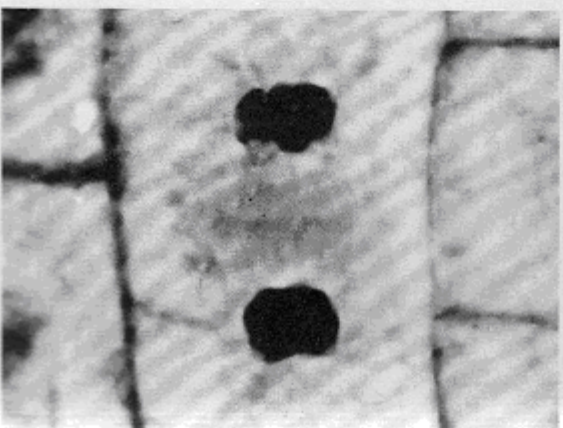
metafase



vroege anafase

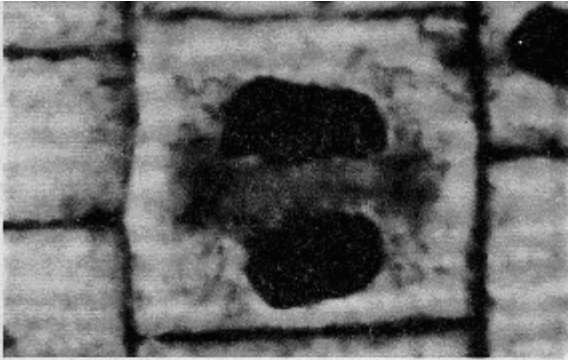


late anafase

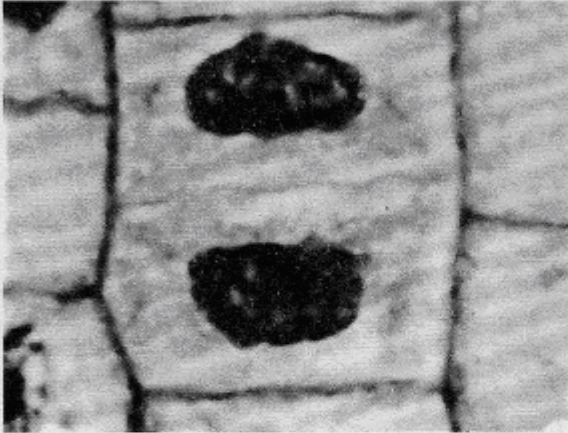


vroege telofase

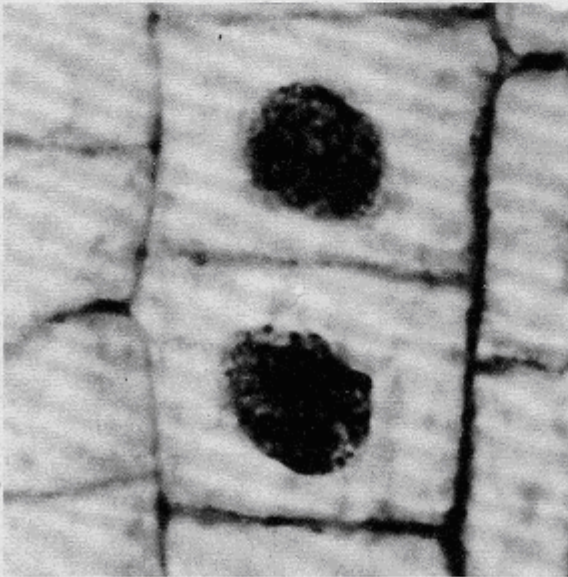
MITOSE



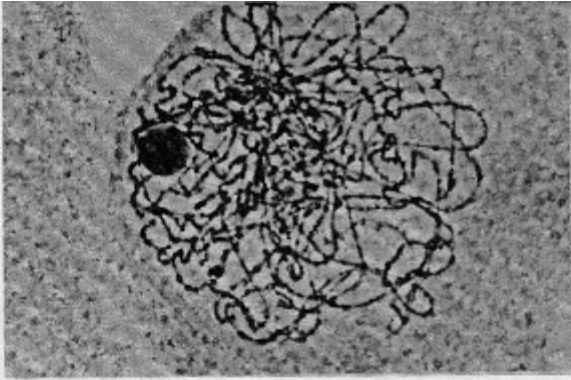
late telofase



interfase

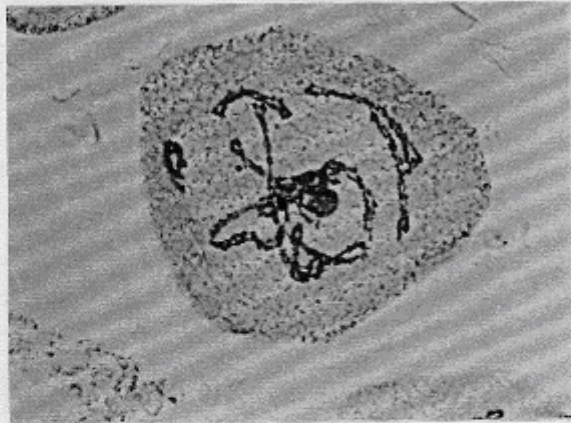


interfase: 2 cellen

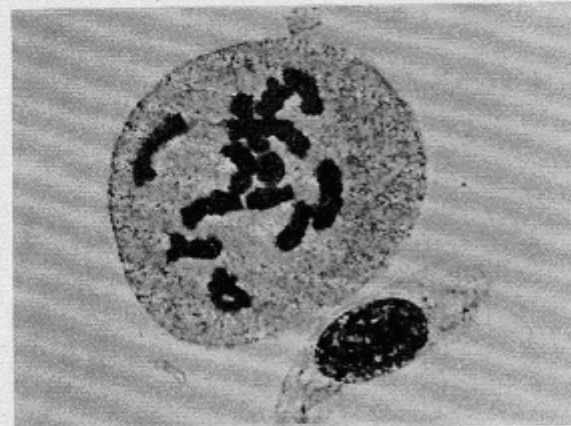


MEIOSE I

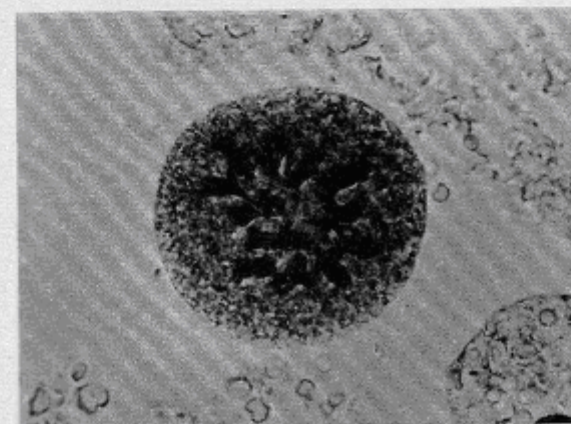
pachyteen



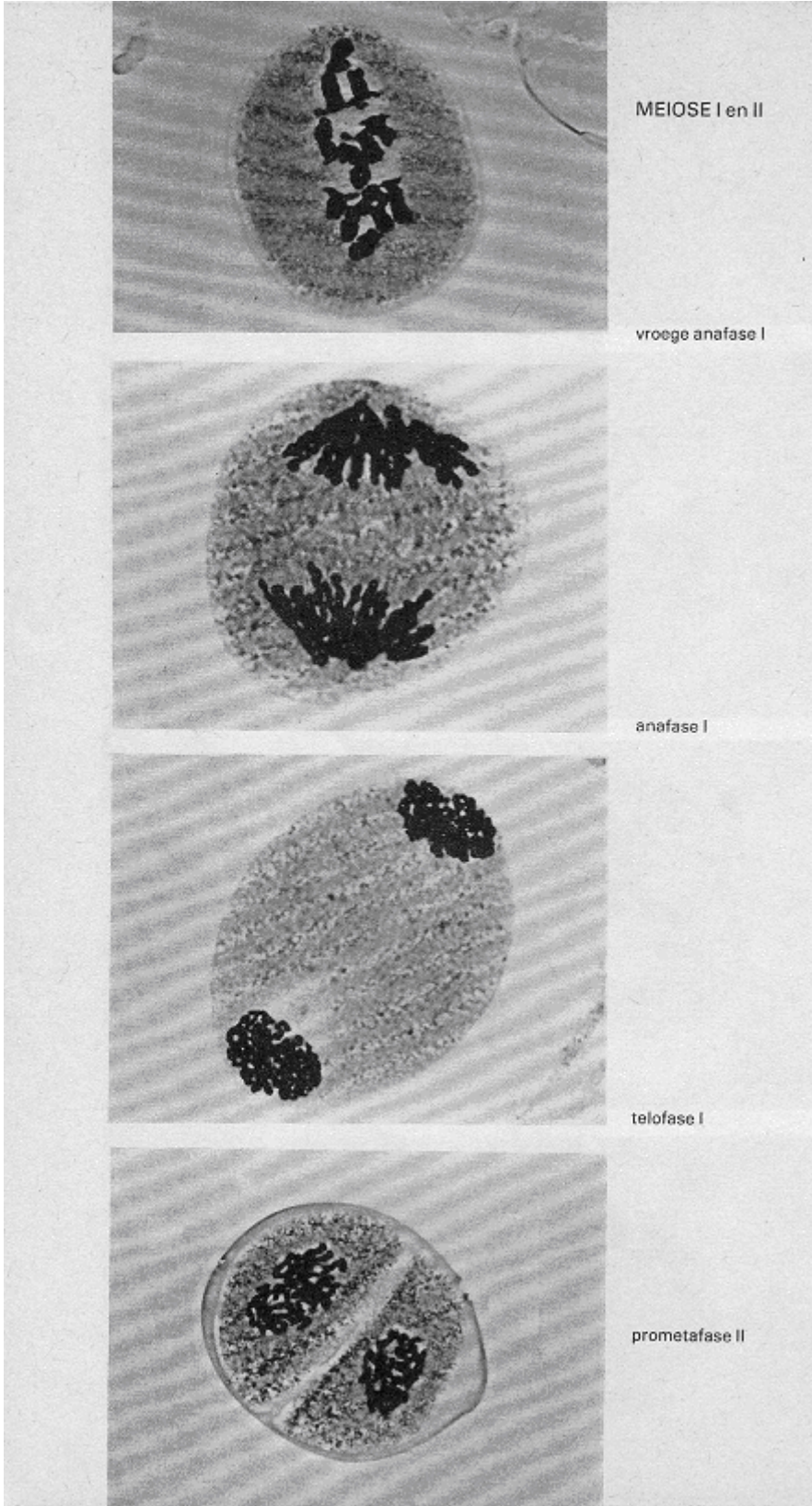
diploten

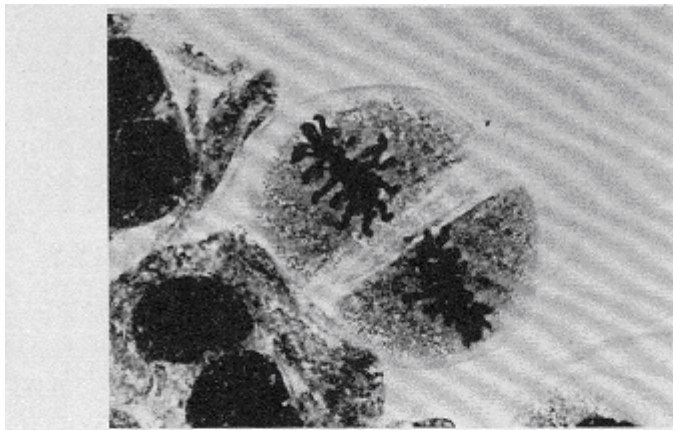


diakinese



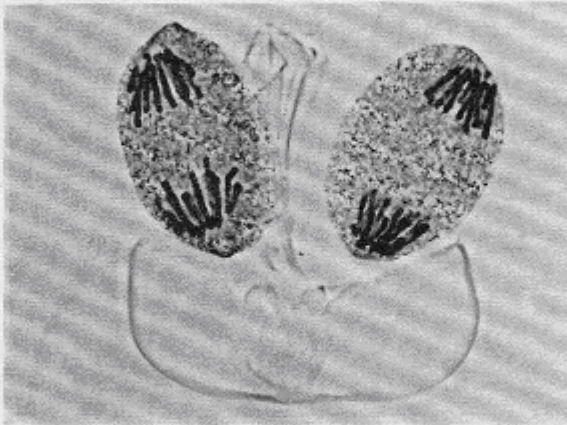
metafase I



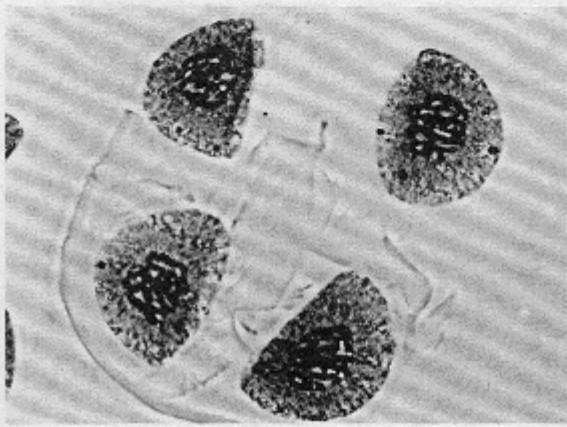


MEIOSE II

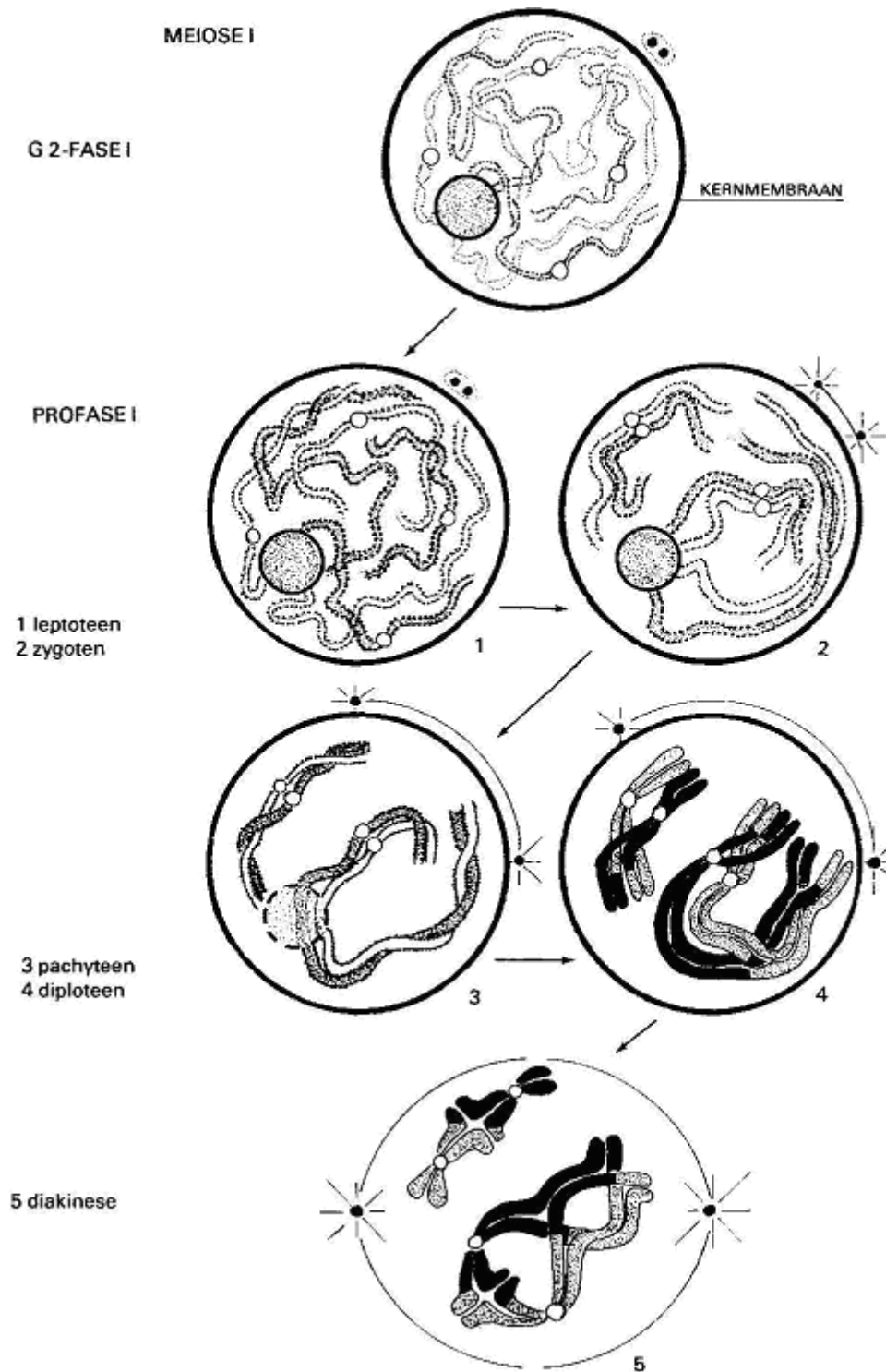
metafase II



anafase II



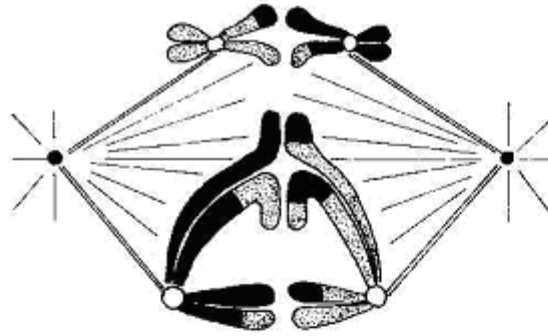
interfase (tetrade)



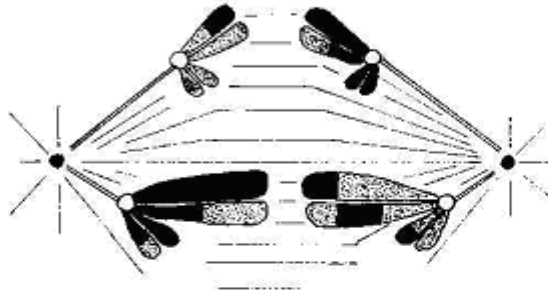
Figuur 6. Reductiedeling: Meiose I. De processen in de kern zijn weergegeven. In het diploten (4) treedt crossing-over op.

MEIOSE I vervolg

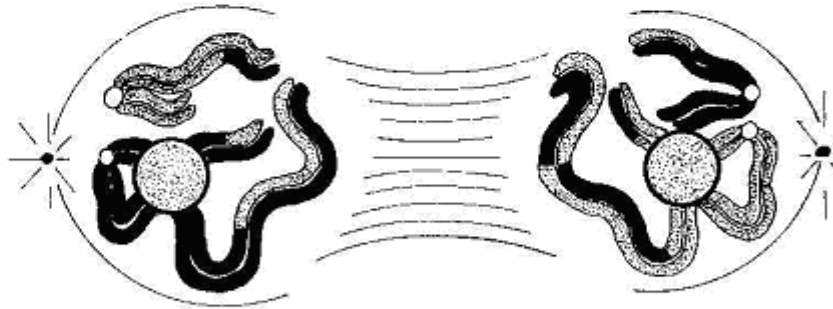
METAFASE I



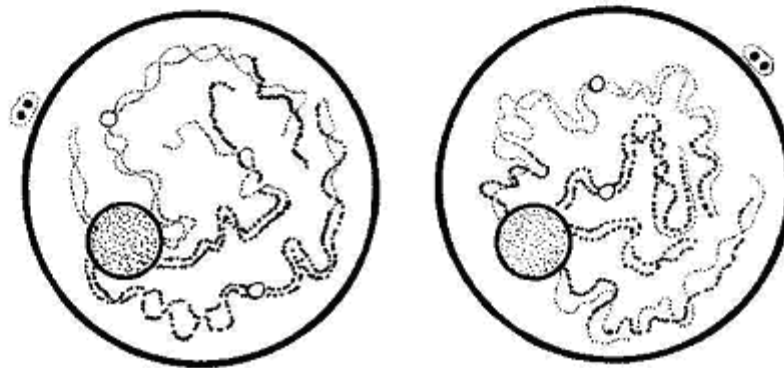
ANAFASE I



TELOFASE I



INTERKINESE



Figuur 7. Reductiedeling: Meiose I. Het aantal chromosomen is gehalveerd: het halve aantal chromosomen komt bij de interkinese bij de kern.

een celmembraan pas na de meiose II plaats; in dat geval deelt de oorspronkelijke cel zich na de meiose II in vier nieuwe cellen. De centriolen verdubbelen zichzelf.

f. Interkinese (figuur 7)

Dit stadium wijkt af van de interfase tussen twee mitotische delingen, omdat er geen DNA-synthese plaats vindt. Dat is ook niet nodig, omdat ieder chromosoom nog uit twee chromatiden bestaat. In veel gevallen ontbreekt dit stadium en gaat de vroege telofase I nauwelijks merkbaar over in de prometafase II.

B. Meiose II

Deze deling is geen gewone mitose, omdat de chromatiden van ieder chromosoom door crossing-over niet meer identiek behoeven te zijn. De door meiose II gevormde cellen zullen dan ook niet dezelfde erfelijke aanleg hebben. De naamgeving van de verschillende stadia is wel gelijk aan de naamgeving in de mitose. Ter onderscheiding wordt aan de namen een 'II' toegevoegd, dus: profase II, metafase II, anafase II en telofase II.

g. Profase II (figuur 8)

De chromosomen worden door spiralisering weer korter en dikker. Ze zijn vaak in de interkinese niet zo lang en dun geworden als in de interfase het geval is. De centriolen gaan naar de polen. De kernspoel ontstaat.

h. Prometafase II (figuur 8)

De chromosomen verkorten zich verder. De kernmembraan verdwijnt. De nucleoli verdwijnen.

i. Metafase II (figuur 8)

De centromeren van de chromosomen liggen in het equatorvlak. Er liggen slechts n chromosomen.

k. Anafase II (figuur 9)

De centromeren worden gedeeld en uit elkaar getrokken en de dochterchromosomen gaan naar de polen.

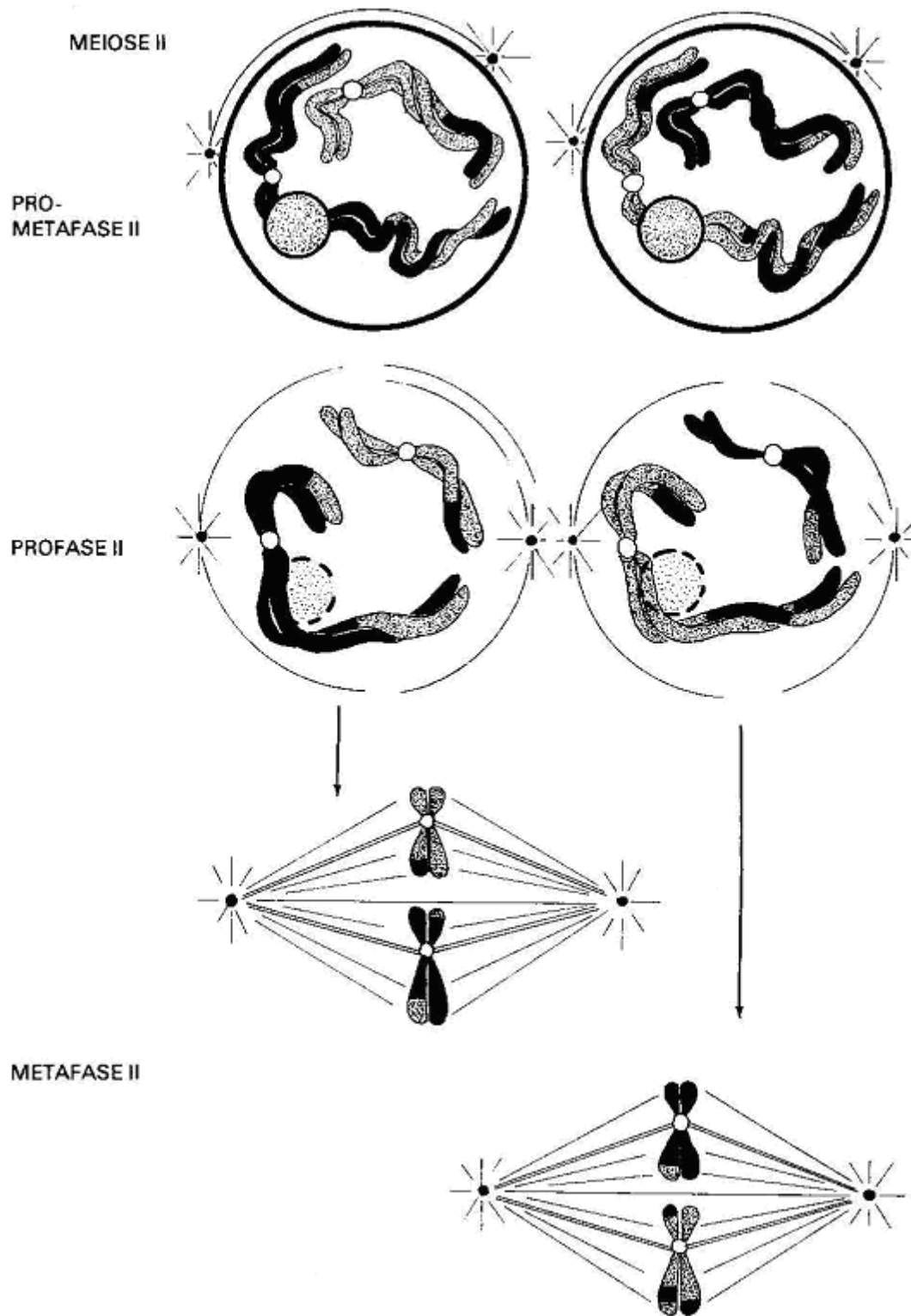
l. Telofase II (figuur 9)

De groepjes dochterchromosomen worden omgeven door kernmembranen. Er wordt een celmembraan gevormd. De centriolen verdubbelen zich. Uiteindelijk ontstaan zo vier cellen met ieder n dochterchromosomen. De erfelijke aanleg van de cellen is niet identiek.

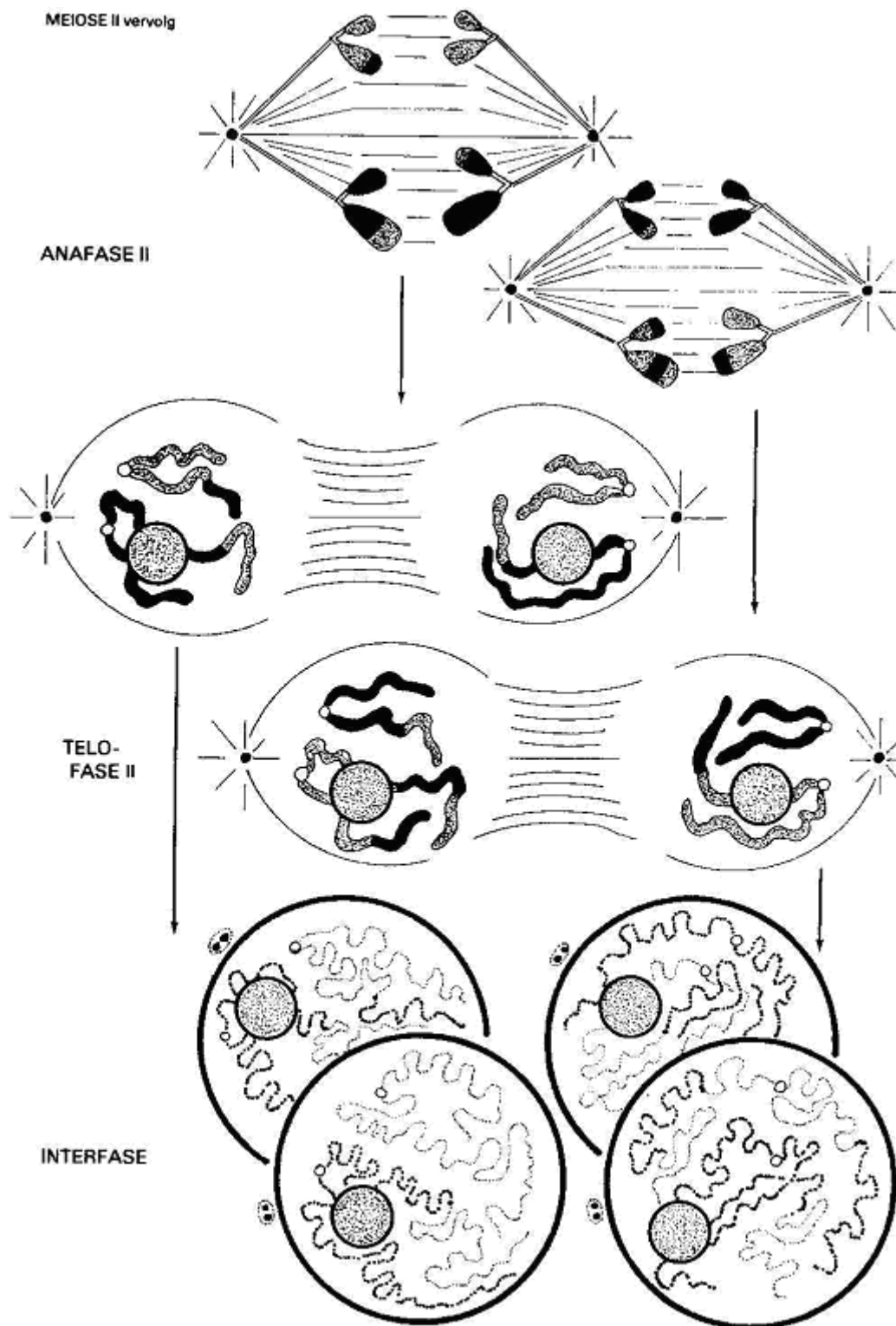
m. Interfase (figuur 9)

Het geheel van vier cellen dat nu ontstaan is wordt wel tetraede genoemd. Men spreekt daarom in plaats van meiose ook wel over tetradedeling. De term reductiedeling verdient echter de voorkeur.

De cellen die ontstaan zijn kunnen zich ontwikkelen tot gameten, waarbij het lot van de vier cellen niet altijd gelijk is. Bij de vorming van eicellen wordt vaak maar één van de vier cellen gebruikt. Deze gameet krijgt bijna al het cytoplasma, de drie andere — ieder met weinig cytoplasma — worden als zogenaamde poollichaampjes uitgestoten en niet gebruikt. Door deze gang van zaken bevat de eicel veel cytoplasma, is groot en wordt daarom *macrogameet* genoemd. Bij de vorming van mannelijke gameten worden de vier cellen alle gebruikt. Het cytoplasma moet verdeeld worden over deze vier cellen. Zij worden daardoor kleiner, waardoor ze als *microgameet* aangeduid worden. Over het algemeen kunnen de grote eicellen zichzelf niet verplaatsen. De microgameten



Figuur 8. Reductiedeling: Meiose II. Het halve aantal chromosomen in ieder kern ondergaat nu een delingsproces. Ze komen in het equatorvlak van de kernspoel te liggen, de metafase II.



Figuur 9. Figuur 6. Reductiedeling: Meiose II. Er ontstaan nu uiteindelijk vier kernen. De chromosomen van deze vier kernen zijn als gevolg van crossing-over in de regel niet identiek met die van de oorspronkelijke kern.

moeten zich dan wél kunnen verplaatsen, bijvoorbeeld doordat zij zweepharen vormen of doordat zij met behulp van een pollenbuis naar de eicel toegroeien.

Onder andere bij de hogere planten (Angiospermen) vormen de dochterchromosomen, in de haploïde cellen waaruit de gameten zullen ontstaan, er weer een chromatide bij, zodat er weer chromosomen ontstaan die ieder uit twee identieke chromatiden bestaan.

Deze cellen gaan dan over tot een haploïde mitose. Bij de vorming van de microgameet treedt dan twee maal zo'n haploïde mitose op en bij de vorming van de macrogameet zelfs drie maal.

Vragen:

1. Wat is het verschil tussen homologe chromosomen en autosomen?
2. Wat is het verschil tussen homologe chromosomen en bivalenten?
3. Hoe kan men zien dat men in een preparaat van een metafase te maken heeft met een metafase van de mitose, van meiose I of van meiose II?

E-2 Methode voor het maken van een squash-preparaat van een worteltop om de mitose te bestuderen

Deze methode kan zeer goed worden uitgevoerd met worteltoppen van hyacinthen. Ook worteltoppen van uien of tuinbonen zijn bruikbaar.

Benodigheden:

- bollen van hyacinthen en uien (zie voorbereiding)
- tuinboonzaden (zie voorbereiding)
- erlenmeyers
- bekerglazen
- petrischalen
- koelkast
- broedstoof
- ethanol
- azijnzuur
- colchicine
- 3N HCl
- 1N HCl
- acetokarmijn
- aceto-orceïne
- toluidineblauw
- voorwerp- en dekglasjes
- microscoop

Recepten:

a. Acetokarmijn:

Voeg samen: 45 ml ijsazijn + 55 ml aqua dest. + 2 à 3 gram poedervormig karmijn (wateroplosbaar karmijn!). Een half à een uur laten koken aan een terugvloeiakoeler. Na volledig afkoelen filtreren. Voeg aan het acetokarmijn een weinig FeCl_3 toe; een mespuntje per 5 ml acetokarmijn is voldoende. Het niet opgeloste karmijn is opnieuw te gebruiken. In een donkere fles bewaard is de kleurstof onbepaald houdbaar. Indien na langdurig staan een neerslag optreedt moet voor het gebruik worden gefiltreerd.

b. Aceto-orceïne:

Voeg samen: 1 gram zuivere orceïne + 45 ml ijszijn + 55 ml aqua dest. in een met een wattenprop afgesloten erlenmeyer. Tot tegen kookpunt verwarmen, afkoelen, filtreren en eventueel met aqua dest. aanvullen tot 100 ml.

c. Toluïdineblauw-oplossing:

Los 0,1 gram toluïdineblauw op in 100 ml aqua dest.

Vorbereiding:

- a. Hyacinthen:* Men gebruikt zware geprepareerde bollen, bij voorkeur van de rassen l'Innocence, Pink Pearl, Annemarie, Ostara of Bismarck. De bollen op een koele, donkere plaats laten uitlopen door ze te plaatsen op een met water gevulde erlenmeyer of op een bekeerglas (in dit laatste geval ondersteund met gaas, stokjes of iets dergelijks).

Het wateroppervlak mag de onderzijde van de bol niet raken, een tussenruimte van 1-2 mm is noodzakelijk. Alleen wortels met een lengte van enkele cm zijn geschikt; tot die tijd het water tot de juiste hoogte bijvullen. Gebruik dus liever niet de punten van lange wortels; de cellen daarvan nemen slecht kleurstof op en het resultaat is daarom meestal teleurstellend.

- b. Uien:* Men gebruikt poot-uien van een bollenhandelaar of landbouwcoöperatie. Andere uien zijn zodanig behandeld dat ze geen wortels meer krijgen. Leg de uien 1 nacht in de koelkast en dan 1,5 uur op de verwarming. Vervolgens de uien laten uitlopen op de wijze zoals bij de hyacint is beschreven, echter op een lichte en niet te koele plaats. De bijwortels zijn na 2 tot 3 weken lang genoeg.
- c. Tuinbonen* laat men weken en kiemen in gesloten petrischalen, gevuld met iets water, in een broedstoof bij 20-25° C (geen filtreerpapier gebruiken: schimmel!). Men kan de tuinbonen ook laten kiemen in nat zand en van de hoofdwortel, wanneer deze ongeveer 3-5 cm lang is, de kop afsnijden. Er ontwikkelen zich dan een aantal zijwortels, die alle te gebruiken zijn. De toppen van wortels met een lengte van 1 —5 cm zijn bruikbaar. Hyacinthen hebben betrekkelijk grote chromosomen, die van tuinbonen zijn relatief klein. Ook de worteltoppen van *Crocus balansae* zijn zeer geschikt; deze *Crocus* species heeft relatief grote chromosomen,
- d. Behandeling met colchicine.* Colchicine is een gif dat tijdens de mitose het ontstaan van een spoelfiguur verhindert. Hierdoor blijven de chromosomen in het equatorvlak, waardoor geen kerndeling optreedt. Om dit te bewerken hangt men de wortels van hyacinth, ui of van een of meer tuinbonen gedurende 4 à 5 uur in een 0,1% colchicine-oplossing.
- e. Fixeren.* Na de colchicinebehandeling worden ca. 2 cm lange worteltopjes afgesneden en gefixeerd in ethanol-azijnzuur 3:1. Ook niet met colchicine behandelde, ca. 2 cm lange worteltopjes worden gefixeerd in ethanol-azijnzuur 3:1. De beste fixatietijd ligt in de grootte-orde van enkele uren.
- f.* De worteltopjes kunnen langere tijd in de fixatie-vloeistof bewaard worden. De kleurbaarheid van de chromosomen vermindert dan wel. Om langere tijd te bewaren kunnen de worteltopjes beter overgebracht worden in ethanol 70% (in het begin af en toe verversen tot de azijnzuurgeur weg blijft).

Uitvoering:

a. Methode I

- breng de gefixeerde worteltopjes gedurende 1 minuut in 3N HCl.
- verwijder de HCl door te spoelen in 50% azijnzuur.
- snijd 1 cm worteltop af en verwijder de rest.

- kleur de worteltopjes in acetokarmijn (3 minuten) of aceto-orceïne (5 minuten).
- squash door voorzichtig tikken (achterkant potlood) op het dekglas.
- wat harder drukken wanneer de cellen gespreid zijn.

b. Methode II

- snijd 1 cm worteltop af en verwijder de rest.
- breng de gefixeerde worteltoppen op een objectglas en macereer gedurende 3 minuten in 1 N HCl van 60 °C.
- verwijder de HCl door te spoelen met aqua dest.
- kleur de worteltopjes in toluïdineblauw-oplossing 0,1 % gedurende 1 minuut.
- spoel de overtollige kleurstof weg met aqua dest.
- squash door dekglas op te brengen.

c.

- maak volgens methode I of II een squash-preparaat van een worteltop die met colchicine is behandeld én een van een onbehandelde worteltop.
- zoek met een vergroting van bijvoorbeeld 400x de verschillende delingsstadia op.

N.B. Het verdient niettemin aanbeveling ook squash-preparaten van **verse** worteltoppen te maken volgens de hierboven genoemde methode.

Vragen:

1. Ziet men verschil tussen het aantal cellen dat in deling is in een met colchicine behandelde wortel en het aantal in een onbehandelde wortel?
2. Welke verklaring kan men geven?
3. Is het aantal chromosomen te bepalen?
4. Welke delingsfase(n) komen het meest voor?
5. Welke delingsfasen zijn afwezig? Verklaar.

E-3 Bloemenpracticum

Begrippen

De bloem is het deel van de plant (figuur 15) waarmee deze zich geslachtelijk voortplant. Bij de bedektzadigen (Angiospermen) kunnen zij bestaan uit bloembekleedselen, meeldraden en stamper(s). Meestal zijn de bloembekleedselen te verdelen in de van elkaar verschillende kelkbladen en kroonbladen.

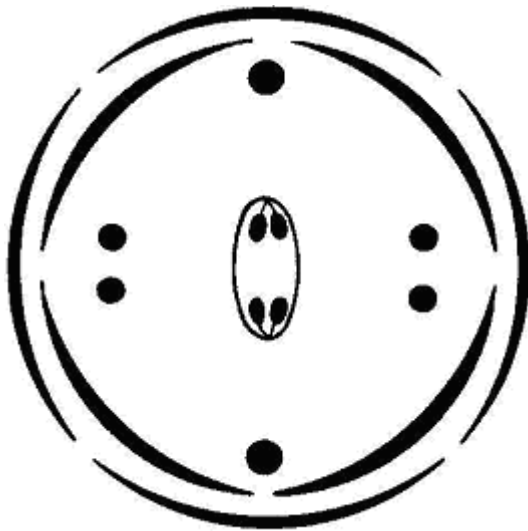
Kelkbladen zijn zeer vaak klein, dienen voor bescherming en zijn meestal groen van kleur. Bij planten met insectenbestuiving zijn de kroonbladen meestal groot, opvallend en kunnen vele kleuren hebben. Indien er slechts één krans van bloembekleedselen voorkomt, die alle dezelfde kleur hebben, spreekt men van bloemdekbladen.

Meeldraden (figuur 22) bestaan uit een steelvormig gedeelte: de helmdraad en aan het einde daarvan een helmknop. Tussen de twee helften van de helmknop wordt als voortzetting van de helmdraad het helmbindsel aangetroffen. Tijdens de ontwikkeling van de bloem ontstaan in iedere helft van de helmknop twee buisvormige helmzakjes (totaal dus 4), waarin de mannelijke voortplantingscellen - pollenkorrels - zich ontwikkelen (zie E-5). Wanneer deze ontwikkeling is voltooid versmelten de helmzakjes twee aan twee met elkaar tot helmhokjes. Tijdens de bloei springen de helmhokjes meestal open. Het belangrijkste deel van de stamper is het vruchtbeginsel (figuur 19). Tijdens de vorming van de bloem hebben zich er meestal zaadknoppen in ontwikkeld, die na de bevruchting tot zaden uitgroeien (zie E-5). Voor het opvangen of in ontvangst

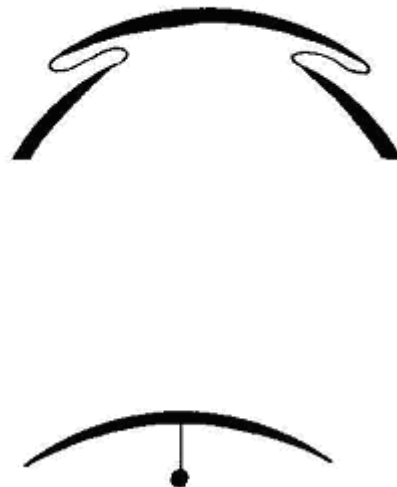
nemen van stuifmeel is het vruchtbeginsel van een of meer stempels voorzien. Op de stempels kunnen papillen voorkomen en op het oppervlak bevindt zich meestal een kleverige vloeistof die suiker bevat. Tussen stempel en vruchtbeginsel kan een stijl aanwezig zijn. Als deze ontbreekt spreekt men van een zittende stempel. Indien de andere bloemdelen op een lagere plaats aan de bloemsteel zitten dan het vruchtbeginsel noemt men het vruchtbeginsel bovenstandig. Een vruchtbeginsel is onderstandig als de andere bloemdelen boven dat vruchtbeginsel staan ingeplant.

Het bloemdiagram

Een bloemdiagram (figuur 10) is een schematische weergave van de bloem, waarbij de ligging van de afzonderlijke bloemdelen ten opzichte van elkaar wordt aangegeven en tevens wordt vastgelegd of en hoe die bloemdelen met elkaar vergroeid zijn (figuur 11).



Figuur 10. Voorbeeld van een bloemdiagram.



Figuur 11. De wijze waarop de vergroeiing van kelk-, kroon- of bloemdekbladeren en die van een meeldraad met een kroonblad of een bloemdek wordt weergegeven in een bloemdiagram.

Bij het maken van een bloemdiagram kan men het beste uitgaan van een aantal met potlood getekende concentrische cirkels. Vijf cirkels is meestal voldoende; ze kunnen bijvoorbeeld een straal hebben van respectievelijk 3,0 - 2,6 - 2,2 - 1,8 - 0,8 cm. Soms is een verdeling van de cirkels in zes gelijke segmenten gewenst. Men kan dit gemakkelijk bereiken door de straal van de cirkel 5x op de omtrek van die cirkel af te zetten en de gevonden punten met het middelpunt te verbinden. Op de buitenste cirkel worden de kelkbladen (of bloemdekbladen) aangegeven. Op de tweede cirkel worden de kroonbladen (of bloemdekbladen) aangegeven. De derde en de vierde cirkel kunnen worden gebruikt voor het aangeven van de meeldraden en binnen de vijfde cirkel wordt schematisch het vruchtbeginsel weergegeven.

Benodigdheden:

- scheermesjes
- prepareernaalden
- pincetten
- loep
- klem om de bloemsteel in te zetten (bruikbaar is de ringklem van multoband).
- pinksterbloemen (of koolzaadbloemen); ook uitgebloeide bloemen en zich ontwikkelende vruchten.

en verder per leerling:

- één tulp
- één narcis
- twee bloempjes van de hyacint
- één mannelijk en één vrouwelijk katje van zowel els als wilg.

Uitvoering:**a. Tulp**

- snijd de bloemsteel 5 à 10 cm onder de bloem af
- houd de bloem ondersteboven en snijd de bloemdekbladen op $\pm 0,5$ cm van de bloemsteel door (niet te diep; beschadig de andere bloemdelen niet)
- stel de stand van de bloemdekbladen ten opzichte van elkaar vast
- onderzoek of er een of meer kransen meeldraden zijn en stel de stand van de meeldraden ten opzichte van de bloemdekbladen vast
- bepaal ook de stand van het vruchtbeginsel ten opzichte van de bloemdekbladen en/of meeldraden
- maak met behulp van de gevonden gegevens een diagram.
- snijd een meeldraad onderaan los. Teken deze meeldraad en geef in de tekening helmdraad, helmknop en helmbindsel aan
- snijd de helmknop dwars door. Bestudeer met de loep de dwarsdoorsnede en teken deze. Indien het snijvlak vol zit met stuifmeel kan dit voorzichtig worden weggeblazen (soms moet het eerst nog wat drogen).

N.B. Bij tulpen die nauwelijks op kleur zijn, is de dwarsdoorsnede van de helmknop het best te bestuderen.

- snijd in het midden van het vruchtbeginsel de stamper dwars door. Zet de onderste helft met de bloemsteel in de klem en bestudeer met behulp van de loep het snijvlak. Teken.
- plaats het bovenste deel van de stamper met het vruchtbeginsel in de klem zó, dat een stempel met de loep in zijaanzicht bekeken kan worden. De papillen op de stempel houden het stuifmeel vast. Teken.
- plaats dit bovenste deel van de stamper nu zo in de klem dat met de loep de stempels in bovenaanzicht kunnen worden bestudeerd. Over de stempels lopen naden.

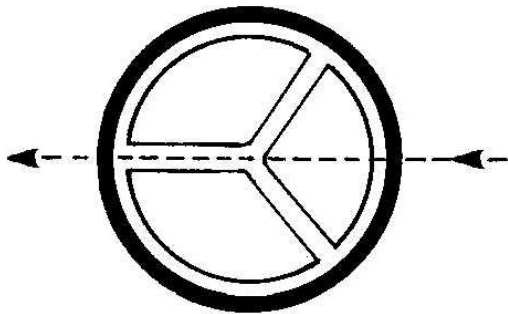
b. Narcis

- vouw onder de bloem het vliezige schutblad zover terug tot het donkergroene onderstandige vruchtbeginsel zichtbaar is. Het lichtgroene gedeelte daarboven is de bloembuis. Juist boven de bloembuis zijn de randen van de gele bloemdekbladen nog van elkaar gescheiden; in de bloembuis zelf zijn ze met elkaar vergroeid. De bloemdekbladen vormen samen het bloemdek. De voortzetting van de bloembuis boven het bloemdek heet corona.
- snijd het vruchtbeginsel dwars door op de plaats waar de donkergroene knobbel het dikst is.

- stel de stand van de bloemdekbladen ten opzichte van elkaar vast en zoek, met behulp van het gedeelte van het vruchtbeginsel dat nog aan de bloembuis zit, uit hoe de tussenschotten in dat vruchtbeginsel staan ten opzichte van de bloemdekbladen. Geef dit in het diagram aan.
- snijd juist boven het bloemdek met een scheermesje rondom zó diep in de corona, dat de daarbinnen gelegen en van boven af zichtbare bloemdelen niet beschadigd worden. Verwijder de corona.
- schuif een scheermesje tussen twee bloemdekbladen door en snijd de bloembuis voorzichtig aan een kant in de lengte open. Snijd het vruchtbeginsel geheel door en vouw de bloembuis open. Teken.
- stel de ligging van de meeldraden ten opzichte van elkaar en ten opzichte van de overige bloemdelen vast. Geef dit in het diagram aan.

N.B. De helmknop kan bewegen.t.o.v. de helmdraad.

- zet de bloemsteel, waar nog een deel van het vruchtbeginsel aan vastzit, in de klem en bestudeer met de loep de dwarsdoorsnede. Teken.
- neem dit gedeelte van het vruchtbeginsel tussen duim en wijsvinger van de linkerhand (resp, rechterhand) en snijd het met een scheermesje over één van de 3 tussenschotten in de lengte door (figuur 12).
- Indien op de juiste wijze gesneden is, ziet men dat een helft bestaat uit het middendoor gesneden tussenschot en de andere helft uit een smalle zaadlijst, waaraan de zaadknoppen bevestigd zijn. Teken deze doorsnede.



Figuur 12. De wijze van doorsnijden van een vruchtbeginsel van een tulp of narcis.

c. Hyacint

- bestudeer een bloem in bovenaanzicht; stel de onderlinge ligging van de tot een bloembuis vergroeide bloemdekbladen vast en geef dit in het diagram aan.
- schuif een scheermesje tussen twee bloemdekbladen door en snijd de bloembuis voorzichtig aan één kant in de lengte open (niet te diep!)
- indien de bloem wordt open gebogen is soms van boven te zien dat 3 meeldraden tegen de bloemdekbladen liggen en 3 meeldraden enigszins afstaan. Zoek in ieder geval de plaats op waar de helmdraden aan de bloembuis vastzitten en ga na of alle helmdraden even hoog vastzitten
- geef de onderlinge stand van de meeldraden en die ten opzichte van de bloemdekbladen in het diagram aan
- onthoud de stand van het bovenstandige vruchtbeginsel ten opzichte van de bloemdekbladen (let bijvoorbeeld op de naden die over het vruchtbeginsel lopen)
- verwijder de overige bloemdelen zodat alleen de stamper aan de bloemsteel blijft zitten. Zet de bloemsteel in de klem en bestudeer de stamper in boven- en zijaanzicht. Over vruchtbeginsel en stijl lopen naden. De stijl eindigt in 3 behaarde stempels. Op de stamper treft men 3 nectariën aan, te herkennen aan druppeltjes nectar, die erdoor zijn afgescheiden
- teken de stamper in zijaanzicht

- snijd het vruchtbeginsel dwars door en bepaal nu de stand van de tussenschotten ten opzichte van de bloemdekbladen. Geef dit in het diagram aan
- snijd een nieuwe bloem in de lengte door. Leg daarvoor de bloem op de tafel. Plaats de punt van het scheermes tussen 2 bloemdekbladen en snijd met het scheermes zó, dat de bloemsteel op de plaats waar die aan de bloem vastzit, middendoor wordt gesneden. Indien dit op de juiste wijze gebeurt bevat iedere bloemhelft drie, met de bloembuis vergroeide, meeldraden. Vlak boven het vruchtbeginsel, op de plaats waar de meeldraden staan ingeplant, is de bloembuis naar binnen gegroeid
- teken deze lengtedoorsnede door de bloem

Opdracht:

- 1.** Leg verband tussen de gevonden verschillen en de families, waarin de betreffende planten (tulpe, narcis en hyacint) zijn ingedeeld.

d. Els

- buig een mannelijk katje dubbel en plaats het in de klem
- prepareer met behulp van een naald boven op het gebogen gedeelte een mannelijke bloem los van de as
- bestudeer met een loep de mannelijke bloemen die aan de as zijn blijven zitten. De bloembekleedselen bestaan hier uit een aantal groen en bruinrood gekleurde schubben. Naast deze bloembekleedselen treft men in de mannelijke bloemen uitsluitend meeldraden aan
- teken een deel van het mannelijk katje

N.B. Rijpe ♂ katjes laten in een droge verwarmde ruimte het stuifmeel gemakkelijk los (gebruik voor demonstratie een donkere ondergrond)

- steek een losgemaakte mannelijke bloem aan de punt van een naald en bestudeer de bloem met de loep
- teken deze bloem zo, dat in de tekening de korte bloemsteel, de meeldraden en de schubben te zien zijn
- plaats een vrouwelijk katje met het steeltje in de klem en bestudeer het met de loep
- teken een deel van het vrouwelijk katje. Ook hier treft men schubben aan, waartussen de paarse stijlen en stempels naar buiten steken.
- snijd een vrouwelijk katje in de lengte door (over het midden van het steeltje!)
- plaats het gehalveerde steeltje in de klem en bekijk het snijvlak met de loep
- teken een gedeelte van deze doorsnede. Tracht vast te stellen, dat de paarse stijlen doorlopen tot de kleine, tegen de as zittende, vruchtbeginsels
- indien beschikbaar teken dan een donkerbruin tot zwarte, droge vrucht van het vorige seizoen na. Tussen de verhoutte schubben hebben de zaden gezeten

e. Wilg

- buig een mannelijk katje dubbel en plaats het in de klem
- prepareer met behulp van een naald boven op het gebogen gedeelte een mannelijke bloem los van de as
- bestudeer met een loep de mannelijke bloemen die aan de as zijn blijven zitten. De bloembekleedselen bestaan hier uit een aantal schubben, waaraan zich lange viltige haren bevinden. Daarnaast vallen de grote heldergele meeldraden op. Teken een deel van het mannelijk katje
- steek een losgemaakte, mannelijke bloem aan de punt van een naald en bestudeer de bloem met de loep
- teken deze bloem zó, dat in de tekening de korte bloemsteel, de meeldraden en schubben te zien zijn. Let ook op de nectarie die als glimmend knobbeltje tussen de helmraden te vinden is

- plaats een vrouwelijk katje met het steeltje in de klem en bestudeer het met de loep
- teken een deel van het vrouwelijk katje. De schubben dragen ook hier haren. Tussen deze haren steken de lichtgele stempels naar buiten
- steek een losgeprepareerde vrouwelijke bloem aan de punt van een naald en bestudeer met de loep
- teken deze bloem zó, dat in de tekening het behaarde vruchtbeginsel met stijl en stempels te zien is.
Indien de hier eveneens aanwezige nectarie gevonden wordt deze ook tekenen

f. Pinksterbloem (of koolzaad)

- stel het aantal en de onderlinge plaats van kelk- en kroonbladen vast en geef deze in het diagram weer
- bestudeer de bloem in bovenaanzicht om de stand van de meeldraden ten opzichte van de kroonbladen vast te stellen
- verwijder de kroonbladen. Er zijn twee korte en vier lange meeldraden
- geef de lange en korte meeldraden in het diagram aan (de lange groter tekenen dan de korte)
- schuif de rest van de bloem met de bloemsteel in de klem en bestudeer met de loep
- teken dit in zijaanzicht. Binnen de kelkbladen bevinden zich nu nog de stamper en de lange meeldraden. Van de korte meeldraden is vaak alleen de helmknop nog maar te zien
- tracht vast te stellen hoe de naden van het vruchtbeginsel staan ten opzichte van de meeldraden
- neem een pas uitgebloeide bloem en plaats de bloemsteel in de klem. Bestudeer met de loep. Aan de bloemsteel is alleen nog de stamper overgebleven. Er is een lang vruchtbeginsel, waarvan soms de 2 bruine kleppen al te zien zijn. Tussen het vruchtbeginsel en de stempel(s) zit de korte stijl. Teken
- snijd een vrucht, die zich al enige tijd ontwikkeld heeft, dwars door. Onderzoek de bouw van het vruchtbeginsel aan de hand van deze dwarsdoorsnede. Teken deze
- geef de doorsnede van het vruchtbeginsel schematisch in het diagram weer.

E-4 Hygroscopische bewegingen van de wanden van droge vruchten

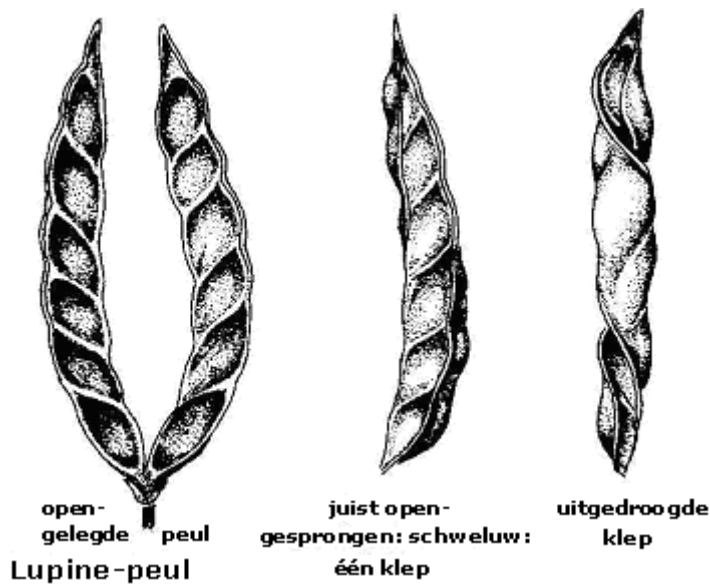
Vruchtwanden van peulen openen zich bij droogte en rollen dan als een spiraal op. Deze bewegingen worden niet door groei veroorzaakt, maar wel door fysische factoren en spelen een rol bij de zaadverspreiding (figuur 13). Dit verschijnsel kan worden nagebootst met behulp van twee stroken gelinieerd schrijfpapier.

Benodigheden.

- gelinieerd schrijfpapier
- schaar
- lijm
- liniaal

Uitvoering:

- knip twee stroken gelinieerd schrijfpapier van 17 x 3 cm zó uit dat de 'blauwe' lijnen een hoek van 45° maken met de langste zijde (en dus ook met de korte zijde) van de strook



Figuur 13. De peul van lupine. Links een opengelegde peul en rechts een door uitdroging gedraaide klep van de peul. Door deze hygroscopische bewegingen worden de zaden weggeschoten en wordt de verspreiding van zaden bevorderd.

- plak de twee stroken met behulp van waterbevattend plaksel zó op elkaar dat de 'blauwe' lijnen een hoek van 90° met elkaar maken (figuur 14)
- maak 3 controles:
 - één waarbij de lijnen van beide stroken in de lengterichting lopen,
 - één waarbij de lijnen van beide stroken in de breedterichting lopen,
 - één waarbij bij de ene strook de lijnen in de lengterichting en bij de andere de lijnen in de breedterichting lopen zodat de lijnen na het op elkaar plakken een hoek van 90° met elkaar maken.
- laat de samengevoegde stroken drogen (bijvoorbeeld boven een verwarming).

Vragen:

1. Zal de inkrimping van een papiervezel bij uitdroging het sterkst in de lengte- of in de breedterichting van de vezel plaats vinden?
2. Speelt het antwoord van vraag 1 een rol bij de verklaring van het waargenomene? Verklaar.



Figuur 14. De wijze van plakken van papierstroken voor het aantonen van hygroscopische bewegingen.

E-5 De ontwikkeling van voortplantingsorganen en van gameten bij bedektzadigen

De Angiospermen (bedektzadigen) behoren tot een grotere groep van planten, die men de zaadplanten noemt.

Een zaad bevat een jong plantje dat zich in een tijdelijke rusttoestand bevindt en is omgeven door reservevoedsel. Het geheel is omgeven door een beschermend omhulsel: de zaadhuid. Zaden ontstaan als gevolg van de geslachtelijke voortplanting.

Zij ontstaan in de bloem uit zaadknoppen; dit zijn orgaantjes die na de bevruchting uitgroeien tot zaden.

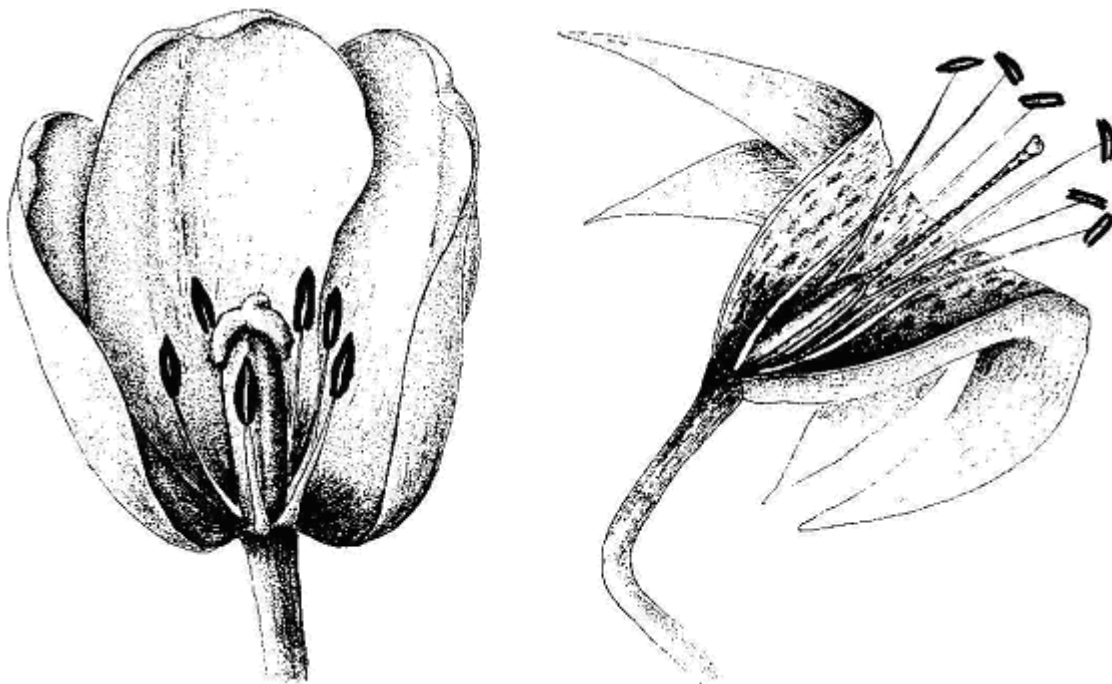
Men spreekt van bedektzadigen, omdat de zaadknoppen ingesloten zijn in een hol orgaan: het vruchtbeginsel. Tijdens de ontwikkeling van zaadknoppen tot zaden ontwikkelt het vruchtbeginsel zich tot vrucht.

De bloem is het 'voortplantingsorgaan' van de Angiospermen. Voor zover deze bloemen dienen voor het lokken van insecten bezitten ze gekleurde bloembladen.

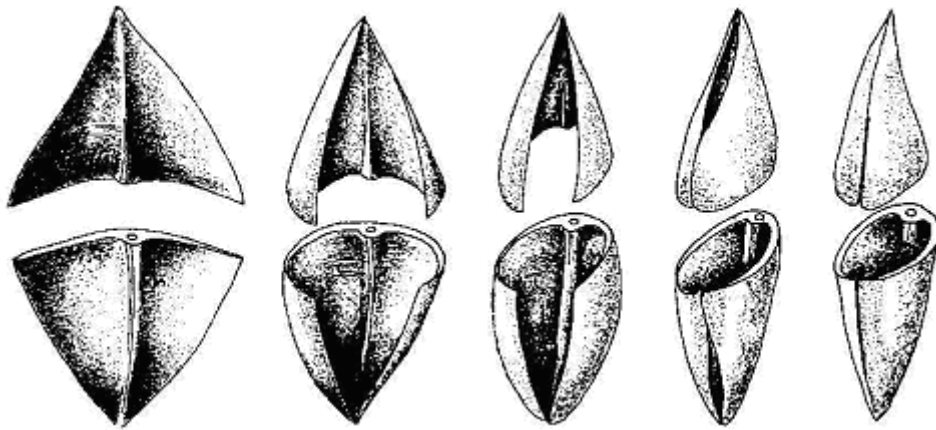
De eigenlijke voortplantingsorganen van de bloem zijn:

- a. de meeldraden, waarin onder andere de mannelijke geslachtscellen ontstaan
- b. de stamper, waarin onder andere de vrouwelijke geslachtscellen gevormd worden.

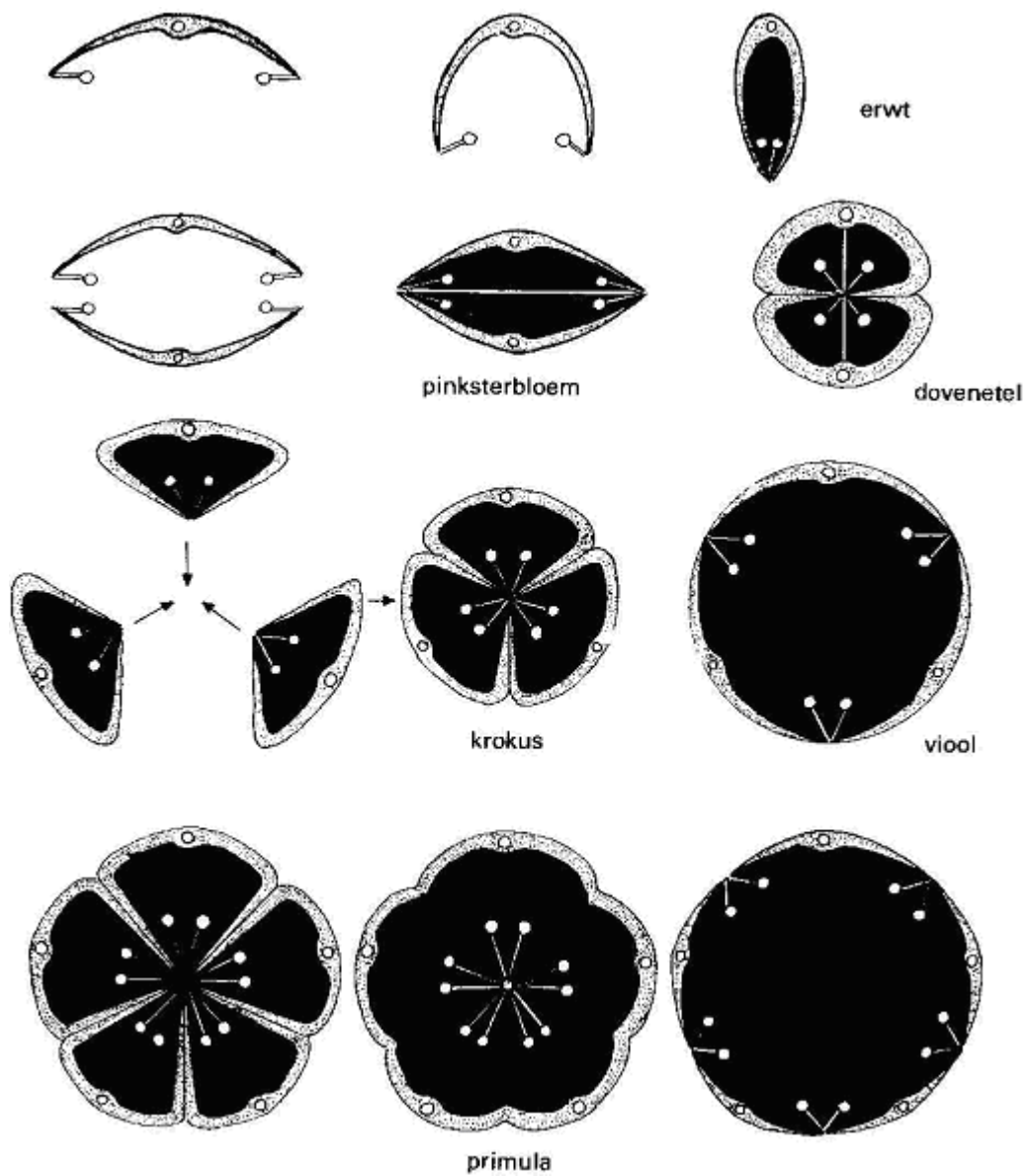
Al deze bloemdelen staan boven op de bloemsteel ingeplant (figuur 15). De bloem ontstaat uit omgevormde bladeren. Zo ontstaat bijvoorbeeld het vruchtbeginsel door het vergroeien van een of meer bladeren. De zaadknoppen ontstaan aan de randen van de oorspronkelijke bladeren (vruchtbladen). Men kan zich voorstellen dat de peul van een erwtenplant uit een vruchtblad ontstaat, als weergegeven is in figuur 16.



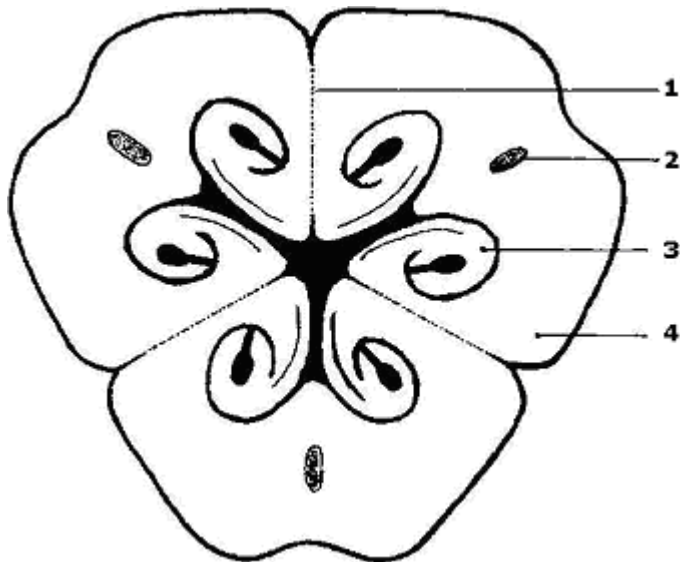
Figuur 15. De voortplantingsorganen bij een tulp en een lelie.



Figuur 16. Het ontstaan van een peul uit een vruchtblad.



Figuur 17. De verschillende vruchtbeginsels ontstaan doordat een of meer vruchtbladeren op verschillende wijzen met elkaar vergroeien. Daardoor ontstaan ook verschillende vruchten.



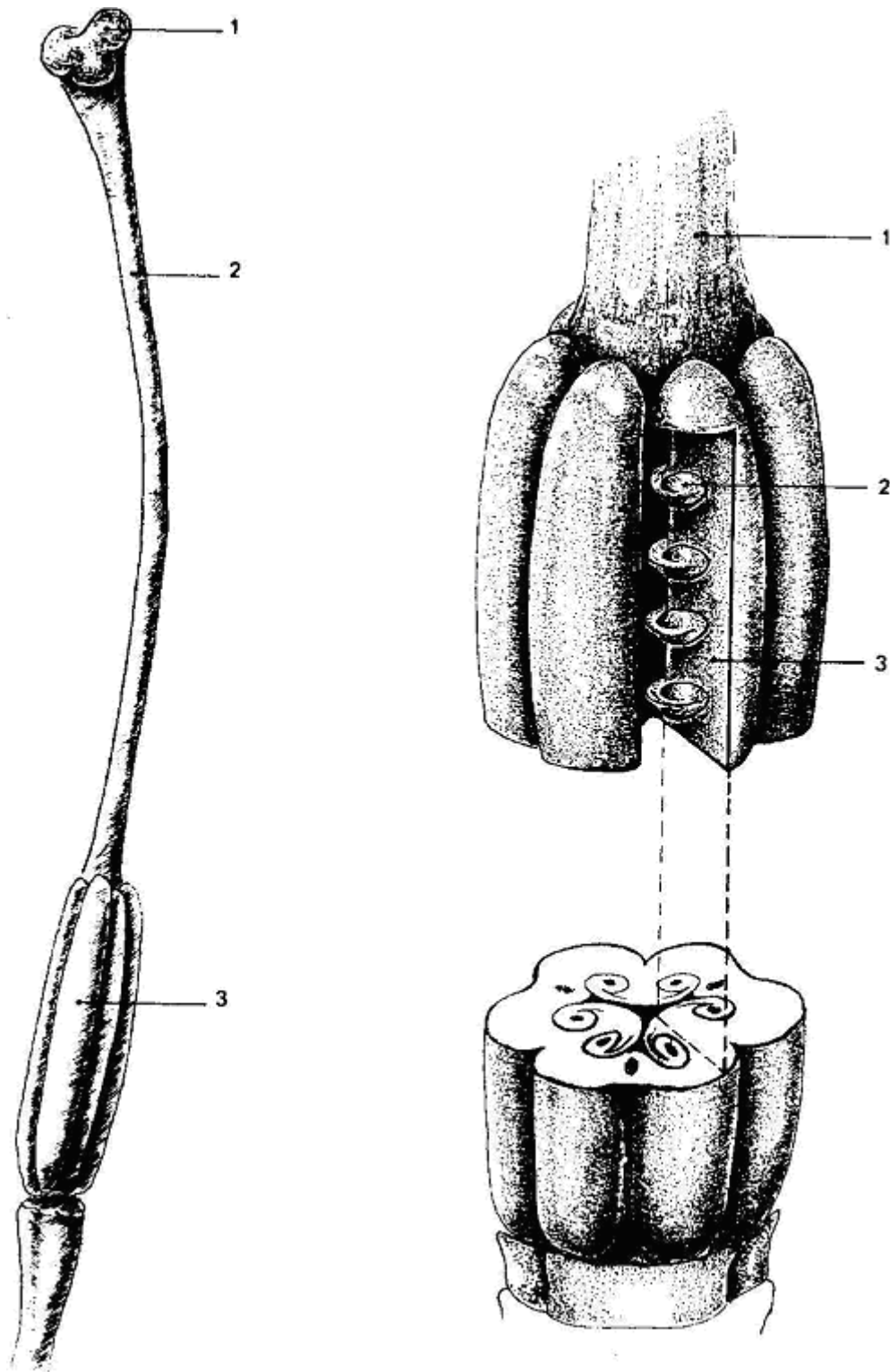
Figuur 18. Dwarsdoorsnede van een vruchtbeginsel van een lelie-achtige met vergroeiingsnaden (1), hoofdnerf van de vruchtbladen (2), zaadknoppen (3) en de wand van het vruchtbeginsel (4).

Hoe verschillende vruchtbeginsels uit een of meer vruchtbladen zijn opgebouwd is in figuur 17 weergegeven.

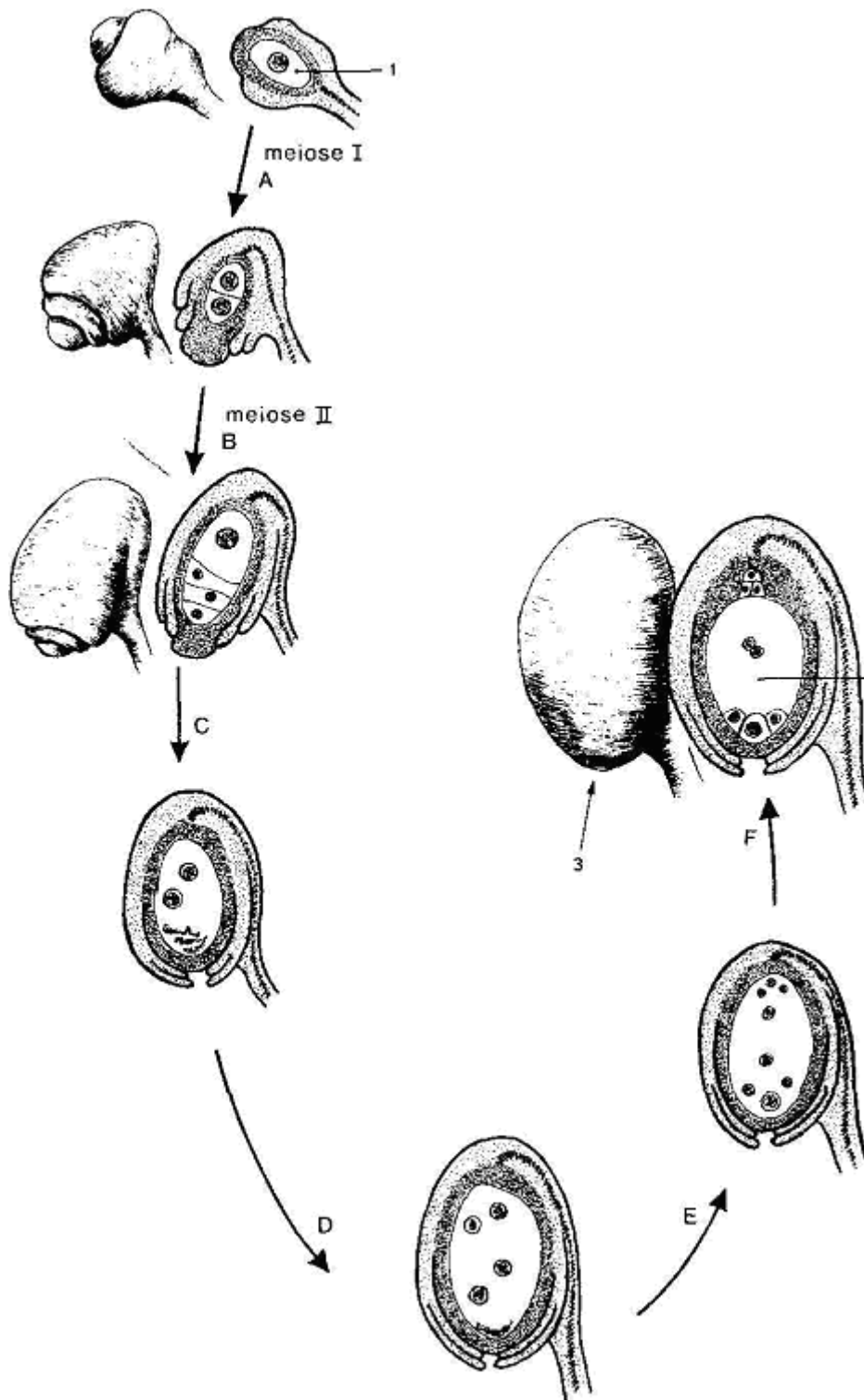
Het vruchtbeginsel van de lelies en de tulpen is opgebouwd uit 3 vruchtbladen. In figuur 18 zijn de vergroeiingsnaden tussen deze vruchtbladen aangegeven. De hoofdnerf (vaatbundel) van ieder blad is eveneens getekend. De vruchtbladen vormen de wand van het vruchtbeginsel waarbinnen zich de zaadknoppen bevinden (zie ook figuur 19).

b. De stamper

De belangrijkste onderdelen van de stamper zijn de stempel en het vruchtbeginsel (figuur 19). Daartussen kan zich de stijl bevinden, die de stempel zover boven het vruchtbeginsel uitbrengt als nodig is om zijn functie goed te kunnen vervullen. Voordat de bloem open gaat ontwikkelen zich in het vruchtbeginsel de zaadknoppen (figuur 20). Aan de randen van de vruchtbladen ontstaan knopvormige orgaantjes, waarbinnen zich een groep gelijkgevormde cellen bevindt: het nucellusweefsel. Een van deze cellen gaat zich sterk vergroten en vormt zo de embryozakmoeder cel. Uit deze embryozakmoeder cel ontstaat de ♀ geslachtscel. Eerst treedt reductiedeling op, waarbij tijdens de meiose I (figuur 20-A) het aantal chromosomen gehalveerd wordt en tijdens de meiose II (figuur 20-B) in iedere cel het gehalveerde aantal chromosomen in zijn chromatiden wordt gesplitst. Van de 4 cellen, die nu ontstaan zijn, is er een groter dan de overige 3, Deze laatste 3 degenereren (figuur 20-C) en verdwijnen na enige tijd praktisch geheel. De kern van de overgebleven grote cel ondergaat 3x gewone kerndeling (mitose), echter met het haploide aantal chromosomen. Er volgt geen celdeling op (figuur 20-C, E), zodat tenslotte een grote cel met 8 haploide kernen ontstaat, die in twee groepen van 4 zijn gerangschikt. Nu gaan zich cellen vormen (figuur 20-F en 21). Van de 4 onderste kernen worden er 3 in het eiapparaat opgenomen. Het eiapparaat bestaat uit de eicel en 2 synergiden. Van de 4 'bovenste' kernen zijn er 3 wat kleiner en die



Figuur 19. Links: de stamper van een lelie, bestaande uit een stempel (1), een stijl (2) en een vruchtbeginsel (3). Rechts: het vruchtbeginsel van een lelie, bestaande uit een stijl (1), zaadknop (2) en een vruchtwand (3).

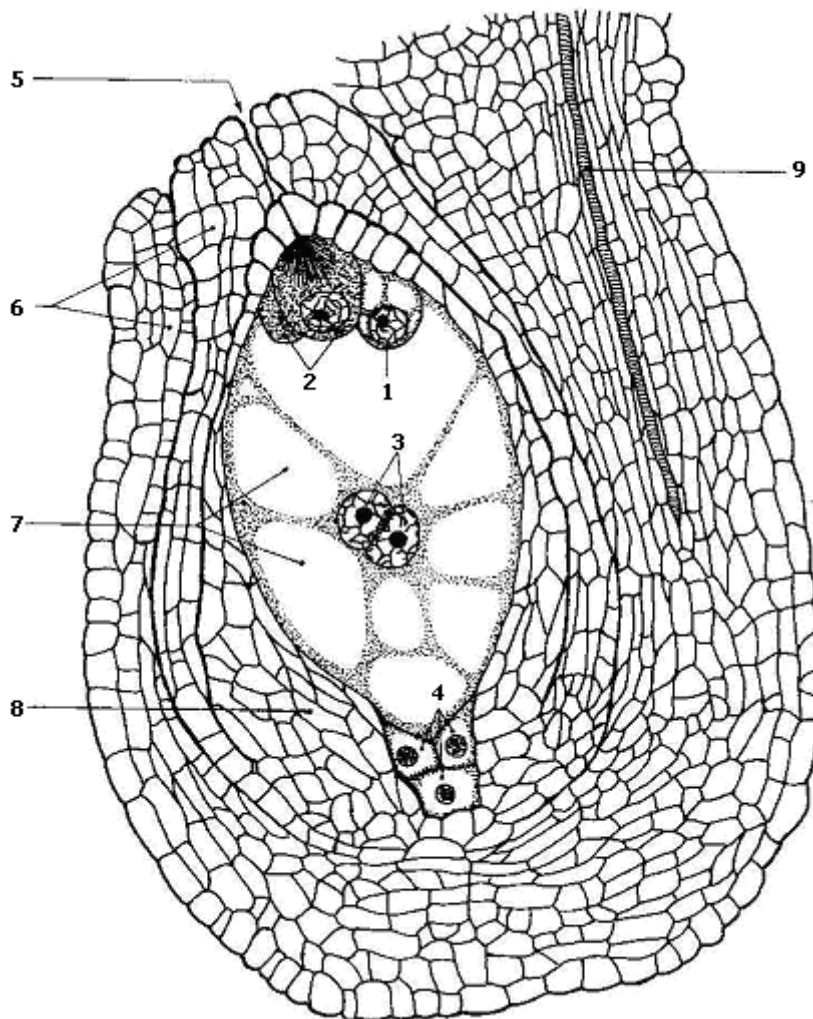


Figuur 20. De ontwikkeling van een zaadknop.
 1 = embryozakmoedercel, 2 = embryozak en 3 = micropyle of poortje. Verklaring in de tekst.

komen in de antipoden terecht. De kern die boven overblijft verzamelt zich met de kern die onder overblijft in het midden. Deze twee poolkernen zijn haploid. Door al deze processen is de embryozak gevormd (figuur 20-F), die in volume is toegenomen door behalve het protoplasma te vermeerderen ook water op te nemen, waardoor grote vacuolen ontstaan. De embryozak is omgeven door het nucellusweefsel, waarbuiten zich nog 2 vliezen bevinden: de integumenten. In het steeltje van de zaadknop zit een vaatbundeltje voor de aanvoer van stoffen (figuur 21) (zie ook E-9).

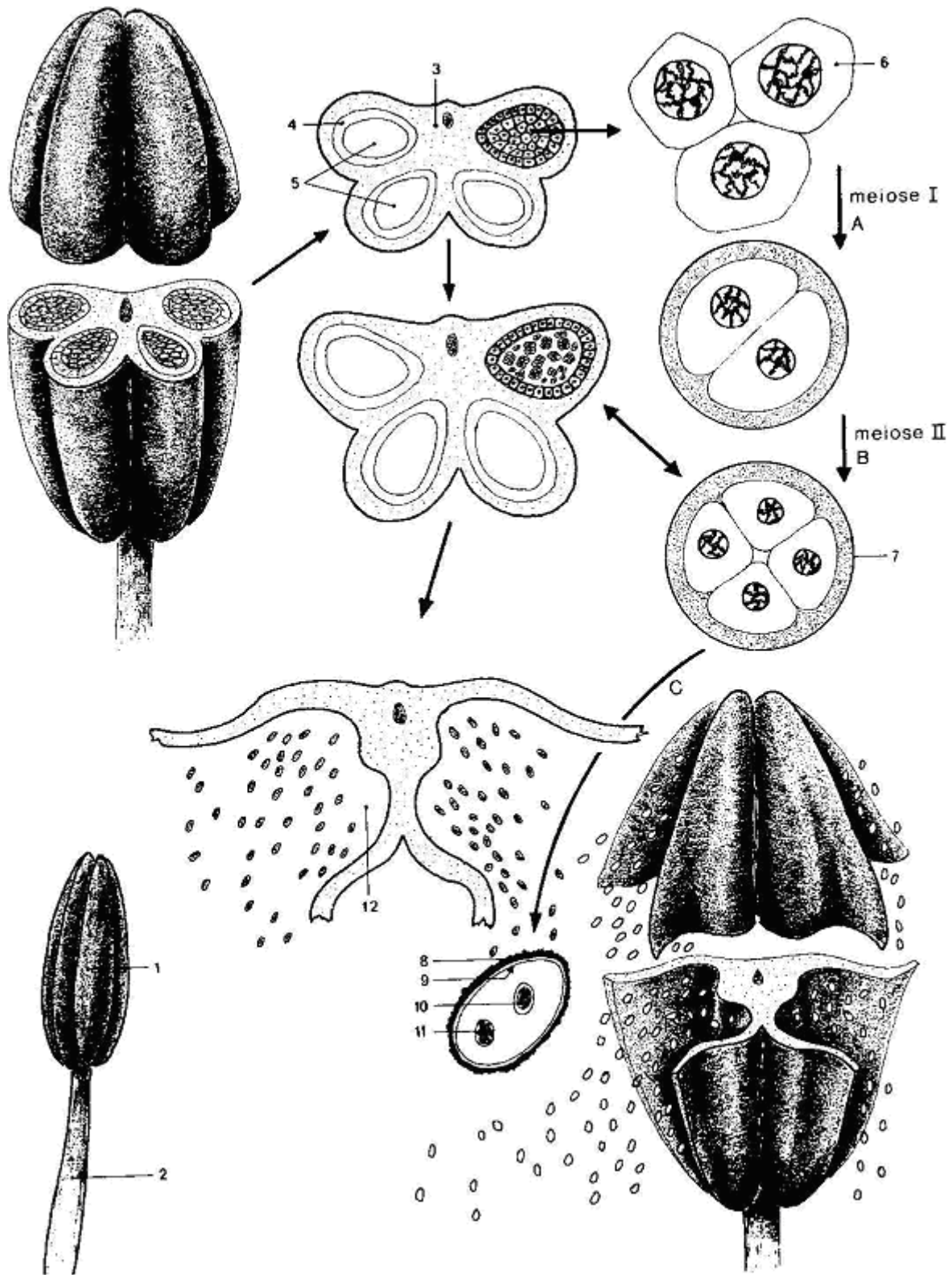
b. De meeldraad

De meeldraad bestaat uit helmknop en helmdraad (figuur 22). De meeldraad ontstaat uit een blad, waarbij men zich moet voorstellen dat de twee helften van dat blad afzonderlijk zijn ingerold. Op dwarse doorsnede vinden we de hoofdnerf van het oorspronkelijke blad dan ook in het verbindingsstuk tussen de twee helften van de helmknop: het helmbindsel.



Figuur 21. Embryozak, microscopisch.

1 = eicel, 2 = synergiden, 3 = poolkernen, 4 = antipoden, 5 = micropyle of poortje, 6 = binnenste en buitenste integument, 7 = vacuolen van de embryozak, 8 = nucellus en 9 = houtvat.



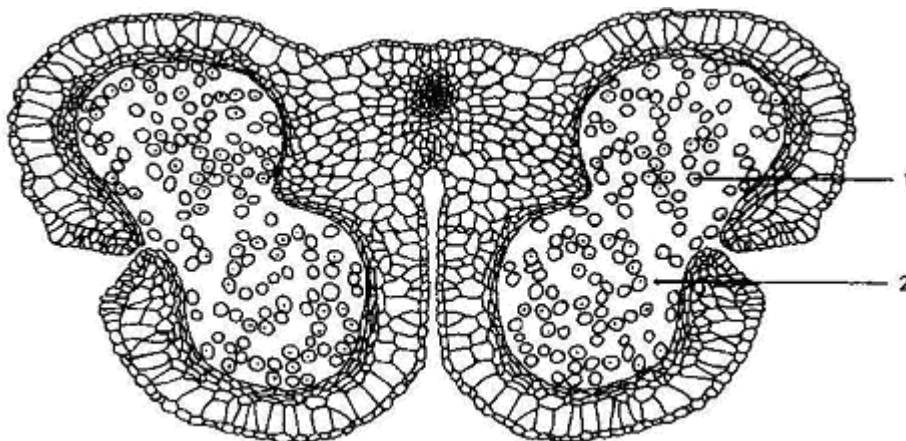
Figuur 22. De meeldraad. Ontwikkeling van een stuifmeelkorrel.

1 = helmknop, 2 = helmdraad, 3 = helmbindsel 4 = tapetum, 5 = helmzakjes, 6 = pollenmoedercel, 7 = tetrade, 8 = oxine, 9 = intine, 10 = generatieve cel, 11 = vegetatieve kern en 12 = helmhokje.

Wanneer de bloem nog in knop is zitten in iedere helft van de helmknop 2 helmzakjes. De binnenzijde van de helmzakjes is bekleed met een laag speciale cellen: het tapetum. In de helmzakjes bevinden zich een groot aantal pollenmoedercellen. Iedere diploide pollenmoedercel ondergaat reductiedeling (figuur 22-A, B) waarbij na de meiose II vier cellen met haploide kernen zijn ontstaan. De meiose kan hier met recht tetradedeling genoemd worden, omdat er een geheel van 4 cellen door ontstaat. Nu ronden deze cellen zich af en raken los van elkaar (figuur 22-C). Uit deze cellen ontstaan de pollenkorrels, doordat er een wand omheen wordt gevormd uit stoffen die door de cellen van het tapetum worden geproduceerd. De buitenste laag van de wand (de exine) bestaat uit sporopollenine een stof die tot nu toe chemisch niet kan worden aangetast. Binnen de exine bevindt zich nog een laag: de intine. De kern van deze cellen ondergaat nog een rijpsdeling (een gewone mitose), waardoor binnen deze cel een aparte cel wordt gevormd: de generatieve cel. De tweede kern is de vegetatieve kern. De generatieve cel deelt zich bij de kieming van de pollenkorrel, zodat de pollenbuis behalve één vegetatieve kern, twee generatieve cellen bevat. Eén van deze generatieve cellen versmelt met de eikern en moet dus als gameet beschouwd worden.

N.B. Het is onjuist te spreken over 'generatieve kernen'; deze beide kernen zijn, in tegenstelling tot de vegetatieve kern, duidelijk omgeven door een celwand en dienen derhalve als cellen te worden beschouwd. De ligging der beide generatieve cellen binnen een andere cel (de pollenbuis) is evenwel opmerkelijk.

Wanneer de pollenkorrels rijp zijn versmelten de helmzakjes 2 aan 2 tot helmhokjes (figuur 22 en 23). Kort voor of tijdens de bloei ontstaat er een opening naar buiten. Soms buigen de wanden van de helmhokjes naar buiten, zodat de inhoud geheel vrij komt te liggen.



Figuur 23. De helmhokken van een meeldraad. Dwarsdoorsnede, microscopisch. 1 = pollenkorrel en 2 = helmhokje.

E-6 Vrucht en zaad

a. Dubbel-zinnige woorden

Doordat men vroeger geen goede voorstelling had van het voortplantingsproces, speciaal in de plantenwereld, dienen nu elk van de beide woorden vrucht en zaad voor zeer verschillende, ja zelfs tegengestelde begrippen. Gebruikt in verband met mensen of dieren betekenen ze iets anders dan bij planten. Gelukkig heeft men ook de woorden: gameet, zygote en embryo, die elk staan voor één begrip.

Gameten, ook paarcellen, voortplantingscellen of geslachtscellen genoemd, zijn cellen die zich kunnen verenigen om een nieuw wezen te vormen, dat wil zeggen een plant of een dier dat andere eigenschappen kan hebben dan de ouders.

Versmelting van een vrouwelijke met een mannelijke gameet levert een cel, die kiemcel genoemd wordt omdat dit het allereerste begin is van het nieuwe individu. Maar een betere naam is zygote omdat dit afgeleid is van een Grieks woord dat juk of span van trekdieren betekent en dus mooi aangeeft dat men met een twee-eenheid te doen heeft; twee dingen die samen één nieuw ding werden. Dit groeit tot embryo, wat 'het beginnende' betekent. Het woord embryo geldt evenzeer in de plantkunde als in de dierkunde. En er wordt precies hetzelfde mee aangegeven, te weten het eerste, nog beschutte stadium van het nieuwe leven.

b. Voort-plant-ing bij planten

Tegenwoordig weet iedereen dat meeldraden de mannelijke organen zijn en een vruchtbeginsel of eigenlijk de hele stamper een vrouwelijk orgaan. De wetenschappelijke naam voor vruchtbeginsel is ovarium hetgeen verwant is met de Engelse term ovary. Aan kinderen kan ook het woord ovarium (eierstock, met ck!) geleerd worden, want aan de binnenkant zitten een tot vele speldeknoopvormige uitgroeisels, de zaadknoppen (of zaadbeginsels) en in elk daarvan een vrouwelijke gameet, die ook eicel of secundaire embryozak genoemd wordt. De mannelijke gameet maakt deel uit van de stuifmeelkorrel. Komt deze op de rijpe stempel van een bloem van dezelfde plantensoort, dan groeit een stuifmeelbuis naar beneden (het woord kiemen of ontkiemen ware voor dit proces te vermijden). Door deze buis gaat de mannelijke gameet naar de vrouwelijke en verenigt zich er mee tot zygote.

Terwijl in een vogelei de zygote in rust blijft tot het ei bebroed wordt, gaat de zygote van een plant direct groeien. Daarbij wordt het moederlijke weefsel van de zaadknop geprikkeld om ook te groeien en zo ontstaat uit de eivliezen de zaadhuid. Als het embryo zijn definitieve grootte bereikt heeft, wordt vocht onttrokken aan embryo en zaadhuid, welke dan meestal geel of bruin wordt. Het zaad is dan rijp en maakt als regel een rustperiode door. Pas daarna kan het kiemen. Het reserve voedsel wordt dan aangesproken, het kiempje groeit en de zaadhuid barst. Men noemt het nieuwe individu dan niet langer embryo, maar kiemplantje (waarbij 'kiemen' betekent: beginnen aan de tweede groei). Toen het embryo nog met de moederplant verbonden was, werd het niet alleen omgeven door de zaadhuid, maar ook door de vrucht, dus door het uitgegroeide vruchtbeginsel, dat men naar het Engels voorbeeld ovarium noemt. Dit kan afhankelijk van de plantensoort de meest uiteenlopende vormen krijgen en heeft tot taak de zaden te verspreiden en wel ver van de moederplant. Hierbij moet men bedenken dat zowel de vrucht als de zaadhuid delen van de moederplant zijn. Ze behoren niet tot het nieuwe individu. Terwijl dit uitgroeit tot een grote plant en het leven weer verder draagt, gaan zaadhuid en vrucht te gronde.

In de plantkunde is dus:

Zaad: een embryo omgeven door de zaadhuid

Vrucht: de omhulling en aanhechtingsplaats van een of meer zaden.

c. Voort-plant-ing bij dieren

Bij planten wordt het reservevoedsel gevormd na de versmelting van de gameten, bij dieren is dit toegevoegd aan de vrouwelijke gameet. Bij planten heeft het embryo een rusttijd, bij dieren niet. 'Jonge planten' worden door de vrucht verspreid, jonge dieren gaan zelf de wijde wereld in. De zygote van dieren ontstaat niet in het ovarium, maar de eicel komt, zij het veelal passief de mannelijke gameet een eindweegs tegemoet. Maar het nieuwe wezen ontstaat door versmelting van beide gameten, een gebeuren dat men nog steeds bevruchten noemt.

d. Ongewenst gebruik van het woord zaad

Wie terzake kundig is, weet wel wat bedoeld wordt als bij dieren van zaad gesproken wordt, maar velen kunnen door dit woordgebruik in de war raken. Men leert bij de plantkunde dat een zaad of juist het door de zaadhuid omgeven embryo een zelfstandig iets is, dat het leven verder doet gaan. Maar een geslachtscel kan niet zelfstandig het leven voortzetten. Als hij zich niet verenigt met een gameet van het andere geslacht, heeft hij geen betekenis voor de voortgang van het leven. Het is dus ongewenst de mannelijke gameten met hetzelfde woord aan te duiden als zygoten. Om het verschil tussen geslachtscellen en lichaamscellen duidelijk te maken, dient in de lagere klassen iets verteld te zijn over chromosomen, speciaal over hun aantal per cel.

e. Ongewenst gebruik van het woord vrucht

Bij planten is niet de vrucht het nieuwe, maar het binnen de zaadhuid gelegen embryo. Een vrucht groeit nooit uit tot een nieuw plantje, het is het zaad dat kiemt. Een ongeboren dier is een embryo. Men moet ophouden dit 'vrucht' te noemen. Gelukkig kan men in plaats van vruchtafdrijving zeggen: abortus en in plaats van vruchtwater: amnionvocht. Aangezien men deze oude uitdrukkingen nog hoort, moet men in de biologielees iets aan taaihistorie doen.

f. Taalgebruik

In het algemeen spraakgebruik betekent vrucht vaak resultaat. Men zou nu kunnen denken dat de oorspronkelijke betekenis was: resultaat van de paring. Dat is echter zeer onwaarschijnlijk. Men zou eigenlijk de taal moeten kennen uit de oertijd, toen jagers primitieve landbouw gingen beoefenen, maar misschien helpt ons het Latijn, en zeker het spraakgebruik van de hedendaagse boeren. Van het Latijnse woord frux is afgeleid fruit en van fructus: vrucht. Het eerste woord betekent vooral de grijpbare veld- of boomvrucht, hoewel het ook wel overdrachtelijk wordt gebruikt voor nut of resultaat. Van fructus echter geeft het woordenboek als eerste betekenis: genieting en vervolgens oogst, opbrengst, winst, gevolg, enzovoort. De term waarvan het woord fructus komt, werd misschien het eerst geuit bij het eten van de nieuwe oogst. Behalve het begrip genieten kan ook al spoedig het begrip resultaat aan de klank verbonden zijn, want de oogst was het resultaat van offers aan de goden en van het werk van de primitieve boer zelf. Ook de tegenwoordige landbouwer gebruikt het woord vrucht om de opbrengst van zijn land aan te duiden. Of het nu knollen zijn of stengels of zaden of werkelijke vruchten, hij spreekt steeds van: 'vrucht'. Gewassen waartussen geschoffeld kan worden, heten hakvruchten (aardappel, bieten). Wanneer het gras dat gehooïd moet worden goed gegroeid is, zegt de boer: er staat een goede vrucht. Verder zijn er de woorden: tussenvrucht, vruchtwisseling enzovoort. De bij de notaris thuisbehorende term 'vruchtgebruik' had oorspronkelijk betrekking op de opbrengst van land en niet op rente van geld of geldwaardige papieren. Het woord zaad is te herleiden tot een stam van een werkwoord dat 'uitstrooien' betekent en heeft dus in de eerste plaats te maken met het zaaien op de akker. Nu zou het kunnen zijn dat de eerste boeren die veetelers werden een pas geboren dier begroet hebben met dezelfde term waarmee ze hun oogst inhaalden, maar of ze hetgeen dat van de stier uitging zouden vergelijken met graankorrels op de akker gestrooid, is zeer de vraag. Veel waarschijnlijker is, dat dichtelijke geesten uit een latere tijd die vergelijking hebben gemaakt, hetgeen uitdrukkingen zoals: 'moederaarde' en 'aan de schoot der aarde toevertrouwen' doen ontstaan. Dat het voor sommige mensen nog steeds moeilijk is man en vrouw als gelijkwaardig te beschouwen, is misschien wel de schuld van die dichters. Wanneer men voortaan leert denken met de woorden gameet en zygote als dragers

van deze begrippen, zal het vanzelfsprekend zijn dat beide geslachten evenveel invloed hebben op de aard van de nakomelingen. Dwaze uitdrukkingen als 'verwekker van het leven' zullen verdwijnen omdat alleen de versmelting van twee gelijkwaardige gameten een nieuw leven mogelijk maakt.

g. Waar begripsverwarring optreedt

Indien 'vrucht' in eerste instantie het resultaat is van de akker, dan hoort dit woord alleen thuis bij de planten. Toch zal het voor sommigen moeilijk zijn een lege zaaddoos vrucht te noemen. Men wordt namelijk beïnvloed door de gevoelswaarde (nut, voordeel, rijkdom, enzovoort) die aan een dergelijk woord kleeft. Jonge mensen die pas een woord zoals 'zaadlozing' hebben gehoord, gaan bij de plantkundeles het bestuiven van bloemen verwarren met verspreiden van zaad door de wind, omdat ze een stuifmeelkorrel hardnekkig zaadje blijven noemen. Bij meisjes is het woord 'vrucht' sterk verbonden met begrippen zoals 'kind' en 'beginnend leven'. Gekke fouten kunnen dan ontstaan zoals 'vruchtjes die kiemen', enzovoort.

Sommige mensen geven seksuele voorlichting, terwijl ze geen duidelijk beeld hebben van het voortplantingsproces. Hoe vaak komt men personen tegen die menen dat kippen geen eieren kunnen leggen als er geen haan bij is. 'Er moet toch eerst gezaaid worden voor er geoogst kan worden' is hun gedachtegang.

h. Welke woorden handhaven?

Men meent dat er geen begripsverwarring ontstaat wanneer men van 'zaadcellen' spreekt in plaats van 'zaad'. Maar zelfs dan blijft er onbewust het beeld van de zaaierende boer en de passieve akker. Hoe ook bij de Grieken deze dichterbijge verwarring bestond, blijkt uit het woord 'sperma', dat zowel zaadkorrels als mannelijke geslachtscellen betekende. Toch kan beter dit woord gebruikt worden dan het woord zaadcel. Alleen de vrij lange term mannelijke gameten of mannelijke geslachtscellen is volkomen eenduidig. Naast de term vrouwelijke gameet kan men het woord eicel handhaven. Het woord eitje is minder gewenst, omdat een bevrucht ei van een vogel een zygote is. Met het woord 'bevruchten' blijft men zitten indien niet naast de term versmelten van gameten een nieuw woord bijvoorbeeld 'zygoteren' wordt ingevoerd.

i. Wijzen op de verouderde woorden

Aan de hand van de naaktzadigen kan men het dwaze van het woord 'bevruchten' illustreren. Bij de den heeft de bevruchting een jaar na de bestuiving plaats. Bij de bedektzadigen dient men er de nadruk op te leggen dat de vrucht het indirecte gevolg is van de zygotering. Soms is dit gevolg afwezig zoals bij pitloze vruchten. De dorre indeling van de diverse vruchtvormen en het vergelijken van de paardekastanje met de tamme kan interessant zijn als men zich afvraagt: wat is nou precies de vrucht. Als oefenvraag is te gebruiken: Wat eet men van: tomaat, doperwt, snijboon, enzovoort, maar hierbij moeten we het in de vrucht opgehoopte voedsel steeds verlokingsvoedsel blijven noemen en dat in het zaad: proviand. Een andere oefening is het bespreken van de vele woorden met pit, zoals zonnepit, kersenspit, enzovoort. Tenslotte kan gevraagd worden of het woord peulvruchten, dat waarschijnlijk nog in het hoofdstuk voedingsleer staat, wel juist is en wat men denkt van graszaad en van graanvruchten.

j. Eenheid in de natuur

Er zijn mensen die hoewel ze plantkunde en dierkunde in hun onderwijs gehad hebben, nooit die eenheid ontdekten. Maar er zijn er ook die een gevoel van herkenning hebben als ze vernemen dat bij de mossen en varens zygotering plaats heeft.

E-7 Pollenkieming - ontwikkeling van de pollenbuis

Stuifmeelkorrels kiemen behalve op de stempel meestal ook in een kunstmatig voedingsmedium. Wanneer de voedingsoplossing op een objectglas wordt gedaan, kan men de kieming van de pollenkorrels en de groei van de pollenbuis met het microscoop volgen. De stuifmeelkorrels van het Vlijtig Liesje (*Impatiens sultani*) behoren tot de gemakkelijk kiemende soorten; de kieming is binnen 30 minuten te verwachten. Na 30 minuten in een vochtige kamer wordt de kiemingstoestand bekeken. Indien men andere stuifmeelkorrels dan die van *Impatiens sultani* wil proberen moet er rekening mee worden gehouden, dat de juiste concentratie van de suikeroplossing voor iedere stuifmeelsoort uitgeprobeerd moet worden (kan liggen tussen 1 en 30%). Voor de meeste soorten blijkt het tussen de 10 en 20% te liggen. (Pollenkorrels van *Tradescantia* en *Lathyrus* kiemen evenals die van *Impatiens* in 10% saccharose-oplossing.) Pollenkorrels blijken bij lagere suikerconcentraties vaak beter te kiemen dan bij hogere, maar de kans dat de pollenbuizen tijdens de groei stuk springen is dan wel groter. Soms wordt de kieming bevorderd door een mengsel van verschillende soorten pollen te gebruiken.

Pollenkorrels kiemen slechts dan, wanneer ze de juiste rijpheid bereikt hebben. Wanneer de antheren open gaan hebben de pollenkorrels nog niet altijd de juiste rijpheid. De tijd tussen het 'uitzaaien' en het zichtbare begin van de kieming hangt van de soort af en schommelt tussen enige minuten en enkele uren.

Pollenkorrels van *Tradescantia*, *Lathyrus* en *Impatiens* kiemen redelijk snel.

Pollenbuizen groeien in vitro meestal niet recht, maar maken allerlei bochten.

De pollenbuizen van *Lathyrus* groeien vrij recht.

De kernen in de pollenbuizen zijn niet altijd even goed zichtbaar; zelfs niet na kleuring. *Tradescantia* is in dit opzicht gunstig te noemen.

Benodigheden:

- stuifmeelkorrels van *Impatiens sultani* (Vlijtig Liesje).
- 10% suiker-oplossing. Gewone keukensuiker is voor dit doel meestal niet zuiver genoeg, Gebruik daarom chemisch zuivere saccharose. Maak de oplossing vers met aqua dest. (bacteriën!).
- object- en dekgleden.
- De glaasjes moeten goed schoon zijn en in aqua dest. gespoeld.
- microscoop.
- petrischalen met op de bodem twee filtreerpapierjes.
- acetokarmijn en/of methylgroenazijnzuur.

Recepten:

- a. Acetokarmijn: 1 tot 2 gram karmijn (eventuele korrels fijn wrijven) worden met 45 ml ijsazijn en 55 ml aqua dest. in een erlenmeyer van 500 ml gedaan en op een kleine vlam ongeveer 30 minuten gekookt. Op de erlenmeyer een terugvloeiakoeler plaatsen. Na afkoelen filtreren en in een bruine fles met igeslepen stop bewaren. De beste resultaten verkrijgt men met verse oplossingen. Het karmijn dat op het filter achterblijft wordt gedroogd en kan opnieuw gebruikt worden.
- b. Methylgroenazijnzuur: 1 gram methylgroen wordt in 100 ml aqua dest. opgelost en zo lang in een scheidtrechter met chloroform geschud tot de chloroform niet meer violet wordt. 50 ml van deze methylgroenoplossing wordt dan met 50 ml ijsazijn gemengd. (Bij microscoop roodfilter gebruiken.)

Uitvoering:

- breng een druppel voedingsmedium op een objectglas en spreid deze met een schone prepareernaald uit, zodat de dikte ongeveer 1 mm is.
- strooi op dit voedingsmedium de pollenkorrels. Hoe dichter de pollenkorrels bij elkaar liggen, hoe gemakkelijker ze kiemen. Bedenk evenwel dat het preparaat met het microscoop bestudeerd moet kunnen worden.
- leg het preparaat in de petrischaal met bevochtigde filtreerpapierjes en sluit met de deksel af. Deze vochtige kamer gaat uitdroging tegen. Voor de kieming is in de regel veel zuurstof nodig, zodat op het objectglas geen dekglas gelegd mag worden. Bij eventuele slechte kieming 0,01 % boorzuur toevoegen.
- plaats de petrischaal bij een temperatuur van ongeveer 25 °C.
- haal de preparaten na 30 minuten uit de vochtige kamer en bedek ze met een dekglas. Luchtbellen tussen de glaasjes worden door toevoeging van een weinig voedingsmedium verdreven.
- de ontwikkeling van de pollenbuis kan men verder vervolgen door de preparaten met dekglas weer in de vochtige kamertjes te leggen en om de 30 minuten te bestuderen.
- indien men de gekweekte pollenbuizen op kernen wil onderzoeken kan men ze fixeren en kleuren door acetokarmijn of methylgroenazijnzuur onder het dekglas door te zuigen. Pas op voor het wegdrijven van de gekiemde korrels.

E-8 Het inzetten van varenprothallia

Het kweken van varenprothallia gebeurt op potgrond (bloemistenaarde) in schimmelvrije potten. Onder zeer gunstige omstandigheden ontwikkelen zich prothallia in een week, meestal verschijnen zij na ongeveer 1 maand. Ook de snelheid waarmee archegoniën en antheridiën zich ontwikkelen kan moeilijk aangegeven worden. Bij langer aanhouden van de prothalliumkweek kan men de sporofyllen zien ontstaan; het doen van chemotaxis-proeven met de spermatozoïden is niet eenvoudig, ze zijn zeer klein en slechts korte tijd actief.

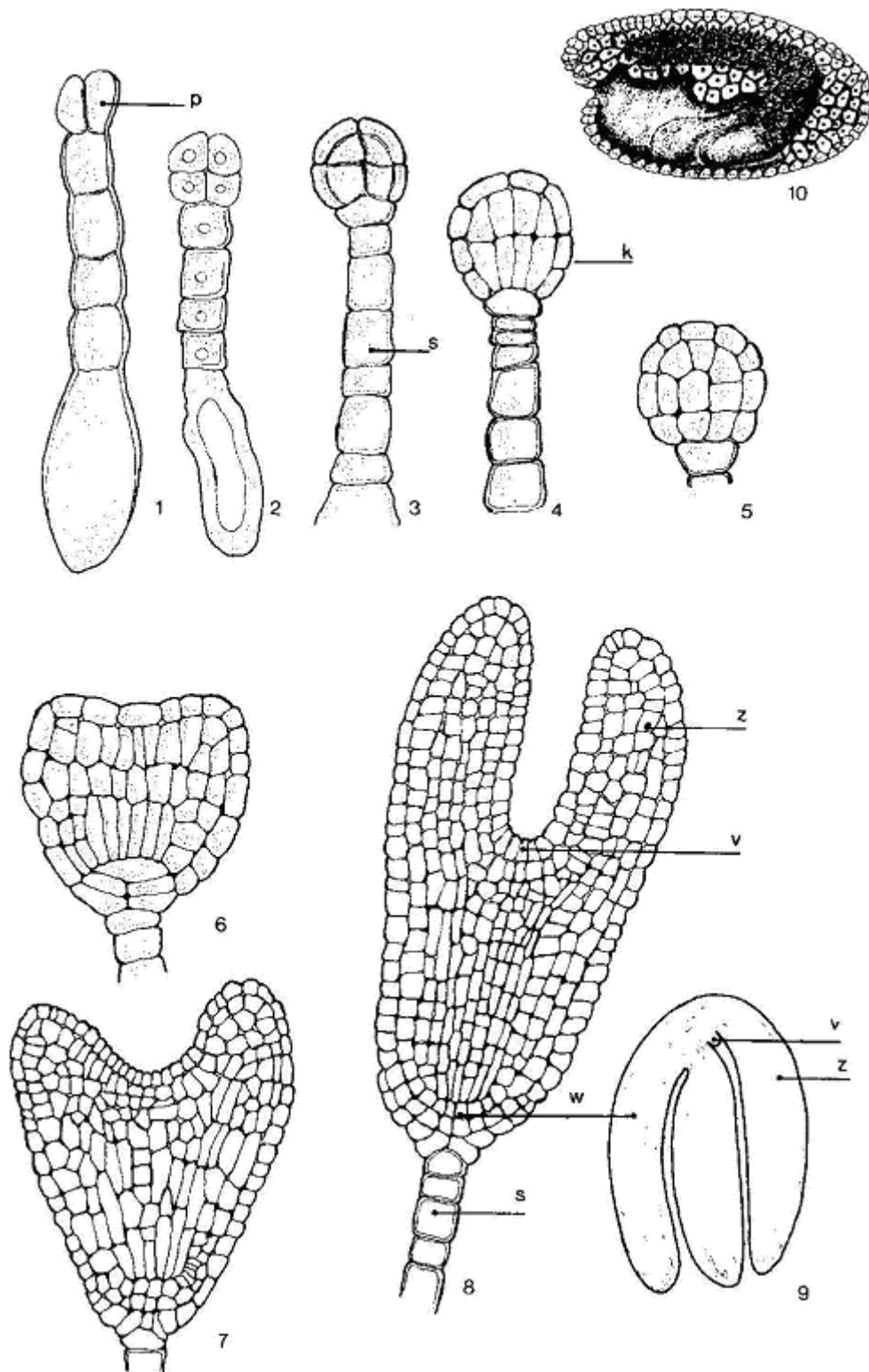
Benodigheden:

- sporen van varen
- potgrond (bloemistenaarde)
- steriel zand
- conservenblik
- aardewerk bloempotten of plastic potten
- plastic zakken
- HCl 25%

Vorbereiding:

Vul het conservenblik met potgrond en laat het gedurende 30 minuten in een waterbad met kokend water staan. De potgrond is nu niet bacterievrij, maar wel zijn schimmels, sporen en zaden in de potgrond gedood.

Maak de potten schimmelvrij door ze 1 uur in 25% HCl te zetten en daarna grondig te spoelen in leidingwater. Plastic potten moeten gereinigd worden in water van 60-70 °C.



Figuur 24. Embryologie van de plant.

Verschillende ontwikkelingsstadia van het embryo van het Herderstasje (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Med.). De volgorde van de ontwikkeling verloopt van 1 naar 9. 10 = embryo in het zaad.

k = kiembol, p = proëmbryo, s = suspensor, v = vegetatiepunt, w = wortel en z = zaadlob of cotyl.

Uitvoering:

- breng schone potgrond in de schimmelvrije bloempotten, waarvan het gat onderin met behulp van een potscherf (bolle zijde boven) afgedekt is.
- maak de potgrond met leidingwater goed vochtig.
- strooi de sporen — eventueel gemengd met steriel (rivier)zand om een goede spreiding te bereiken — met behulp van een steriele mespunt of spatel uiterst dun over de potgrond. Ze worden niet met grond bedekt.
- plaats de bloempot in een plastic zak (bodem van de pot op de bodem van de zak) en bindt de zak dicht.
- plaats het geheel op een lichte en warme plaats.
- indien nodig giet men telkens na enkele dagen water langs de pot (niet op de potgrond), maar zodanig dat er nauwelijks water onder in de zak blijft staan.

E-9 Embryonale ontwikkeling van de plant

Uit de bevruchte eicel in de zaadknop ontwikkelt zich het embryo. De afzonderlijke ontwikkelingsstadia kan men met behulp van het microscoop bestuderen.

Wanneer in ontwikkeling zijnde zaadknoppen van verschillende leeftijd tegelijk op het objectglas gelegd worden, verkrijgt men een preparaat met verschillende embryonale stadia. Men kan er in slagen de zygote na de eerste delingsstadia te zien te krijgen (proëmbryo). Figuur 24 geeft verschillende ontwikkelingsstadia weer.

Benodigheden:

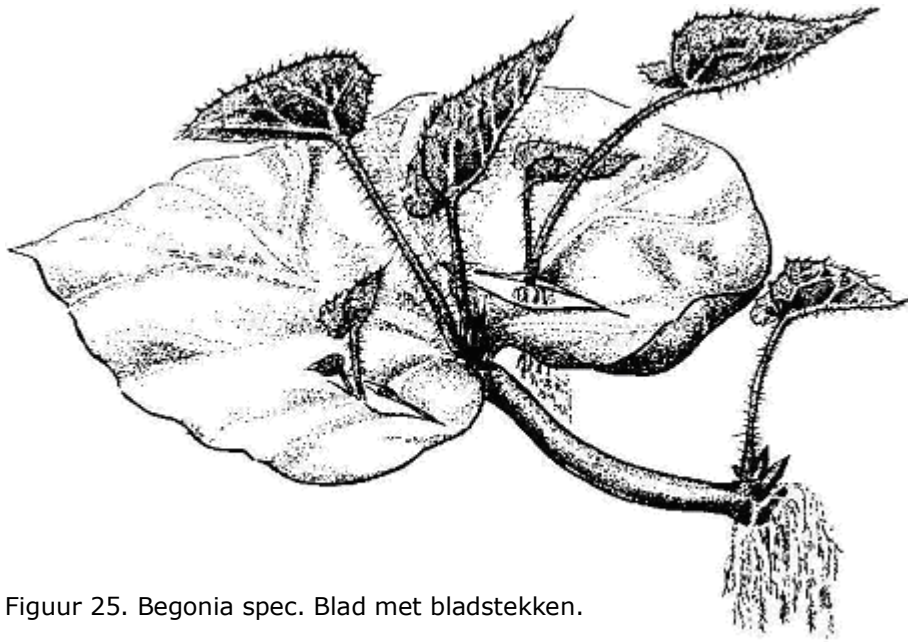
- verse vruchtjes van *Capsella bursa-pastoris* (herderstasje; bloeitijd maart tot december) in verschillende stadia van ontwikkeling.
- 5% KOH-oplossing.
- object- en dekglazen.
- pincet en prepareernaald of 2 prepareernaalden.
- microscoop (vergroting 100-250 x).

Uitvoering:

- maak met pincet en prepareernaald op een objectglas voorzichtig de vruchtjes van verschillende leeftijd open en prepareer er enkele zich tot zaadjes ontwikkelende zaadknoppen uit.
- verwijder de resten van de vruchtwand en voeg 5% KOH-oplossing toe (dit kan eventueel eerder geschieden). Leg er een dekglas op.
- druk voorzichtig met de naaldhouder van de prepareernaald op het dekglas. Hierdoor worden de embryonen uit de zaadknoppen geperst.
- indien nodig meer keren drukken, maar tussendoor het preparaat met het microscoop controleren op reeds vrijgekomen embryonen. Embryonen die er zijn uitgesprongen zijn vaak moeilijk te vinden.

E-10 Bladstekken bij Begonia

De zygote ontwikkelt zich tot een aantal gespecialiseerde cellen, die samen een stengel, wortel of blad vormen. Als zo'n orgaan volgroeid is delen de cellen niet meer. Door de samenhang van de cellen van een plantte verbreken (steksnijden, verwonden) kunnen gespecialiseerde cellen weer opnieuw gaan delen. Het is zelfs mogelijk uit de bladeren van *Begonia rex* (bladbegonia) jonge plantjes te laten ontstaan (figuur 25).



Figuur 25. Begonia spec. Blad met bladstekken.

De epidermiscellen kunnen opnieuw gaan delen. De kleine plantjes die dan ontstaan kunnen in goede potgrond gezet worden. Ze groeien het beste in vochtige warmte, niet in de zon. De beste tijd om bladstekken te nemen is de zomer.

Benodigheden:

- Begonia rex (bladbegonia).
- turfmolm of bladaarde.
- scherp zand.
- bloempotten.
- plastic zakken.

Uitvoering:

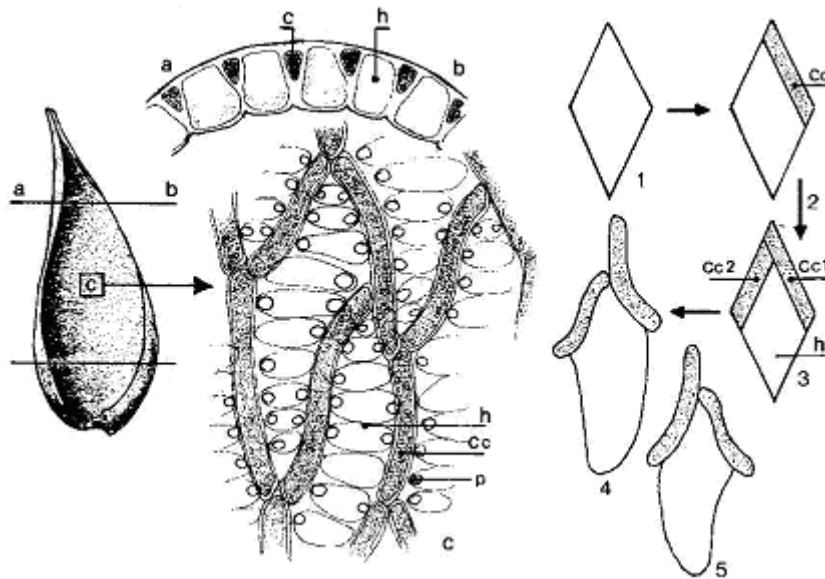
- neem een volgroeid blad met bladsteel, maar zonder okselknop.
- snijd het blad aan de achterkant met een scherp mes in op de plaats waar de hoofdnerf of de zijnerf zich vertakken.
- leg het blad nu met de onderkant op een mengsel van turfmolm (of bladaarde) met scherp zand. Zorg dat de insnijdingen het zand raken door er kiezelsteentjes naast te leggen of door er een speld door te steken.
- zet de bloempot met het blad in een plastic zak in het licht, niet in de zon. Maak de bodem vochtig en bind de zak dicht. Na verloop van tijd ontstaan er op de plaats van de inkervingen jonge plantjes.

Vraag:

1. Hoe is het mogelijk dat een bladcel nog de informatie bevat, die nodig is voor de vorming van een hele plant?

E-11 De differentiatie bij Sphagnum

Veenmos (Sphagnum spec.) bestaat uit een stam met stambladen, waarbij om de 4 stambladen een bundeltje van 4 takken aanwezig is. De takken zijn met takbladen bezet. Twee van de 4 takken hangen omlaag; de andere twee staan horizontaal.



Figuur 26. Differentiatie van de bladcellen bij *Sphagnum spec.*
 Dwarsdoorsnede van het blad (a-b) en de cellen in bovenaanzicht (c).
 De differentiatie verloopt van 1 naar 4. Ze differentiëren tot chlorofylcellen (cc_1 en cc_2) of tot hyaliencellen (h). Deze laatste zijn voorzien van poren (p) (n. Beijerinck, 1934)

De bladeren zijn één cellaag dik. Er komen 2 soorten cellen voor (figuur 26):

- de chlorofylcellen (cc_1 en cc_2), deze zijn smal en langgerekt en bevatten chlorofylkorrels;
- de hyaliene of watercellen (h), deze zijn breder en de levende inhoud ervan is afgestorven. De wanden zijn versterkt met cellulose-ringen. Daartussen bevinden zich in de wand de poren.

Dit bladpatroon is ontstaan, doordat de oorspronkelijke kwadratische cellen (figuur 26-1), waaruit het blad is opgebouwd, zich ongelijk delen (figuur 26-2) en daarna nog een keer (figuur 26-3). Zo ontstaat een triade. De ongelijk afgesplitste cellen cc_1 en cc_2 ontwikkelen zich verder zoals aangegeven bij figuur 26-4:

- cc_1 groeit uit tot een langgerekte chlorofylcel, waarin zich later nog in veel gevallen een dwarswand kan vormen;
- cc_2 buigt zich S-vormig en grijpt in het midden van cc_1 aan.

In het blad zijn dus regelmatig gerangschikte bladeenheden van 3 cellen terug te vinden. Daarbij valt nog op te merken, dat de ontwikkeling zoals die in de figuur bij 26 van 1 t/m 4 is weergegeven, de linker bladheft betreft. In de rechter bladheft ontstaat hetzelfde patroon, maar dan in spiegelbeeld (figuur 26-5). Veenmos heeft geen wortels, Het water, waarmee de hyaliene cellen zich vullen, betreft dit mos uit vochtige lucht. De onderzijde van de plant sterft geleidelijk af; de top groeit verder. Hierdoor ontstaat een kussenvormig hoogveen, dat water vasthoudt.

Benodigheden:

- *Sphagnum* (verkrijgbaar bij bloemist).
- microscoop.
- scheermes.
- object- en dekglazen.
- methyleenblauw-oplossing.
- karmijnoplossing.

Uitvoering:

- teken een stukje van de stam na met een bundeltje takken. Geef duidelijk de dakpansgewijze ligging van de bladeren aan. Gebruik de loep.
- snijd een tak van de stam af en trek met de pincet enkele takbladen los.
- leg ze op een objectglas in een druppel water. Snijd de top en de basis van het blad af (figuur 26) zodat de bladen vlak komen te liggen.
- voeg een druppel methyleenblauw-oplossing toe.
Hierdoor kleuren de celwanden van de hyaliene cellen, maar de poren blijven uiteraard ongekleurd en worden daardoor beter zichtbaar.
- bestudeer het celpatroon van een blad bij een vergroting van 100x.
- teken bij een vergroting van 400x enkele bladeenheden na, waarbij hun onderlinge structuur duidelijk tot uitdrukking komt.
Geef in de hyaliene cellen bandjes en poren aan.
- plaats een droge veenmosplant in een flesje met karmijnoplossing. Verklaar het waargenomene. Als men in plaats van kleurstof petroleum gebruikt, kan men veenmos als lampepit gebruiken. Dit wordt toegepast door de Laplanders.

Vragen:

1. Waarvoor wordt veenmos door bloemisten gebruikt?
2. Hoe is uit de structuur van het mos te verklaren dat het in periodes van droogte toch over water beschikt, ondanks het feit dat dit mos geen wortels heeft?
3. Hoe is uit de structuur van het mos te verklaren, dat een volledig uitgedroogde plant, die van onderen wordt bevochtigd, zich helemaal met vocht volzuigt, ondanks het feit dat er geen vaatbundels zijn?
4. Welke functie(s) vervult ieder celtype?

E-12 De larvale ontwikkeling van het Pekelkreeftje (*Artemia salina*)

Het pekelkreeftje komt in Europa weinig voor in zoute wateren, maar wel over de gehele wereld in grote zoutmeren. Merkwaardig is dat *Artemia* niet in zee voorkomt. Hier en daar treden ze in zulke grote hoeveelheden op dat ze als voedingsmiddel van belang zijn. Ze worden tot 15 mm lang, hebben een kort kopstuk en een romp bestaande uit 15 segmenten. De kleur is bleekrose tot rood. De intensiteit van de kleur hangt samen met de zoutconcentratie. Hoe hoger de zoutconcentratie des te feller rood.

Ook de lichaamsgrootte en lichaamsvorm hangen samen met de zoutconcentratie.

De voortplanting (ten dele parthenogenese) levert eieren die zeer lang houdbaar zijn.

Ze zijn ongeveer 1,5 mm groot, hebben een harde schaal en zwellen niet. Eieren en ingevroren *Artemia*'s vormen een ideaal visvoer; uitgekomen eieren leveren naupliuslarven geschikt voor jonge vissen. Eieren ontwikkelen zich goed in een sterke keukenzoutoplossing: 10 gram jodiumvrij keukenzout op 250 cc leidingwater.

Temperatuur 24-25 °C. De eieren komen na 24-48 uur uit. Men heeft dan nauplis larven.

Men kan ze kweken door ondiepe schalen voor de helft te vullen met de zoutoplossing en daarin een mespuntje eieren te brengen. Nadeel van deze wijze van kweken is dat de larven zich door het ontbreken van waterbeweging maar ten dele kunnen bevrijden van de eischaal. Bij overbezetting dreigt een groot deel om te komen door zuurstofgebrek.

De kweek lukt beter indien men gebruik maakt van flessen die in serie aangesloten worden op een luchtpomp (figuur 27). De doorluchting moet zo sterk zijn dat de eieren goed door elkaar heen wervelen. Bovendien heeft men op deze wijze minder last van verdampend water.

Figuur 27. Opstelling voor het kweken van pekeltkreeftjes.

De toevoerbuis moet zo lang zijn dat deze net boven de bodem hangt. In een fles van 1 liter 500-750 cc zout water brengen; hierin een afgestreken theelepeltje eieren.

Men kan meer kweken inzetten door meer flessen in serie te zetten. Denk er aan dat in de laatste fles de eieren goed door elkaar gewerveld worden. De dieren (larven) zijn uit de fles te halen op de volgende manier. Men koppelt een fles los en laat deze enige tijd (5 minuten) enigszins schuin staan. De dieren zakken naar de bodem; eischalen blijven drijven (na 48 uur bij 19-20 °C of 36 uur bij 24 °C). Door de pomp nu aan te sluiten op de afvoerslang blaast men de dieren door de oorspronkelijke aanvoerslang naar buiten en vangt men deze op op een fijnmazige zeef. Larven kunnen nu gebracht worden in platte schalen of kleine aquaria (maar dan doorluchten) met een zoutoplossing (maximaal 6 cm hoog). Zet deze schalen in het licht en houdt de temperatuur liefst boven de 20 °C. Af en toe omroeren om te vermijden dat er op de bodem zoutafzetting plaats vindt. Verdampend water vervangen. In de handel is een Artemia incubator en separator (Hobby) verkrijgbaar.

Men kan ook met succes verder kweken door de larven over te brengen in een 4 liter bak, waarin dezelfde oplossing als voor het kweken. Of men maakt 4 liter kunstmatig zeewater (zeewaterzouten in de handel verkrijgbaar: Hobby-Mikrozell, bevat tevens fytoplankton). Deze kweekbak moet zeer langzaam doorlucht worden. Na ongeveer drie weken heeft men volwassen Artemia's, welke zich voortplanten (bij 19-20 °C). Een kweek is maandenlang houdbaar.

Als voedsel voor de larven dienen zweefalgen die in iedere vijver te vinden zijn.

Bij gebrek aan zweefalgen kan men ze voederen met stoffijn kunstvoer. Men maakt gebruik van in een mortier fijngewreven visvoer (bijvoorbeeld merk Biovit). Breng 5 gram van dit poeder in 250 ml zout water, roer goed en laat een uur zachtjes koken. Breng na afkoeling enkele milliliters van deze visvoersuspensie in de kweekbak. Het water wordt troebel; de larven voeden zich met dit voer en maken het water weer helder. Er kan dan opnieuw gevoederd worden. Uitstekende resultaten verkrijgt men met het in de handel zijnde preparaat Hobby-Mikrozell Aufzuchtfutter, dat de algen *Dunaliella viridis* en *Dunaliella salina* bevat. Suspensie maken en toevoegen.

Van Artemia zijn zowel de larven als de volwassen dieren voor proeven te gebruiken. De sterke lichtbehoefte bij de kweek wijst op het bestaan van een positieve fototaxis. De dieren blijven in zoet water 6—8 uur in leven.

Benodigheden:

- Artemia-eieren.
- Hobby-Mikrozell Aufzuchtfutter.
- jodiumvrij keukenzout.
- melkflessen..
- luchtpomp.
- puimsteentjes.
- aquaria.

Uitvoering:

- bestudeer en teken intacte eieren, eischalen, naupliuslarven en volwassen dieren. Let hierbij vooral op de overgang van de larven naar het volwassen stadium.

N.B. Indien de weersomstandigheden hiertoe aanleiding geven tracht de docent enige zoetwatercrustaceeën, met name Cyclops en Daphne, te bemachtigen. Parkvijvers met eenden zijn in de regel rijk aan Cyclops en Daphne. De broedzorg van deze soorten kan met die van Artemia vergeleken worden.

Vragen:

1. Wat kan de biologische betekenis zijn van de verschillen in lichaamsvorm die bij veel geleedpotigen de larvale stadia ten opzichte van hun volwassen soortgenoten vertonen? (Denk bijvoorbeeld aan: made-vlieg, rups-vlinder, etc.).
2. Op welke wijze vertonen de volwassen Artemia's broedzorg?
3. Hoe staat het in dit opzicht bij andere kleine kreeftachtigen?

E-13 De larvale ontwikkeling bij insecten

Deze ontwikkeling kan worden bestudeerd aan de hand van de stadia bij de blauwe vleesvlieg, de meeltor, de fruitvlieg, de wandelende tak en de huiskrekel.

Vorbereiding:

A. De blauwe vleesvlieg (*Calliphora erythrocephala*): made, pop en imago
Maden van de blauwe vleesvlieg zijn meestal in winkels van hengelsportartikelen te koop. Men kan ze in een vochtige omgeving (bijvoorbeeld in een bak met vochtig zaagsel) in leven houden. Na enige tijd verpoppen de larven (maden) en worden volwassen vliegen. De larven dienen dus in een afgesloten ruimte gebracht te worden (ventilatie!).

B. De meeltor (*Tenebrio molitor*): made, pop, imago
Deze larven (meelwormen) zijn als voedsel voor huisdieren te koop in zaadhandels, dierenwinkels, etc. Bewaard in meelproducten (haveremout, Brinta-korrels), bij kamertemperatuur en niet te licht, gaan zij na enkele dagen verpoppen en ontstaan na ± 3 weken de imago's. Bij de poppen is de huid enigszins doorzichtig en vormt als het ware een afdruk van de inwendige opbouw van de pop.

C. Het fruitvliegje (*Drosophila melanogaster*): made, pop, imago
Zie E-29 en figuur 49.

D. De wandelende tak (*Carausius morosus*): ei, vervellingsstadia, imago
a. eieren

De eieren kan men rechtstreeks in de permanente kweekbak (zie b) brengen. De eieren uit de eigen kweek kan men het best iedere 1-2 maanden van de bodem verwijderen en apart uit laten komen in bijvoorbeeld een plastic bakje of inmaakglas. De eieren worden hierin met tussenruimten over de bodem uitgespreid, iedere 2 dagen met wat water besproeid en bij 20-25° C geplaatst. Voor de ventilatie is het voldoende de bovenzijde van de 'kraamruimte' met fijn gaas af te dekken (kleinste maaswijdte 1,5 mm; door grotere openingen ontsnappen de jongste larvale stadia). Men kan een aantal of alle larven na enige tijd overbrengen in de kweekbak en aldus grootte en samenstelling van de populatie regelen (zie **d**). Zo gauw er larven zijn, deze voedsel geven (zie **c** en **d**).

b. kweekbak

Maximale inhoud naar keuze, minimale inhoud ca. 10 liter. Doorzichtige wanden, één wand of het dak voorzien van gaas (let op maaswijdte!). De bodem hoeft niet bedekt te worden. Goede toegankelijkheid van de bak is gewenst, iedere 2 dagen de inhoud met wat water besproeien. Temperatuur 20-25 °C. Bak niet te donker plaatsen.

c. voedsel

Verse bebladerde twijgen van klimop, Tradescantia, linde, roos, rode beuk of boerenkool. Andere planten zelf uitproberen. Plaatsing van de twijgen in een erlenmeyer met water verlengt de versheid. Bovenzijde erlenmeyer afdekken, zodat er geen dieren in kunnen vallen. Afgevreten of verwelkte bladeren met spoed vervangen. De dieren nooit langer dan één nacht zonder voedsel laten (zie **d**).

d. kannibalisme

Zo gauw voedselgebrek optreedt — en in een dichtbevolkte populatie is dat vrijwel onvermijdelijk — worden vervellende dieren door soortgenoten aangevreten. De jongste stadia zijn hierbij het meest agressief.

E. De huiskrekkel (*Gryllus domesticus*): ei, vervellingsstadia, imago

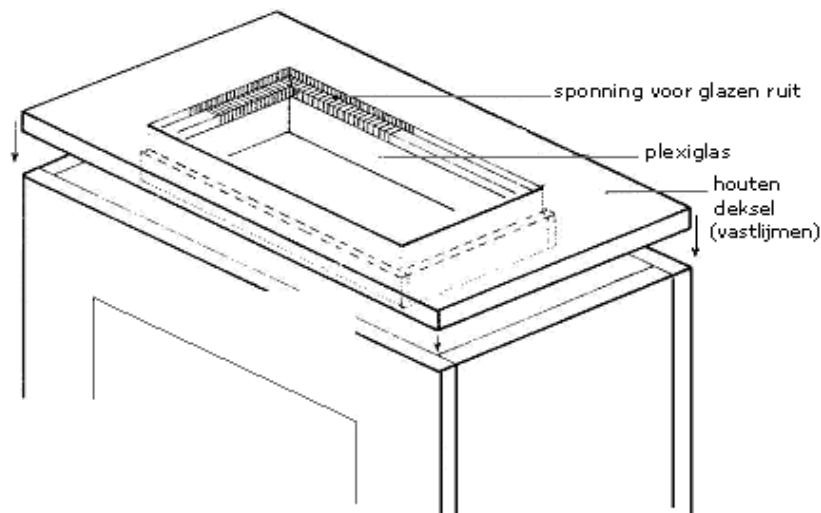
Hoewel ze onschadelijk zijn, is het feit dat ontsnapte krekels zich in het schoolgebouw weten te handhaven aanleiding er op te wijzen dat eventuele invoering van de huiskrekkel geheel op eigen verantwoording geschiedt. Men dient zelf te beoordelen of men dit dier in plaats van of naast de wandelende tak wenst te gebruiken en in zodanige omstandigheden verkeert dat invoering geen problemen zal opleveren. Wij wilden echter onderstaande gegevens niet achterhouden, omdat de huiskrekkel zeer gemakkelijk gekweekt kan worden en voor het onderwijs zeer bruikbaar kan zijn.

De krekels vormen met de sabelsprinkhanen een onderorde van de grote orde Sprinkhanen (Saltatoria). Bij de sabelsprinkhanen en krekels hebben de ♀♀ een duidelijke legboor en beide sexen hebben vrij lange antennen.

Er bestaan tussen de sabelsprinkhanen (Locustidae) en de krekels (Gryllidae) grote verschillen in uiterlijk. Toch zijn ze principieel weinig verschillend. De krekels omvatten een groep van ongeveer 1200 soorten.

In Nederland is de groene sabelsprinkhaan algemeen bekend; van de krekels vinden we de veld- en boskrekkel buiten. Krekels, waarvan het mannetje in de ingang van zijn hol zit te zingen. De huiskrekkel (*Gryllus domesticus*, *Achetes domesticus* L.) verlangt zeer veel warmte, vandaar dat we deze dieren veel vinden in bakkerijen. De mannetjes zijn voorzien van speciale organen om geluid te maken. In de basis van de rechter voorvleugel bevindt zich een hard vliesje, waarlangs een lijst met scherpe en harde tanden staat. Ze wrijven een ader van de andere vleugel langs deze getande lijst, waardoor geluid ontstaat. Het harde vlies (vleugelmembraan) versterkt de trillingen. Het gehoororgaan ligt in het basale deel van de schenen van de voorpoten. Het zijn rijen zintuigcellen met bijbehorende zenuwen die in holtes liggen, welke met de buitenwereld in verbinding staan door een nauwe spleet. Het voorborststuk is beweeglijk; de voorvleugels zijn smal en leerachtig, terwijl de achtervleugels breed en sterk gaderd zijn. De achterpoten zijn springpoten met sterk ontwikkelde dijen. Aan de punt van het achterlijf vinden we een paar gelede aanhangsels of cerci.

De gedaanteverwisseling is onvolkomen, dat wil zeggen dat de larve via een serie vervellingen (ongeveer 10) het volwassen stadium (imago) bereikt. Larven en imago's hebben dezelfde leefwijze. Eieren worden afgezet in het substraat. Ze komen na 14 dagen uit. Na 8 weken zijn de dieren volwassen en geslachtsrijp.



Figuur 28. Constructie van de bovenkant van een kweekkast voor huiskrekels.

Huiskrekels zijn zeer gemakkelijk te kweken, zo gemakkelijk dat een kweek verschillende jaren in stand blijft zonder dat dit te veel werk vereist. In een kweek zijn krekels voorhanden van allerlei grootte en ze vormen daardoor een uitstekend voedsel voor alle terrariumdieren, vissen (vooral kleine exemplaren) en vogels. Behalve als voedsel voor andere dieren zijn krekels op school te gebruiken om de onvolkomen gedaanteverwisseling te laten zien en voor gedragsstudies: ze zijn onderling nogal aggressief en vertonen — begeleid door zang — territoriumverdediging en balts. (Biothema 5, pag. 142 e.v.).

Ontsnapte krekels richten geen schade aan, noch in het terrarium, waar ze juist oud voedsel en uitwerpselen opvreten, noch in huis of in de school. Meestal zoeken ze na ontsnapping de buizen van de verwarming op. Men kan ze — als men dat wil — terugvangen met behulp van glazen potten waarin een stukje brood of fruit als aas gedaan is. Men zet de potten schuin tegen de muur opdat de krekels er wel via de muur in kunnen maar er niet uit kunnen: ze kunnen niet tegen de glazen wand omhoog kruipen.

Huiskrekels kunnen gekweekt worden in aquaria of in een zelfgemaakte behuizing van hout, gelijmd glas of perspex ter grootte van 60 x 40 x 40 cm. De kweekbak dient hermetisch gesloten te zijn: jonge krekels zijn zeer klein en kunnen door de kleinste openingen ontsnappen. Ventilatiegaten moeten voorzien zijn van zeer fijnmazig gaas (gaas dat gebruikt wordt voor benzinefilters bij auto's). Beter is het de ventilatiegaten onbereikbaar te maken voor krekels door glas te gebruiken en dat zodanig aan te brengen dat de krekels eerst dit glas moeten oversteken om de ventilatiegaten te kunnen bereiken; er is dan geen gaas nodig. Bij gebruik van een aquarium is het voldoende een glazen dekruit te gebruiken die van ventilatieopeningen is voorzien.

Een houten behuizing wordt gemaakt van multiplex 15 mm, goed glad en droog. De wanden worden met koudlijm gelijmd en eventueel geschroefd. De voorzijde is eventueel te voorzien van een ruit. Men maakt een gat, bijvoorbeeld ter grootte van 40 x 25 cm, voorzien van een sponning waarin een glazen ruit past, die met een lijst vastgezet wordt. Lijsten lijmen en spijkeren.

In de deksel komt een opening van ongeveer 40 x 20 cm, voorzien van een sponning waarin een glazen ruit precies past. Ruit voorzien van een greep. In deze ruit kunnen ventilatiegaten geboord worden, die niet van gaas voorzien behoeven te worden als men de volgende constructie aanbrengt: Binnenwaarts van de opening waar de glazen ruit in past maakt men van plexiglas opstaande randen die verhinderen dat de dieren bij deze opening kunnen komen (figuur 28). Het is ook mogelijk een gedeelte van het vaste deksel scharnierend te maken. De moeilijkheid is echter het draaiend gedeelte goed te

laten sluiten, tenzij men de gehele bovenrand aan de binnenzijde van stroken glas voorziet. Buitenzijde van de kist vernissen; de binnenzijde behandelen met epoxyharsverf (wit) of strijkbare plastic. Een op deze wijze gebouwde kist is praktisch onbepaald houdbaar. Voor verwarming gebruikt men twee 60 Watt lampen die men aan de zijwanden monteert en in serie schakelt: men hoeft dan niet om de haverklap lampen te vernieuwen; lampen op halve spanning brandend hebben een lange levensduur. Men kan op deze wijze gemakkelijk een temperatuur handhaven van 30 °C. Bij gebruik van aquaria dient men de bak aan de buitenzijde te bekleden met tempex. Dit is vooral van belang op scholen, waar in de vakantie de verwarming uitgeschakeld wordt. Als substraat gebruikt men een laag turfmoel (en stukken turf) van enkele centimeters dik. Eventueel de turf mengen met zand. De ruimte dient vochtig gehouden te worden. Krekels drinken condensdruppels.

Krekels eten alles: sla, wortels, fruit, zemelen en droog brood. Men dient echter op te passen dat er geen te grote vochtigheid heerst als men dit gevarieerd voedsel aanbiedt in verband met het optreden van schimmels. Zeer goede resultaten heeft men als men voedert met gemalen rattepijp (geperste voederkorrels voor ratten, muizen, hamsters en konijnen, 16 mm, merk Muracon, bij de dierenhandel verkrijgbaar). De gemalen rattepijp mengen met gistocal (1 : 1). Dit voedsel aanbieden in petrischaal. (Andere dieren eten dit voedsel ook: schildpadden indien dit poeder aangelengd is met water). Zeer goede resultaten worden ook verkregen bij voeding met Tetramin.

Om de dieren te vangen leggen we bamboehuisjes, eenzijdig gesloten in de kweekkist. De dieren kruipen in de huisjes. Men hoeft ze slechts leegte schudden bijvoorbeeld in een 2 liter inmaakpot, waarna men gemakkelijk de dieren kan sorteren op grootte. Om tere dieren niet te beschadigen kan men pincetten maken van blad(veren)staal van een breedte van 2 mm en een dikte van 0,2 mm. Twee stukken van 10-12 cm aan elkaar solderen. In plaats van bamboebuisen kan men ook melkflesjes in de kweekkist leggen. Melkflessen direct rechtop zetten; de krekels kunnen er dan niet meer uit.

Benodigdheden:

- kweekbakken met maden van blauwe vlesvlieg, meeltor, fruitvliegje.
- alle ontwikkelingsstadia van wandelende takken.
- alle ontwikkelingsstadia van de huiskrekel.
- petrischalen.
- loep.
- microscoop.

Uitvoering:

- bestudeer made, pop en imago van de blauwe vlesvlieg, de meeltor en het fruitvliegje. Teken.
- bestudeer eieren, lege eischalen, verschillende larvale stadia en imago's van wandelende takken en huiskrekels.

Vragen:

1. Welk type metamorfose vertonen deze insecten?
2. Wat zijn de donkere puntjes die bij de poppen van de meeltor langs de zijkant zichtbaar zijn?
3. Op welke wijze(n) zijn de poppen van de onder A en B genoemde soorten tegen vijanden beschermd? (Raak de poppen zacht aan.).
4. In de populatie wandelende takken zijn vrijwel zeker geen ♂♂ exemplaren aanwezig. De ♀♀ kunnen zich alléén voortplanten. Hoe heet het hier optredende verschijnsel?
5. Zijn er meer soorten organismen die het vertonen?

E-14 Embryologie van de kip

Inleiding

Vogeleieren zijn — evenals die van reptielen — rijk aan eigeel. Op de grote dooier, die een deel van de eicel is, zit de kiemschijf. Daarin versmelt de kern van de eicel bij de bevruchting met de kern van de zaadcel. De eerste delingen, tot aan een ontwikkelingsfase van verscheidene honderden cellen, hebben nog in het lichaam van de hen plaats. Dan wordt de ontwikkeling tot aan het begin van de bebroeding onderbroken. Uit de kiemschijf ontstaat de kiem (= embryo) en later de jonge vogel in het ei (= foetus). Bij deze ontwikkeling wordt de inhoud van de dooierzak opgenomen en bereikt via bloedvaten het lichaam van het embryo. Het eiwit, of althans een rest daarvan, komt tegen het einde van de ontwikkeling in de amnionzak terecht, van waaruit het door de snavel en de anus van de jonge vogel als eerste maaltijd in de darm terechtkomt. Vaak blijft een deel van de dooier — soms $\frac{1}{3}$ deel van de oorspronkelijke massa — onder de buik van het vogeljong achter en wordt pas na het uit het ei komen opgenomen.

Veel nestvlinders nemen pas na 2-3 dagen voedsel op.

Gedurende de ontwikkeling onttrekt het lichaam van het jong kalk aan de schaal van het ei en gebruikt dat voor de opbouw van het skelet. Daardoor wordt de schaal van het ei dunner. Poriën in de kalkschaal (onderzoek deze met een loep!) laten kooldioxyde, zuurstof en water door.

Enkele dagen voordat het jong uit het ei komt groeit bij vogels een hoornachtig uitsteeksel op de bovensnavel: de eitand. Kort nadat deze gevormd is opent het vogeljong daarmee de luchtkamer en nu kan ademhaling via de longen optreden. Terwijl het jong in het ei ronddraait maakt het met de eitand een reeks scheurtjes, zodat de eischaal aan de stompe pool cirkelvormig wordt doorbroken. Bij grote vogels kan dit uit het ei kruipen twee a drie dagen duren. De bestudering van de ontwikkeling van het embryo van de kip is vanwege zijn uitgebreidheid in twee delen gesplitst: de ontwikkeling gedurende de eerste 60 uur en de ontwikkeling na 3, 4, 5 en 6 dagen.

Benodigheden:

- bevruchte kippeneieren (kunnen van een pluimveevermeerderingsbedrijf worden betrokken).
- eierdozen van geperst karton of plastic, zoals deze bij het transport van eieren gebruikt worden, broedstoof.
- pincet.
- schaar.
- losse ijzerzaagjes (zonder houder).
- Psteurse pipet.
- bekerglas of jampot.
- kleine petrischalen of horlogeglazen.
- agar.
- neutraalrood of nijlblauwsulfaat.
- fysiologische zoutoplossing (bevat NaCl, KCl en CaCl₂).
- hardgekookte eieren.
- ringen van stevig tekenpapier.
- objectglaasjes.
- loep
- microscoop.

Recepten:

a. Gekleurde agar voor het kleuren van de kippenembryonen

Voeg 4 gram agar (enige tijd laten weken) aan 100 ml kokend aqua dest. toe en blijf roeren tot alle agar is opgelost. Giet de warme agar-oplossing door een zeefje om eventuele klontjes te verwijderen.

Leg een aantal schone objectglazen in schone grote petrischalen of in een plastic bak. Zorg dat de petrischalen of plastic bak met objectglazen een temperatuur van 50 °C hebben (op waterbad), giet dan een dunne laag agar over de objectglazen en laat afkoelen. Zet het geheel 2 à 3 dagen stofvrij weg om te drogen.

Als de agar goed droog is, worden de objectglazen voorzichtig van hun ondergrond los gesneden en gedurende een of meer dagen in een 1% oplossing van neutraalrood (of nijlblauwsulfaat) geplaatst. Beide kleurstoffen zijn geschikt voor vitaalkleuring.

Kleuring met neutraalrood is reeds uitgetoet en geeft uitstekende resultaten.

Bij het maken van een 1% neutraalroodoplossing doet men er goed aan deze, nadat goed geschud is, af te filtreren. Tijdens het kleuren van de agarplaatjes het kleurbakje afsluiten om verdamping tegen te gaan, daar anders alsnog neerslag ontstaat.

Na het kleurbad de glaasjes afspoelen in aqua dest. en stofvrij laten drogen.

Als ze droog zijn kunnen ze bijna onbepaald voor later gebruik worden bewaard.

Gekleurde agarplaatjes ongeveer een half uur voor het gebruik bevochtigen met aqua dest. en met een scheermesje schijfjes van 1 cm² en reepjes van ongeveer 6 mm breed maken. Deze vlak voor het gebruik met een scheermesje van het objectglas afschrapen.

b. Papierringen

Om het embryo van de dooier te verwijderen gebruikt men ringen van stevig niet glad papier. Voor embryonen tot 40 uur gebruikt men ringen met een binnendiameter van 13 mm en een buitendiameter van 23 mm; tussen 40 en 50 uur worden ringen gebruikt met een binnendiameter van 17 mm en een buitendiameter van 27 mm (zie figuur 29).

c. Fysiologische zoutoplossing

De fysiologische zoutoplossing volgens Ringer die speciaal geschikt is voor kippenembryonen is als volgt samengesteld:

NaCl	7	gram
KCl	0,42	gram
CaCl ₂	0,24	gram
aqua dest.	1	liter

De zoutoplossing moet bij gebruik zo nauwkeurig mogelijk een temperatuur van 38 °C hebben. Tijdens het bestuderen van de embryo's moet deze temperatuur worden gehandhaafd.

Vorbereiding:

a. Het kippenembryo gedurende de eerste 60 uur van zijn ontwikkeling

Het bebroeden van de eieren

Aan 2 leerlingen wordt tijdens het practicum één bebroed ei ter bestudering uitgereikt. Uiteraard worden bevruchte eieren gebruikt. Omdat tussen de bevruchte ook onbevruchte eieren voorkomen en tijdens het bebroeden met een zekere mortaliteit rekening moet worden gehouden verdient het aanbeveling 2x zoveel eieren aan te schaffen en te bebroeden als nodig zijn. De levensvatbaarheid van de eieren loopt bij overmatig schudden terug.

Bevruchte eieren kunnen na het leggen enige tijd (7-14 dagen) bewaard worden voordat met het bebroeden wordt begonnen. Ze kunnen het best bij een temperatuur

van 7-15 °C bewaard worden. Indien de eieren langer dan een week nadat ze gelegd zijn bewaard worden, vermindert de levensvatbaarheid van de embryo's sterk. Het bebroeden van de eieren dient in de drie dagen voorafgaand aan het practicum op zodanige tijdstippen te worden begonnen, dat verschillende stadia van 20 uur (niet korter!) tot en met 60 uur voorhanden zijn (zie 'tijdschaal' van de embryonale ontwikkeling van de kip op pagina 68). Daar het bebroeden gedurende de eerste week, zonder al te veel schade voor het embryo, enige tijd (max. 24 uur) kan worden onderbroken, kan men een schema ontwerpen dat het mogelijk maakt op het practicum te beschikken over zo goed mogelijk in de aangegeven periode (20-60 uur) gespreide stadia zonder dat 's nachts eieren behoeven te worden ingezet. Bij onderbreking van het bebroeden moeten de eieren worden bewaard bij een temperatuur onder 25° C doch boven 10 °C, De beste temperatuur voor het bebroeden is 38 °C (37-39 °C) met een relatieve luchtvochtigheid van 50-60%. Om er voor te zorgen dat voldoende zuurstof de schaal kan passeren kan het ei tijdens het bebroeden horizontaal in een eierdoos worden gelegd. De eieren moeten tijdens het bebroeden tenminste tweemaal per dag afwisselend met de wijzers van de klok mee en tegen de wijzers van de klok in worden gedraaid (tot de 18e dag) (90° draaiing om de lengteas). Zet met potlood een kruis op het ei om telkens te weten in welke richting gedraaid moet worden. Schrijf er ook de datum en het tijdstip van inzetten op.

N.B. Vanaf de dag voor het practicum worden de eieren niet meer gedraaid.

b. Het kipeëmbryo na 3, 4, 5 en 6 dagen van zijn ontwikkeling

Zet ook hier 6, 5, 4 en 3 dagen voor de aanvang van het practicum 2x zoveel eieren in de broedstoof als nodig zijn. Handel verder zoals vermeld onder B.

Uitvoering:

A. De ontwikkeling van het kippenembryo tussen 20 en 60 uur bebroeden

a. Algemeen

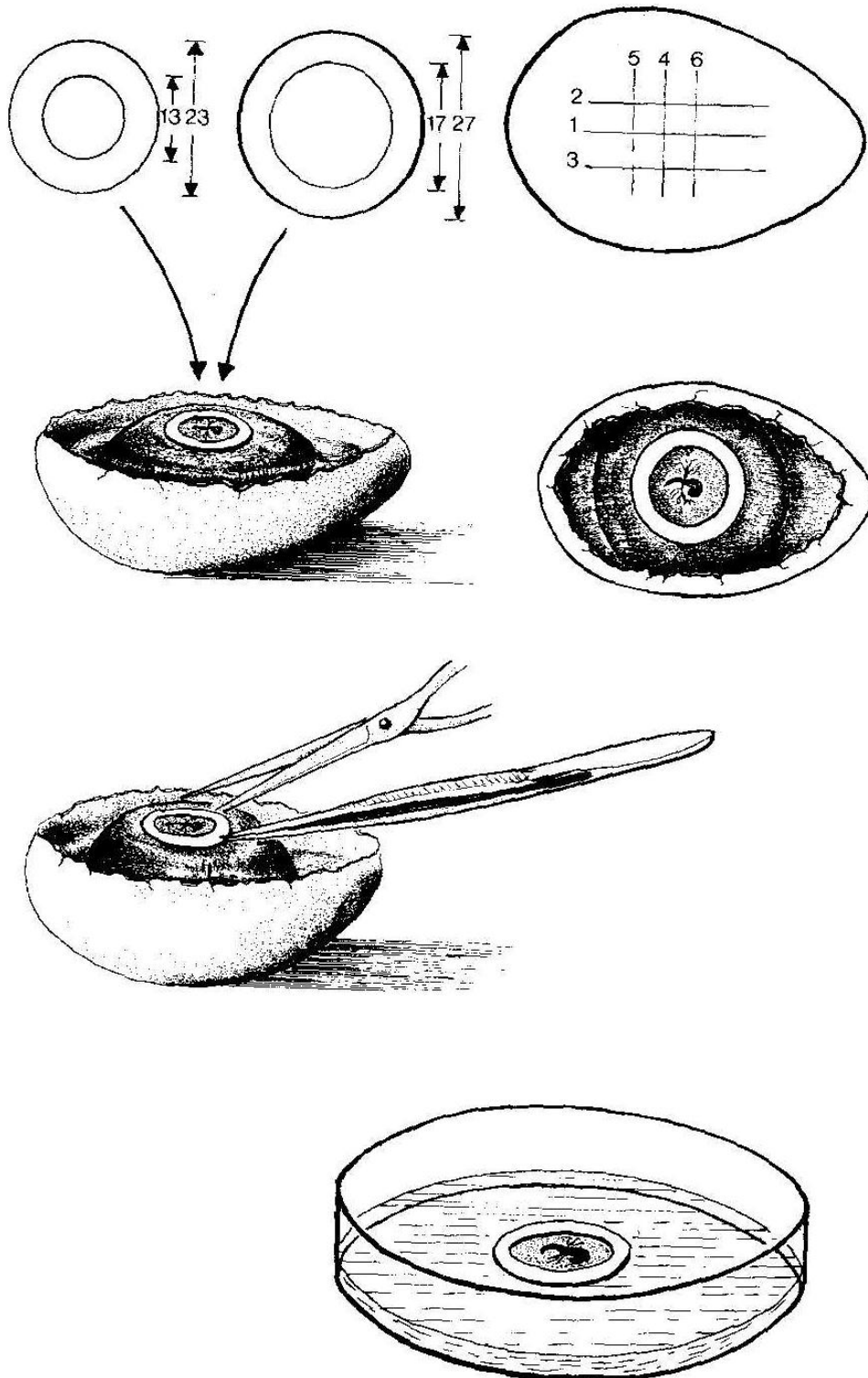
De eieren, die verschillende tijden en korter dan 60 uur zijn bebroed, worden over ze leerlingen verdeeld met dien verstande dat door uitwisseling van 'preparaten' iedereen alle stadia kan bestuderen. Op de dag van het practicum worden de eieren niet meer gedraaid. Bij het uit de broedstoof halen van de eieren wordt direct met een potlood, ballpoint of viltstift aangetekend welke zijde boven lag. Deze zijde wordt bij het transport en de verdere behandeling boven gehouden.

b. Het openen van het ei

Leg het ei voor de verdere behandeling horizontaal in een eierdoos: het ligt daarmee goed vast en eventueel later uitstromend eiwit wordt in de doos opgevangen.

Het openen van het ei kan op verschillende manieren gebeuren:

1.
 - zaag met een ijzerzaagje voorzichtig gleuven in de schaal, zonder daarbij de onderliggende schaalvliezen te beschadigen. De volgorde waarin de gleuven dienen te worden aangebracht is in figuur 29 door cijfers aangegeven.
 - pik de zo gesneden vierkantjes met een pincet weg: schaalvliezen ook nu zo mogelijk heel laten.
 - knip de eivliezen open wanneer alle schaalstukjes verwijderd zijn. Als bij het verwijderen van de schaal risico ontstaat voor het beschadigen van de dooier, dan eerst eiwit wegzuigen met een druppelpipet (wijde opening) en daarna pas verder gaan.



Figuur 29. Het openen van bebroede eieren en het transport van het embryo.
 Links boven: de maten van de papieren ringen, nodig voor het transport van het embryo.
 Rechts boven: de volgorde van het aanbrengen van de zaagsneden voor het openen van het ei.

- prik de scherpe punt van een schaar aan de stompe kant in het ei (niet te diep!).
 - knip de schaal dan voorzichtig rondom open op een zodanige wijze dat de dooier niet beschadigd wordt en een resultaat wordt verkregen zoals aangegeven in figuur 29.
- 3.
- wrijf met een in 4N HCl gedrenkt watje zolang over de bovenzijde van het ei tot de schaal al bruisend is opgelost (eventueel gebruik maken van plastic handschoenen). Men kan de schaal ook laten oplossen door het ei met de bovenzijde in de 4N HCl te leggen. Men moet dan het ei wel zo nu en dan afspoelen en de uit de schaal vrijkomende eiwitten afwrijven, daar anders het proces tot stilstand komt. In ieder geval moet na behandeling met HCl zorgvuldig worden afgespoeld met de fysiologische zoutoplossing.
 - knip pas daarna de eivliezen open.
 - zuig in alle 3 de gevallen het overtollige eiwit weg met behulp van de druppelpipet (wijde opening!), waarbij deze zo ver mogelijk van de dooier verwijderd tegen de schaal wordt gezet. Het dooieroppervlak eventueel 'schoon' spoelen met fysiologische zoutoplossing (38 °C).

c. Het kleuren van het embryo

In embryonen van 36 uur en vroeger is weinig of geen rood bloed aanwezig; ze zijn daarom zonder kleuring moeilijk te zien. Aan de bovenzijde van de dooier bemerkt men waarschijnlijk een gevlekt gedeelte; het embryo is het wat meer helder gebied in het centrum daarvan.

De kleurmethode is slechts bruikbaar voor embryonen die niet langer dan 50 uur zijn bebroed. Ga als volgt tewerk:

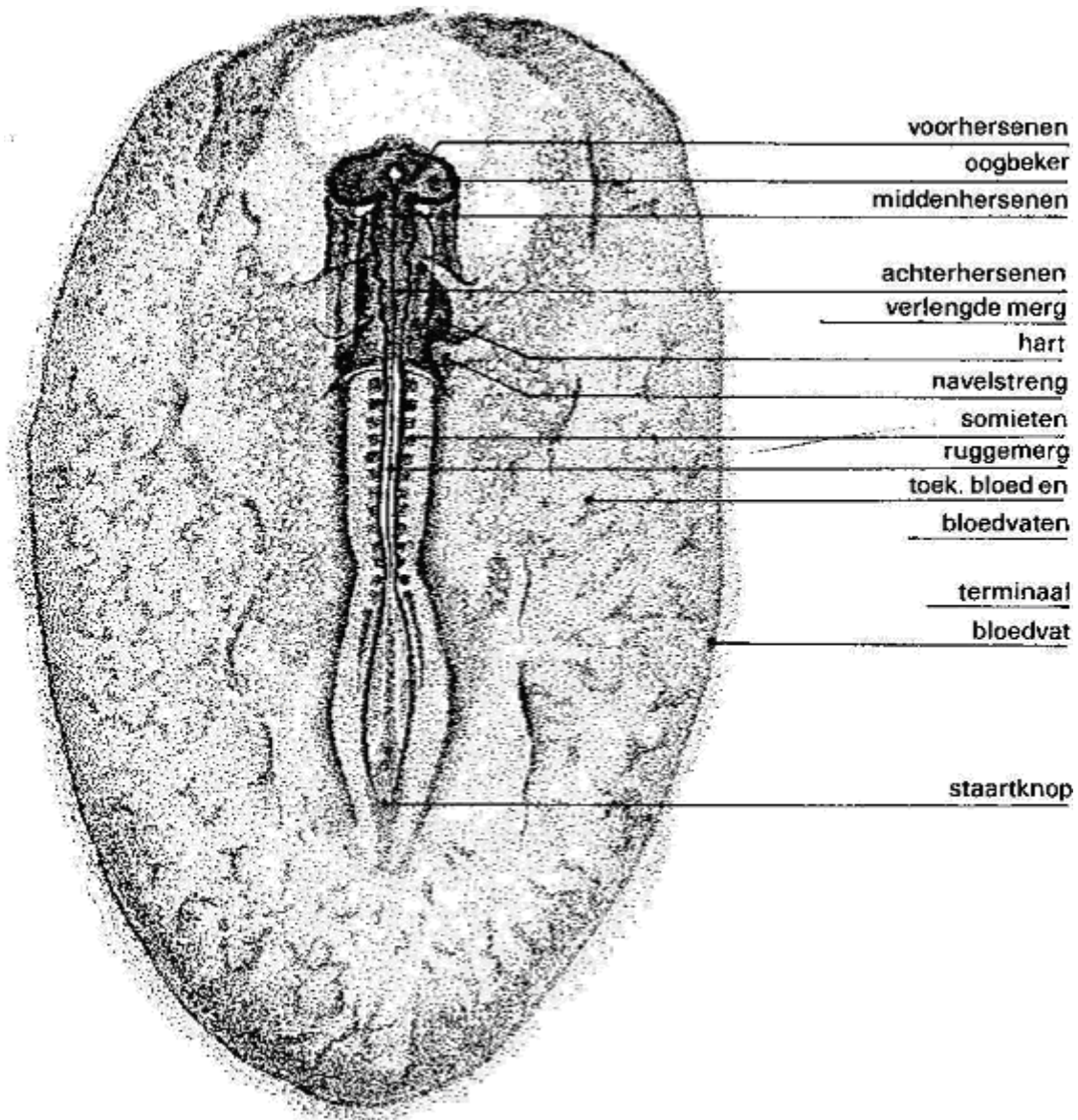
- leg een voorgeweekt gekleurd agarvliesje op de plaats van de dooier waar men denkt dat het embryo ligt; laat het ongeveer 3 minuten ongestoord liggen.
- voorkom tijdens deze 3 minuten dat de bovenzijde van het agarvliesje uitdroogt door eventueel met fysiologische zoutoplossing te druppelen.
- verwijder het vliesje voorzichtig met een pincet. Als het dooieroppervlak niet te nat is geweest, is het embryo nu gekleurd. De ingetrokken kleurstof (neutraalrood) verdeelt zich nog enige tijd na het verwijderen van het agarvliesje over het embryo, waardoor het beeld beter wordt.

d. Het los prepareren en transporteren van het embryo

- leg nu een papierringetje zodanig op de dooier, dat het embryo zo goed mogelijk in de opening komt te liggen. Het ringetje dient ervoor om het dooiervlies uitgespannen te houden. Het is daarom belangrijk dat het goed aan het dooieroppervlak 'hecht'. Zorg er daarom voor, dat bij het opleggen van het ringetje het dooieroppervlak niet te nat is (figuur 29).
- knip vervolgens langs de buitenzijde van de ring het dooiervlies door en breng ring + embryo met behulp van een of twee pincetten voorzichtig over naar een kleine petrischaal met fysiologische zoutoplossing (38° C) (figuur 29). Bewaar het ei nog even: zie de vragen hieronder.
- vervang de zoutoplossing in het petrischaaltje als deze troebel wordt door verse zoutoplossing (met behulp van een druppelpipet).
- bestudeer de preparaten bij doorvallend licht met een goede loep. Maak gebruik van de hierna volgende figuren 30 en 31 en de tijdschaal op pagina 68.
- plaats het petrischaaltje vervolgens op de objecttafel van een microscoop en bestudeer de afzonderlijke organen met de zwakste vergroting.
- goede preparaten worden tussen de verschillende groepen leerlingen uitgewisseld.

Opdrachten en vragen:

1. Waarom moet het ei vanaf een dag voor het practicum tot en met het prepareren in één bepaalde stand gehouden worden?



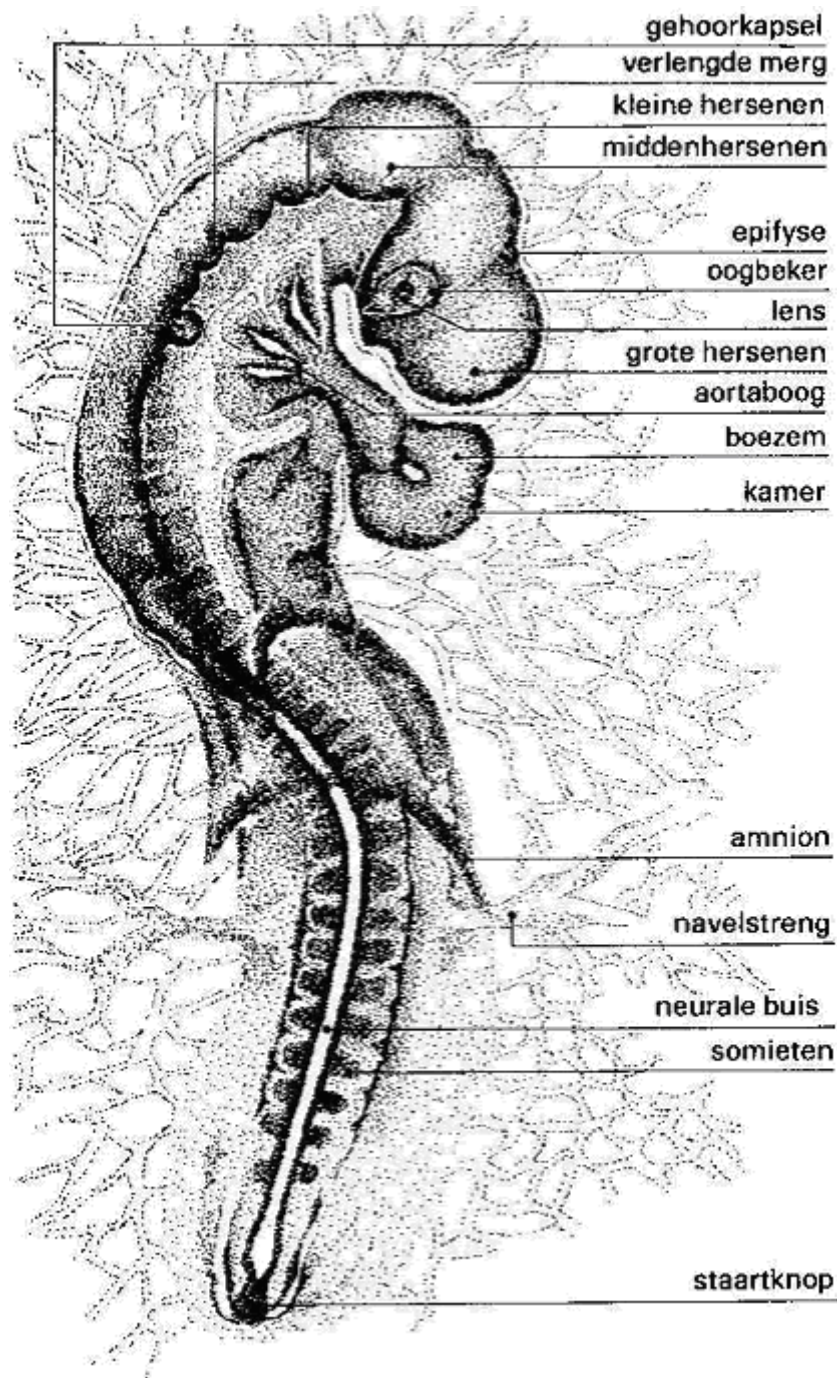
Figuur 30, Embryo van de kip na 33 uur bebroeden (n. Freeman e,a. 1963).

In dit stadium is het embryo nog niet 'volledig'. Het deel dat gevormd is bepaalt zich slechts tot de kop en de nek van het toekomstige kuiken. De meer naar achteren gelegen delen van het lichaam worden gedurende de volgende 15-20 uur aangelegd.

Het embryo ligt nu uitgespreid op het oppervlak van de dooier; de randen van het toekomstig lichaam vormen nog een geheel met de omgevende laag levend weefsel, de dooierzak, die uitgroeit over de dooier.

De buitenste lijn (terminaal bloedvat) geeft de grens van de groeiende dooierzak aan; bij 33 uur is de diameter van de dooierzak ongeveer 1 cm.

Op de dooierzak veranderen een groot aantal cellen in bloedlichaampjes en bloedvaten worden gevormd, die via de navelstreng in verbinding treden met bloedvaten die naar het hart van het embryo leiden.



Figuur 31. Embryo van de kip na 52 uur bebroeden (n. Freeman e.a. 1963).

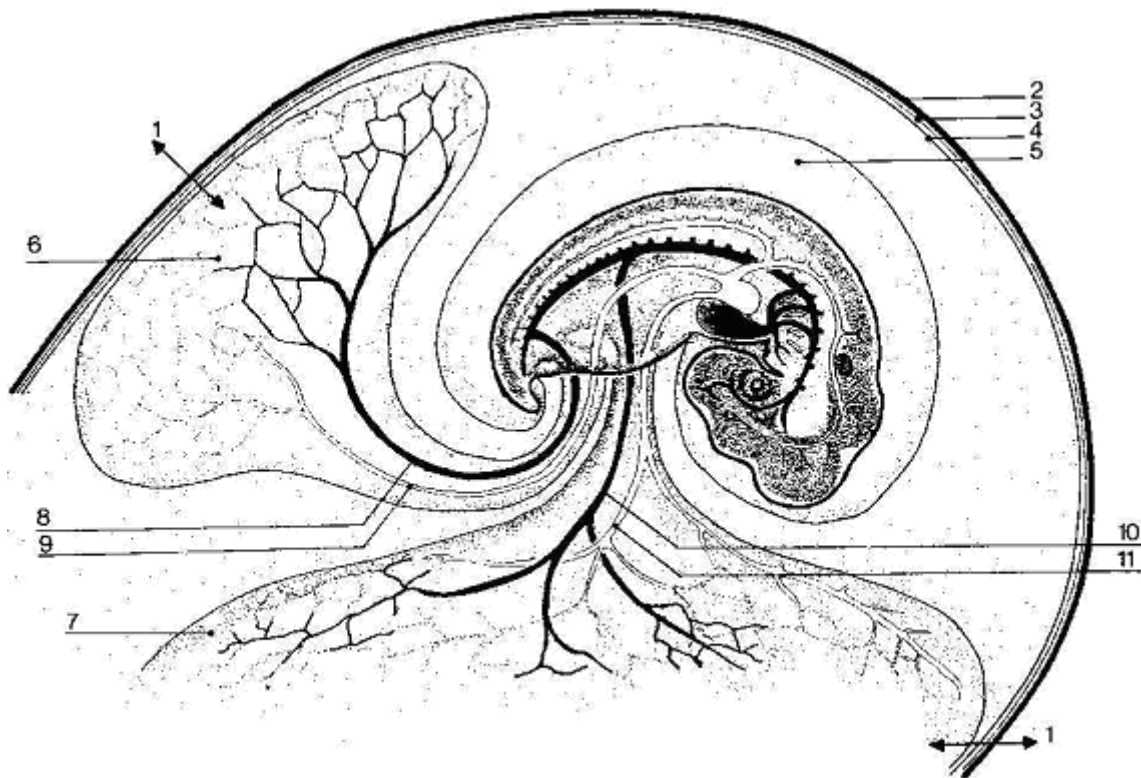
De diameter van dooierzak is nu ongeveer 2 cm..

Deze figuur laat verschillende belangrijke veranderingen zien die tussen 33 en 52 uren tot stand komen. Het lichaam van het embryo is nu 'compleet' en er begint een staart te verschijnen. De hersenen zijn nu voorover gebogen, zodat het bovenste deel tegen een lager deel is komen te liggen. Het embryo is gaan draaien, waardoor het voorste deel nu op de linkerkant ligt. Enkele uren later zal ook de rest van het lichaam gedraaid zijn. In dit stadium klopt het hart al 12 uur en is er een levendige circulatie van bloed door het lichaam en door het netwerk van bloedvaten op de dooierzak. De bloedvaten die bloed naar het hart vervoeren zijn nu in het lichaam opgenomen; men kan nog wel zien waar het bloed uit het lichaam komt (navelstreng). Het oog is veel verder ontwikkeld dan bij 33 uur. Het amnion, dat spoedig het hele lichaam zal omsluiten, heeft reeds de voorkant bedekt en zal dit naar achteren voort zetten.

2. Waarom wordt fysiologische zoutoplossing gebruikt?
3. Aan welke zijde van het ei ligt de luchtkamer?
4. Wordt de luchtkamer begrensd door twee vliezen of door één vlies en de schaal?
5. Ziet het eiwit er overal hetzelfde uit?
6. Zoek de hagelsnoeren op, die aan beide zijden van de dooier zitten.
Wat is de functie van de hagelsnoeren?
7. Kan men het hart, de hersenen, de toekomstige ogen en de somieten vinden?
8. Tel het aantal somieten. Men kan daarmee de nauwkeurige leeftijd van het embryo bepalen. Vanaf 21 uur bebroeden wordt per uur een somiet bijgevormd.
Vergelijk eventueel met figuur 30 en 31.
Welke leeftijd hebben de bestudeerde embryo's?
9. Probeer de in de tijdschaal aangegeven bijzonderheden zelf waar te nemen.
Noteer. (Figuur 33 tot en met 37).

B. Het kippeëmbryo na 3, 4, 5 en 6 dagen van zijn ontwikkeling

Ieder leerlingpaar krijgt een bepaald stadium van 3, 4, 5 of 6 dagen. Om alle stadia te kunnen bestuderen worden de preparaten uitgewisseld. Kleuring wordt niet toegepast.



Figuur 32. Embryo van de kip (± 5 dagen bebroed). De ligging van de vliezen en de ruimte die door deze vliezen omsloten wordt, alsmede de ligging van de bloedvaten.

1 = gasuitwisseling van zuurstof en kooldioxide, 2 = kalkschaal, 3 = schaalvlies, 4 = chorion, 5 = amnionholte, 6 = allantoïs, hierin hopen zich de afvalstoffen van de stikstofhuishouding op, 7 = dooier, 8 = ader in de navelstreng, 9 = slagader in de navelstreng, 10 = ader op de dooierzak en 11 = slagader op de dooierzak.

Uitvoering:

- open de eieren volgens de methoden die hiervoor onder A zijn beschreven.
- zuig met een druppelpipet een groot deel van het eiwit weg.
- bekijk met een loep het verloop van de bloedvaten. Laat, voordat men verder gaat, andere leerlingen het verloop van de bloedvaten zien en bestudeer dit ook bij de stadia die men zelf niet heeft.

Vragen:

10. Welke verschillen merkt men op?

11. Kan men het bloed in een bepaalde richting zien stromen?

- breng met de nodige voorzichtigheid embryo + dooier over in een petrischaal 9 cm Ø). Tracht de dooier heel te houden (let op de scherpe punten van de schaal). Probeer zó over te brengen dat het embryo boven blijft liggen.
- zuig met een druppelpipet voorzichtig de dooierzak leeg. Spoel eventueel met warme (38 °C) fysiologische zoutoplossing en houdt daarmee ook het embryo vochtig.
- tracht het aantal hartslagen per minuut vast te stellen. Vergelijk de gevonden frequentie met die welke bij andere of dezelfde stadia zijn gevonden,
- indien het hart niet meer klopt kan het soms weer gaan kloppen na 'hartmassage' met een fijne sonde.

Opdrachten en vragen:

12. Waar zou de hartfrequentie tijdens het prepareren van het ei door beïnvloed kunnen worden?

13. Welke verklaring kan men geven voor de vroege ontwikkeling van hart, bloed en bloedvaten?

14. Welke vliezen neemt men waar? (figuur 32).

15. Bestudeer de verschillende structuren en maak een tekening. Vergelijk de grootte van het oog met die van de kop. Let op de kleur van de ogen. Onderzoek of de aanleg van vleugels en poten waarneembaar is. Tracht bij embryonen van 5 en 6 dagen aan de buikzijde van het embryo, onder de plaats waar de bloedvaten uit het embryo komen, de zogenaamde allantoïs — een zakvormige uitgroeiing van de darm — te vinden. In de allantoïs worden door het embryo gevormde afvalproducten opgeslagen.

16. Waarom is bij zoogdieren de allantoïs minder belangrijk?

N.B. De embryonen kunnen geconserveerd worden in 70% alcohol (met Norit ontkleurde spiritus) of in 4% formaline.

De eerste dagen moet de vloeistof enkele malen verversd worden.

c. Onderzoek van een hardgekookt ei (eventueel thuis uit te voeren)

Verwijder de schaal en snijd het ei overlangs in tweeën. Vergelijk verschillende gehalveerde eieren met elkaar.

Vragen:

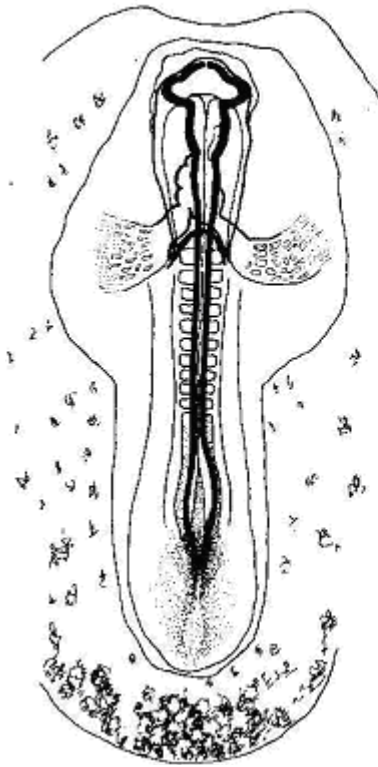
17. Ligt de dooier altijd in het midden van het ei?

18. Heeft de dooier overal dezelfde kleur? Waardoor wordt eventueel kleurverschil veroorzaakt? Welke functie?

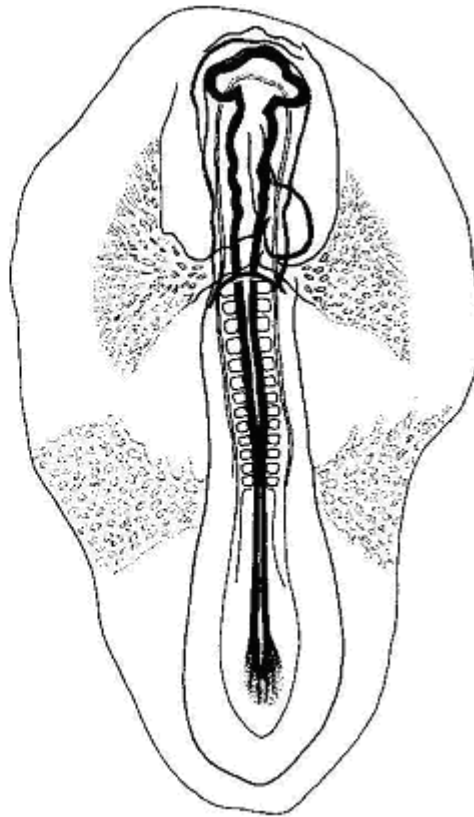
Tijdschaal van de embryonale ontwikkeling van de kip

Incubatietijd in uren*	Stadiumnr. volgens Hamilton en Hamburger	Aantal somieten	Bijzonderheden
18,5 ± 0,8	4	0	Maximale lengte: primitiefstreep: 2,2 mm lang. Schildvormige laag mesoderm naast de
20,1 ± 0,6	5-6	0	Primitiefstreep 1,9 mm lang. Neuraalplaat en neuraalgoot zichtbaar. De eerste somiet ontstaat gelijk met het ontstaan van de hoofdplooi (stadiumnr. 7).
23,6 ± 1,4	8-	3	Primitiefstreep 1,5 mm lang. Neuraalgoot begint in hersengedeelte te sluiten.
25,8 ± 1,4	8+	5	Primitiefstreep 1,2 mm lang. Neuraalgoot in hersengedeelte gesloten. Tussen de somieten begint de goot te sluiten. Grote dooieraderen ontstaan. Eerste begin van de hartaanleg.
31,4 ± 2,1	10	10	Primitiefstreep 0,6 mm lang. Drie hersenblaasjes zichtbaar. De eerste somiet begint te verdwijnen onder de lichaamplooi. Het hart begint zwak te kloppen. Begin oogontwikkeling. De kop buigt naar de buikzijde en zinkt in de dooier.
35,6 ± 3,4	11	13	Primitiefstreep 0,4 mm lang. Vijf hersenblaasjes zichtbaar. De hartslag wordt duidelijker. Het hart ligt rechts van het embryo. De tweede somiet verdwijnt onder de lichaamplooi. De kop buigt verder en begint te draaien om de lengte-as. Voor het hoofd begint de amnionplooi zich te ontwikkelen.

* N.B. De incubatietijden zijn gemiddelde tijden naar gegevens van Duval, Huettner, Patten en Lillie. Afhankelijk van temperatuur, vochtigheid en ras kan de ontwikkeling sneller of langzamer verlopen. De omstandigheden in schoolbroedstoven zijn over het algemeen zodanig dat de ontwikkeling langer duurt dan normaal.



Figuur 33. Embryo van de kip. Stadium 10 uit de tijdschaal, het aantal somieten bedraagt 10 (n. Freeman e.a. 1963).



Figuur 34. Embryo van de kip. Stadium 11 uit de tijdschaal, het aantal somieten bedraagt 13 (n. Freeman e.a. 1963).

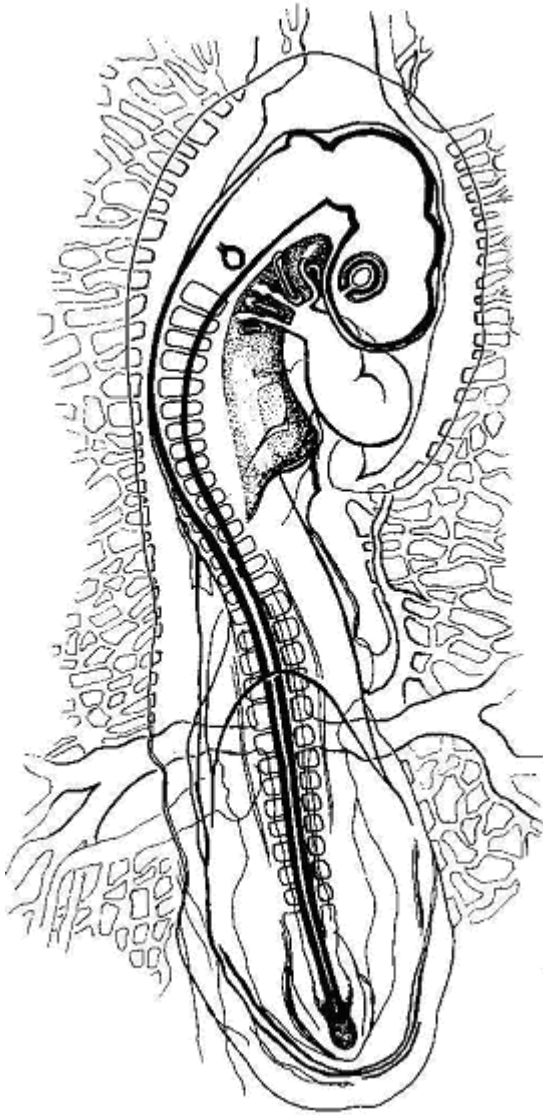
Incubatietijd in uren*	Stadiumnr. volgens Hamilton en Hamburger	Aantal somieten	Bijzonderheden
40,6 ± 3,7	12+	17	<p>Primitiefstreep 0,2 mm lang.</p> <p>De voorhersenen staan ten gevolge van de buiging in een hoek ten opzichte van de achterhersenen.</p> <p>Het hart klopt en de aorta ontstaat.</p> <p>Ter hoogte van somiet 16 en 17 zijn de dooier-slagaders zichtbaar.</p> <p>De derde somiet verdwijnt onder de lichaamsplooi.</p> <p>Begin van de ooglensvorming.</p> <p>Het gehoorkapsel ontstaat.</p> <p>De kopbuiging is ongeveer 90°, de kop ligt op zijn linkerzijde.</p> <p>Het amnion groeit terug over de voorhersenen.</p> <p>De primitief streep verdwijnt en gaat over in de staartknop.</p>



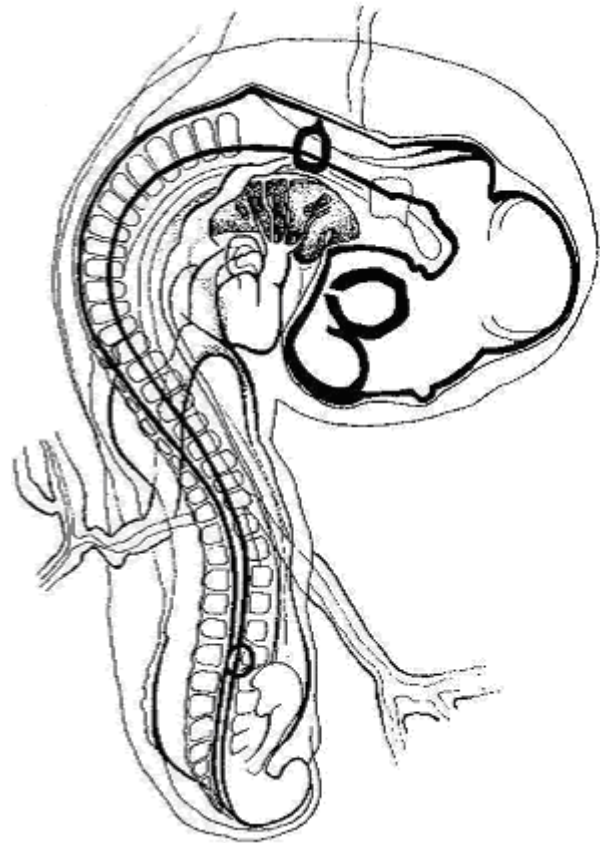
Figuur 35. Embryo van de kip. Stadium 15 uit de tijdschaal, het aantal somieten bedraagt 25 (n. Freeman e.a. 1963).

Incubatietijd in uren*	Stadiumnr. volgens Hamilton en Hamburger	Aantal somieten	Bijzonderheden
45,9 ± 2,1	14+	21	De voorhersenen staan in een rechte hoek ten opzichte van de achterhersenen en worden relatief groter. De dooierslagader ligt tussen somiet 17 en 19. De vierde somiet verdwijnt. De achterhersenen en de eerste somieten zijn door het amnion bedekt. Er is een duidelijke staartknop.
48,6 ± 2,1	15	24	Het telencephalon is gescheiden van het diëncephalon. De eerste somieten beginnen te differentiëren. Er zijn twee aortabogen (+ kieuwbogen). De dooierslagaders liggen tussen somiet 18 en 20. De lichaamsplooi bereikt somiet 5 en 6. Door de kopbuiging komen de voorhersenen tegen het hart te liggen. De amnionplooi loopt van somiet 6 tot 13.

Incubatietijd in uren*	Stadiumnr. volgens Hamilton en Hamburger	Aantal somieten	bijzonderheden
51,3 ± 1,8	16	27	De differentiatie van de somieten bereikt somiet 20. De derde aortaboog (+ kieuwboog) ontstaat. De dooierslagaders liggen tussen somiet 19 en 21. De lichaamsplooi ligt tussen somiet 7 en 10. De ooglen laat los van het ectoderm, de ogen liggen vóór de oren. De kopbuiging is op zijn maximum. De rugbuiging wordt sterker. De aanleg van de achterpoten wordt zichtbaar. Vorming achterste amnionplooi bij de staartknop.
56,6 ± 2,3	17	30	De differentiatie bereikt somiet 25. De vierde aortaboog (+ kieuwboog) ontstaat. De lichaamsplooi ligt bij somiet 10 en 12. De ogen liggen achter de oren. De rugbuiging is ± 100°. De voorste amnionplooi ligt bij somiet 16-24. De voorpootaanleg ligt bij somiet 17-19; de achterpootaanleg bij somiet 26-30. De achterste amnionplooi ligt bij somiet 29-30 en groeit naar voren.
71,5 ± 0,8	18+	36	Uit de telencephalonblaasjes ontwikkelen zich de grote hersenen. De differentiatie bereikt somiet 30. Het eerste paar aortabogen begint te atrofiëren terwijl het vierde paar zich verder ontwikkelt. De dooierslagaders liggen bij somiet 21-22. De lichaamsplooi ligt bij somiet 13-14. Tengevolge van de buiging liggen de ogen duidelijk meer naar achteren dan de oren. De voorste en achterste amnionplooien ontmoeten elkaar bij somiet 26-28. De allantoïs ontstaat en groeit na 72 uur incubatietijd verder uit naarmate eidooier en eiwit verbruikt worden. De aanleg van de voor- en achterpoten krijgen spitse toppen.



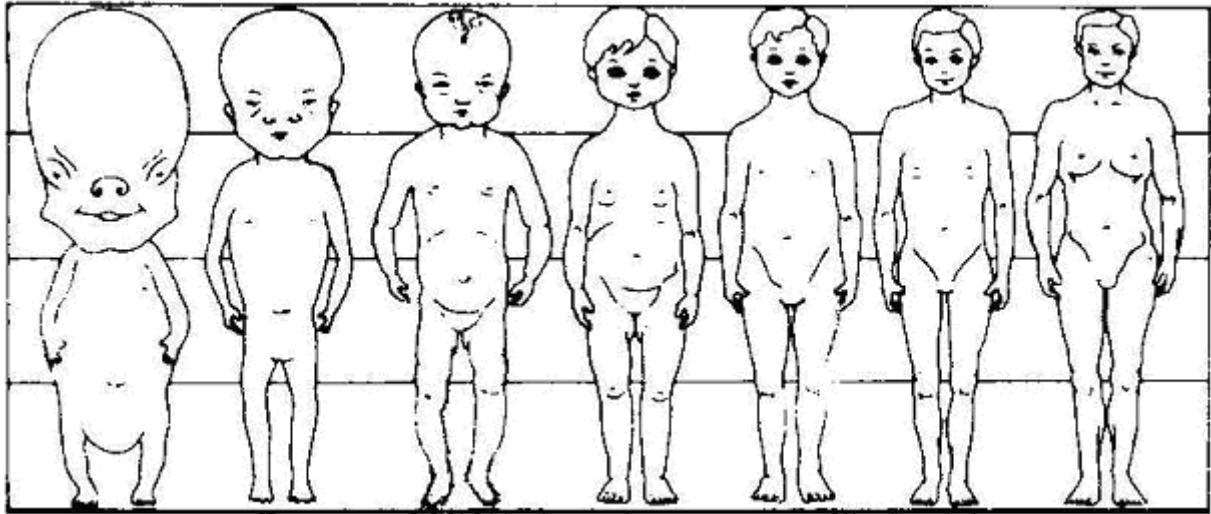
Figuur 36. Embryo van de kip.
Stadium 17 uit de tijdschaal, het
aantal somieten bedraagt 30
(n. Freeman e.a. 1963).



Figuur 37. Embryo van de kip.
Stadium 18 uit de tijdschaal, het
aantal somieten bedraagt 35
(n. Freeman e.a. 1963).

E-15 De groei bij mensen

Figuur 38 laat een mens zien op verschillende tijdstippen van zijn ontwikkeling. Alle lichaamslengten zijn getekend op hetzelfde formaat.



Figuur 38. De groei van de mens. De mens op verschillende tijdstippen van zijn ontwikkeling, waarbij de lichaamslengten op hetzelfde formaat gehouden zijn.

Vragen:

1. Wat kan gezegd worden omtrent de relatieve lengte van het hoofd gedurende de ontwikkeling?
2. Wat gebeurt er met de relatieve lengte van de romp gedurende de ontwikkeling? (afstand van kin tot kruis). Gebruik een liniaal.
3. Op welke leeftijd bereikt de arm relatief zijn maximum-lengte ten opzichte van de rest van het lichaam?
Gebruik een liniaal en meet vanaf de oksel tot het eind van de langste vinger.
4. Op welke leeftijd bereikt het been relatief zijn maximum-lengte ten opzichte van de rest van het lichaam?
Gebruik een liniaal en meet van het kruis tot de zool van de voet.

E-16 Groeistoffen en remstoffen

N.B. De hier opgenomen chemische formules zijn bedoeld om enig idee van de bouw van dergelijke verbindingen te geven. Op de hoekpunten van deze formules waar een sterretje staat aangegeven, moet 'C' staan. De 'resterende' valenties van deze koolstofatomen dragen waterstof (H).

Groei- en remstoffen zijn ingewikkelde chemische verbindingen, die door bepaalde plantedelen gemaakt worden en meestal elders in de plant hun effect hebben. Men kan ze daarom plantenhormonen noemen. De werking van de plantenhormonen (fytohormonen) is afhankelijk van hun concentratie en van de verhouding van de verschillende hormonen. Ze kunnen elkaars werking versterken, maar ook antagonistisch op elkaar inwerken.

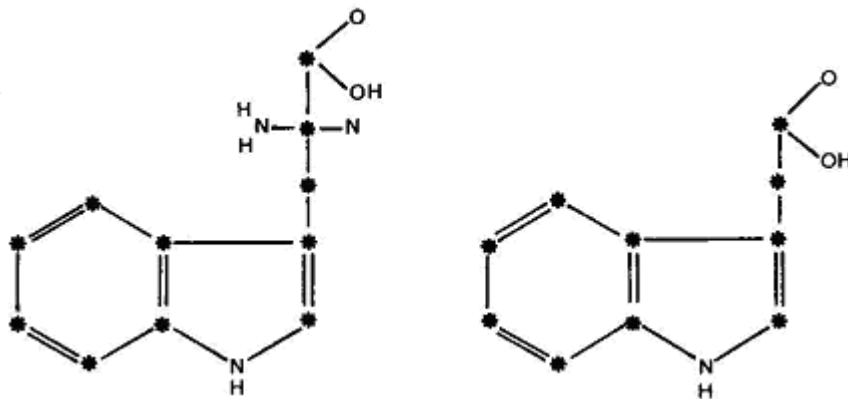
In 1928 werd door F. W. Went voor het eerst een groeistofwerking beschreven. Hij werkte met havercoleoptielen. Dit zijn holle cilinders die om het eerste blaadje

van een ontkiemd gras zitten en met dit eerste blaadje omhoog groeien. Sindsdien zijn er veel in de plant voorkomende stoffen met groeistofwerking gevonden, terwijl er veel kunstmatige groeistoffen werden samengesteld. Van de remstoffen in de natuur is abscisinezuur of dormine waarschijnlijk het belangrijkste. Ook remstoffen zijn er veel kunstmatig bereid.

De groeistoffen kunnen verdeeld worden in drie groepen, namelijk de **auxinen**, de **gibberellinen** en de **cytokininen**.

a. De auxinen

De belangrijkste in de plant vrijkomende groeistof is het indolazijnzuur (IAA, ook wel heteroauxine genoemd). Deze stof wordt in de stengeltop, de worteltop en door groeiende bladeren gevormd. Het IAA beïnvloedt vooral de strekkingsgroei van de plantencellen. Ook het al of niet uitlopen van okselknoppen wordt door IAA beïnvloed. Knoppen die dicht bij de stengeltop zitten lopen niet uit. Hierdoor staan de zijtakken op min of meer regelmatige afstanden van elkaar. Het indolazijnzuur ontstaat in de plant hoogstwaarschijnlijk uit het aminozuur tryptofaan (figuur 39).



Figuur 39. Tryptofaan, een natuurlijk aminozuur (links) en indolazijnzuur of IAA, een natuurlijke groeistof (rechts).

De plant vervoert het IAA van de stengeltop naar beneden. Als de stengel horizontaal ligt gaat het IAA onder invloed van de zwaartekracht naar de onderliggende kant van de stengel. Hierdoor wordt hier de groeistofconcentratie hoger dan aan de bovenkant, waardoor de cellen aan de onderkant een sterkere strekkingsgroei gaan vertonen.

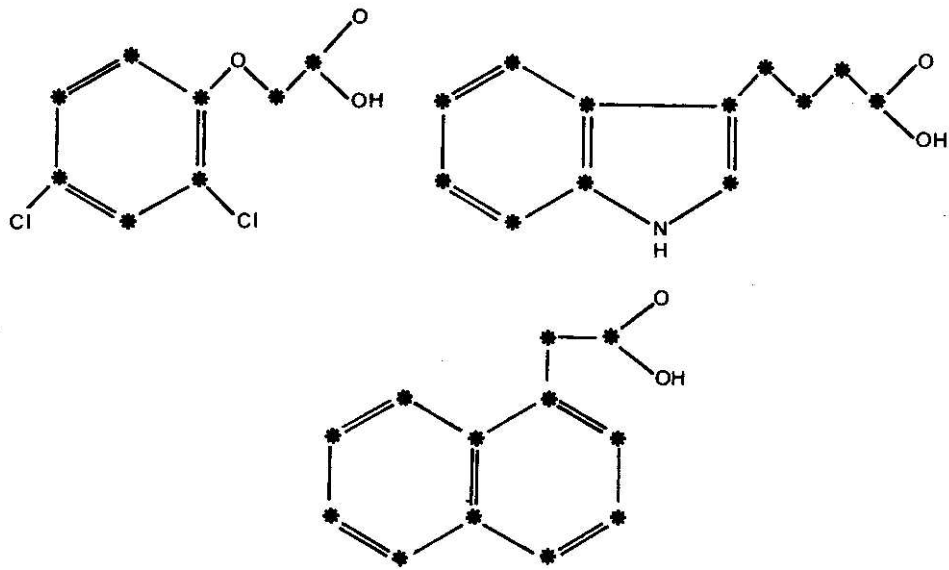
Het gevolg is dat de stengel zich opricht (negatieve geotropie).

Door ultraviolet licht wordt IAA onwerkzaam gemaakt. Ook blauw licht maakt (IAA in de plant onwerkzaam (als er tenminste caroteen aanwezig is). De belichte kant van een stengel heeft hierdoor een minder sterke strekkingsgroei dan de schaduwkant.

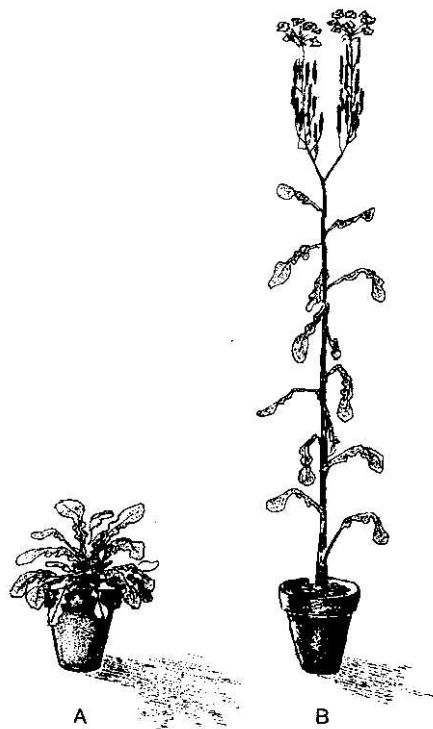
Het gevolg is dat de stengel naar het licht toe buigt (positieve fototropie, zie E-27).

De plant groeit dus niet naar het licht toe opdat de bladeren een beter plaatsje in de zon krijgen, maar doordat het licht de groeistofconcentratie beïnvloedt.

Enkele kunstmatige auxinen zijn het indolboterzuur en het 2,4-dichloorphenoxy-azijnzuur (2,4-D) (figuur 40). Voor 2,4-D zijn tweezaadlobbige planten gevoeliger dan eenzaadlobbige planten. Het wordt als onkruidbestrijdingsmiddel (herbicide) gebruikt in een 'concentratie' van 500 gram per hectare. De tweezaadlobbigen



Figuur 40. Het 2,4-dichloorphenoxyazijnzuur (links), het indolboterzuur (rechts) en het naphtylazijnzuur (onder). Alle zijn kunstmatige auxinen.

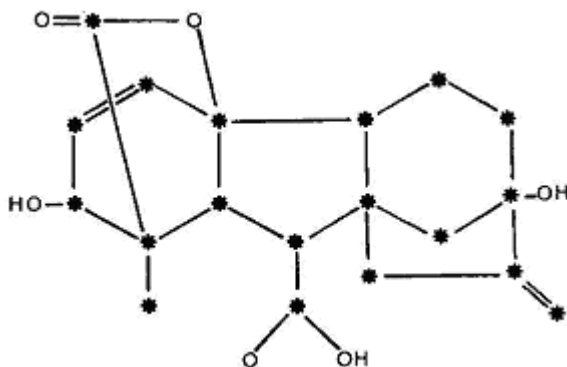


Figuur 41. Twee planten van de kool (*Brassica oleracea* L.), gekweekt onder gelijke omstandigheden. Alleen plant A is behandeld met gibberellinezuur. Plant A ontwikkelde zich alleen vegetatief en plant B ging bloeien.

groeien zich dan dood, de eenzaadlobbigen (granen bijvoorbeeld) krijgen daardoor meer ruimte. 2,4-D wordt ook gebruikt om de vroege val van appels en peren te verminderen. Het bewortelen van stekken wordt door auxinen versneld (het handelsproduct Rhizopon-A bevat indolazijnzuur, Rhizopon-B bevat naphthylazijnzuur) (figuur 40). De kunstmatige auxinen werken krachtiger dan de natuurlijke.

b. De gibberellinen

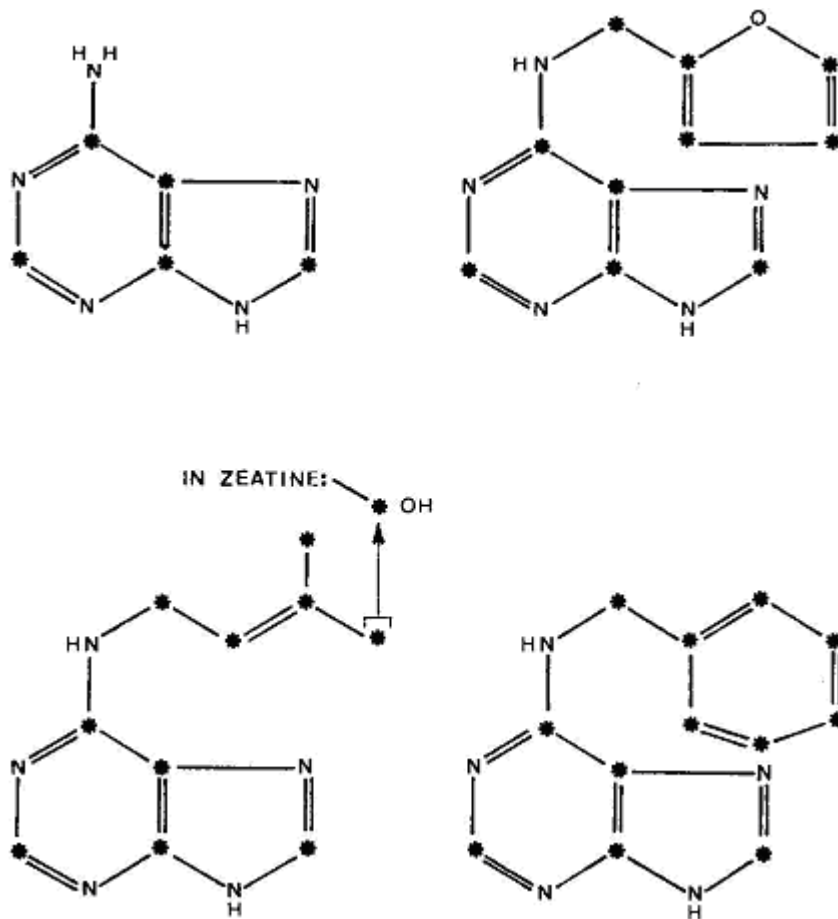
Na de auxinen zijn de gibberellinen (figuur 42) de bekendste groeistoffen. Zij beïnvloeden vooral de lengte van de stengelleden, dus de afstand tussen de knopen. Indien men koolplanten met gibberellinen behandelt verlengen de korte stengelleden zich zodat er een koolzaadachtige plant ontstaat (figuur 41). Ze beïnvloeden soms ook de celdelingen. Bij planten waarvan de stengel eerst strekkingsgroei vertoont voordat ze gaan bloeien, werkt gibberellinezuur stimulerend op de bloei. Bij planten waar de vegetatieve fase strekkingsgroei vertoont wordt de bloei door toediening van gibberellinezuur geremd. Ook de kieming van zaden, die soms slechts na licht- of koudebehandeling verloopt, kan door gibberellinezuurbehandeling zonder licht- of koudebehandeling verlopen (sommige rassen sla, appelzaden). De functie van gibberellinezuur bij het ontkiemen van een graankorrel is het doorbreken van de rust van de cellen van de eiwitrijke buitenlaag van de korrel. Het embryo vormt na wateropname een beetje gibberellinezuur, dat door de korrel naar de buitenste laag cellen diffundeert en deze — onder andere — aanzet tot het maken van amylase, het enzym dat zetmeel afbreekt tot moutsuiker waardoor het reservevoedsel ter beschikking komt. Kunstmatig toevoegen van gibberellinezuur versnelt dan ook de ontkieming van veel zaden.



Figuur 42. Gibberellinezuur of GA₃, een natuurlijke groeistof.

c. De fytokininen (cytokininen)

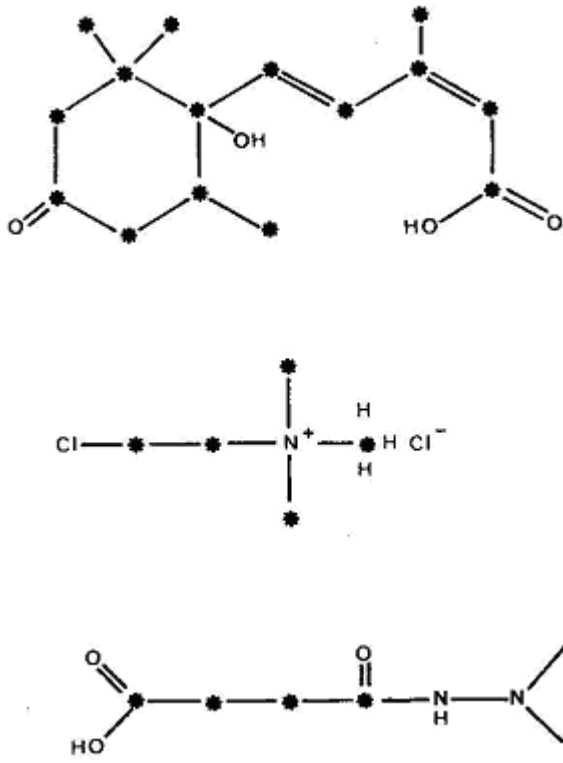
Bij experimenten met weefselkweken uit plantaardig materiaal bleek kokosnootmelk onmisbare stoffen te bevatten. Het bleek onmogelijk deze stoffen uit de kokosnootmelk te isoleren. Later onderzoek toonde dat de structuur van deze stoffen overeenkomst vertoonde met adenine, een bouwsteen van de nucleïnezuren (figuur 43). Men onderzocht daarom afbraakproducten van nucleïnezuren op groeistofwerking. Tot 120 °C verwarmd haringsperma vertoonde na afkoeling inderdaad een groeistofwerking. Door de fytokininen wordt vooral de celdeling gestimuleerd. Door auxinen en fytokininen in bepaalde concentraties toe te voegen bleek het mogelijk uit stukjes stengel van tabaksplanten naar wens wortels, bladeren of bloemen te laten ontstaan.



Figuur 43. Adenine, een onderdeel van een nucleïnezuur (links boven) en kinetine, verkregen als afbraakproduct van nucleïnezuur (rechts boven). 6 (γ, γ , dimethylallylamino) purine, een natuurlijke groeistof (links onder) en het kunstmatige benzyladenine (rechts onder).

d. De remstoffen (dormine)

Het abscisinezuur of dormine is rond 1965 geïsoleerd uit katoenvruchten en esdoornbladeren (figuur 44). Men meent dat deze verbinding in katoen verantwoordelijk is voor het voortijdig afvallen van de vrucht, terwijl men bij de esdoorn ontdekte dat de verbinding de okselknoppen in winterslaap liet gaan (dormine). Men vermoedt dat deze verbinding de rustperiode beheerst. Knoppen lopen in het voorjaar uit omdat de dormineconcentratie daalt, òf omdat een antagonistisch werkende groeistof, zoals 'n cytokinine wordt gevormd. Er zijn veel kunstmatig bereide remstoffen welke toepassing in land- en tuinbouw gevonden hebben (figuur 44). Zij worden gebruikt om azalea's en chrysanten laag te houden, om appelbomen eerder vrucht te laten dragen, om granen met kort stro te verkrijgen.



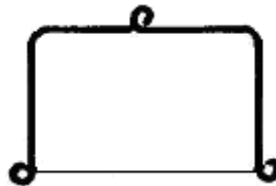
Figuur 44. Kunstmatige remstoffen.

Van boven naar onder: dormine of abscisinezuur, een natuurlijke remstof; 2-chloorethyltrimethylammoniumchloride (chloorcholinechloride) of CCC, dat strogroei remt bij tarwe; en het N-N-dimethylbarbsteenzuurmonoamide of B 995 of B9, een kunstmatige remstof die de stengelgroei bij chrysanthen remt.

E-17 Bepaling van de groeizone in een wortel

Benodigheden:

- koperdraad.
- draadje garen.
- Oost-Indische inkt.
- gekiemde erwten.
- fles met dubbeldoorboorde kurk.
- watten.

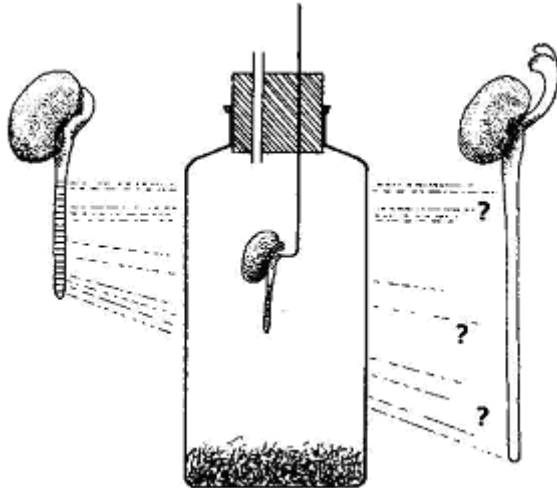


Figuur 45. Markeerdraad voor het met O.I.-inkt merken van wortelpunten.

Uitvoering:

- maak een markeerdraad door tussen de uiteinden van een gebogen koperdraad een draadje garen te spannen (figuur 45).
- bevochtig het draadje met Oost-Indische inkt.
- breng op de wortel van een gekiemde erwt een millimeterverdeling aan.

- zet deze erwt met behulp van een ijzerdraad vast aan een kurk, waarin ook een gat is geboord (dient voor luchtverversing).
- plaats de kurk op een fles waarin zich natte watten op de bodem bevinden (luchtvochtigheid!).
- bepaal na enkele dagen (bij niet te hoge temperatuur na 7 dagen) het resultaat (figuur 46).



Figuur 46. Proefopstelling voor het bepalen van de groeizone in een wortel.

Vragen:

1. Welke streepjes (begin onderaan te nummeren) liggen nu het verst van elkaar?
2. Waar bevond zich bij het inzetten van het experiment de groeizone van deze wortel en waar zou deze zich nu bevinden?
3. Wat moet men onder de groeizone verstaan?

E-18 De invloed van auxine op de lengtegroei

Verskillende concentraties auxine beïnvloeden de lengtegroei van de stengel op een geheel andere wijze dan de lengtegroei van de wortel. De wortel reageert niet of wordt misschien een beetje gestimuleerd in een oplossing van 10^{-10} M auxine.

Verhoging van de concentratie leidt tot een sterke remming, die maximaal wordt bij een concentratie van ongeveer 10^{-5} M. De lengtegroei van de stengel wordt zeer sterk gestimuleerd door auxine en wel maximaal bij 10^{-5} M, dezelfde concentratie dus waarbij de wortelgroei praktisch wordt stop gezet.

De proef wordt uitgevoerd met een kunstmatige groeistof (figuur 40), die een werking heeft analoog aan die van indolazijnzuur, het 2,4-dichloorfenoxy-azijnzuur(2,4-D).

Benodigheden:

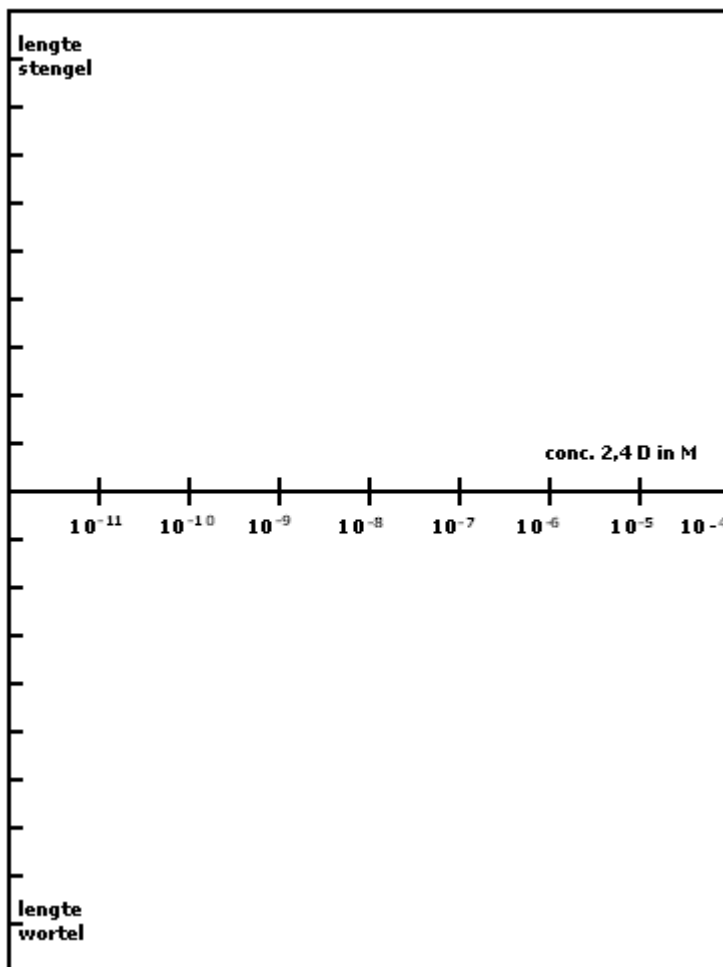
- tuinkerszaden.
- bekgelazen van 400 ml met deksels.
- 2,4-dichloorfenoxy-azijnzuur (2,4-D).

Recept:

Het molecuair gewicht van 2,4-D is 221. Voor een oplossing van 10^{-3} M (0,001 M) is dus 0,221 gram 2,4-D nodig, opgelost in 1 liter aqua destillata. Via een verdunningsreeks kan hiervan de gewenste serie groeistofoplossingen van 10^{-11} M oplopend tot 10^{-4} M samengesteld worden.

Uitvoering:

- vul de bekeerglazen tot een hoogte van ongeveer 1 mm met de 2,4-D oplossingen van verschillende concentraties, oplopend van 10^{-11} M tot 10^{-4} M.
- leg porties van 10 zaden van tuinkers in het donker te kiemen in deze bekeerglazen (afsluiten met deksel).
- meet na 4 dagen de lengte (in mm) van de stengel en de wortel bij ieder plantje en bepaal het gemiddeld per bekeerglas. Niet gekiemde zaden worden niet meegeteld.
- zet de gemiddelden in een diagram uit tegen de 2,4-D concentraties.

Tabel 1

E-19 De invloed van groeistoffen op de beworteling van plantenstekken

Benodigdheden:

- stekken van *Chrysanthemum indicum* (tuin- of potchrysanth, bij bloemist) bij voorkeur vegetatief; stekken 5 tot 7 cm lang, 3 stekken per 2 leerlingen.
- aardewerk bloempotjes of plastic bakers, ± 7 cm Ø 3 per 2 leerlingen.
- scherp rivierzand.
- enkele grammen talkpoeder.
- Rhizopon B, (bevat 0,2% naphthylazijnzuur op talkpoeder): (figuur 40) als handelspreparaat bij zaadhandels verkrijgbaar.

Uitvoering:

- stop de vooraf bevochtigde onderkant van één stek in het Rhizoponpoeder (1 tot 2 cm diep) en plant deze stek dan in een bloempotje met scherp zand (eerst een gaatje in het zand maken, anders wordt de groeistof van het stekuiteinde afgeschoven!). Na het inplanten de grond aandrukken.
- stop de tweede stek in zuiver talkpoeder en plant deze op dezelfde wijze in het scherp zand van het tweede bloempotje.
- plant de derde stek zonder verdere behandeling in het zand van het derde bloempotje.
- plaats de potten met stekken in een kas bij 10-12 °C, of onder bol staande plastic zakken. (Eerst uitademen in de zak vlak voor deze op de pot te plaatsen verbetert het microklimaat in de zak.)
- haal na 2-3 weken de hele wortelkluit uit de potten van alle stekken en spoel het scherp zand met een zachte waterstraal tussen de wortels uit.
- tel het aantal wortels van iedere stek en meet van iedere wortel de lengte.

Opdracht en vragen:

1. Verwerk de eigen meetresultaten in een tabel waarin ook de gemiddelde resultaten van alle leerlingen worden vermeld. (Ter vergelijking van deze laatste gegevens wordt een verzameltabel op het bord gemaakt.)
2. Welke stek(ken) is (zijn) in dit experiment als blanco bedoeld?
3. Waarom moet men deze blanco stek(ken) inzetten?
4. Zijn er aan de stekken ook bovengrondse verschillen waarneembaar?

E-20 In de natuur voorkomende stoffen die het kiemen van zaden remmen

In de onmiddellijke omgeving van embryonen (bijvoorbeeld in het endosperm, in de zaadhuid, in het vruchtvlees) worden stoffen gevormd, die bij veel planten het voortijdig kiemen van zaden remmen. Deze remming kan door het volgende experiment (eventueel thuis uit te voeren) worden aangetoond.

Benodigdheden:

- 4 petrischalen 9 cm Ø.
- 4 filtreerpapierjes 9 cm Ø.
- mes.
- tuinkerszaden.
- appel.
- sinaasappel.
- tomaat.
- eventueel andere vruchten zoals komkommer, bananenschil en meloen.

Uitvoering:

- leg tuinkerszaden 10 minuten in een petrischaal gevuld met leiding water.
- leg in ieder van vier petrischalen twee ronde filtreerpapiertjes (9 cm Ø) en bevochtig ze goed met leidingwater.
- leg in de eerste petrischaal een dunne schijf appel, in de tweede een dunne schijf van een sinaasappel en in de derde een dunne schijf tomaat. De vierde schaal wordt de controle. Hoe ziet deze controleproef eruit?
- verdeel op iedere schijf 10-15 gezwollen tuinkerszaden.
- sluit de schalen met het deksel en laat ze bij kamertemperatuur staan.

Opdracht en vragen:

1. Wat ziet men na 48 uur in deze petrischalen?
2. Zet de resultaten uit in bijgaande tabel.
3. Welke verklaring kan men geven?
4. Wat is biologisch de betekenis van dit verschijnsel?

Tabel 2

vrucht	aantal gekiemde zaden					aantal niet-gekiemde zaden				
	schaal 1	schaal 2	schaal 3	schaal 4	totaal	schaal 1	schaal 2	schaal 3	schaal 4	totaal
appel										
sinaas- appel										
tomaat										

E-21 Groeiregulatie van cotylen van radijs onder invloed van benzyladenine

Benodigheden:

- radijszaden (type ronde rode witpunt of Chérie bel).
- gewassen scherp zand.
- broedstoof.
- koelkast.
- 4 petrischalen 9 cm Ø.
- filtreerpapier 9 cm Ø.
- scheermesje of ander mes.
- pincet.
- 4 reageerbuizen.
- bufferoplossing (zie onder voorbereiding).
- benzyladenine-oplossing (zie onder voorbereiding).

Vorbereiding:

- bereid 50 ml bufferoplossing door het samenvoegen van:
25 ml 0,004 M $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (=0,696 gram/liter) en
25 ml 0,004 M KH_2PO_4 (=0,544 gram/liter)
- bereid een oplossing van benzyladenine met een concentratie van 10^{-5} M (= 0,00225 gram/liter), zodat door verdunning met aqua dest. de overige concentraties zijn te verkrijgen (figuur 43).
- laat 80 radijszaadjes 3 à 4 dagen kiemen op vochtig scherp zand tot de zaadlobben duidelijk zichtbaar zijn.

N.B. De oplossingen en de petrischalen behoeven niet steriel te zijn.

Uitvoering:

- snijd van de twee zaadlobben steeds de kleinste met behulp van pincet en scheermesje zodanig af dat aan die zaadlob niets meer van het bladsteeltje aanwezig is.
- plaats 4 reageerbuizen in een rekje, nummer ze 1 tot en met 4 en pipetteer in ieder 9 ml bufferoplossing.
- voeg toe:
 - aan buis 1: 1 ml 10^{-5} M benzyladenine-oplossing
 - aan buis 2: 1 ml 10^{-6} M benzyladenine-oplossing
 - aan buis 3: 1 ml 10^{-7} M benzyladenine-oplossing
 - aan buis 4: 1 ml 10^{-8} M benzyladenine-oplossing
- bedek van 5 petrischalen (9 cm Ø) de bodem met filtreerpapier(9 cm Ø)
- voorzie de petrischalen van de nummers 1 tot en met 5 (nummer op de onderste helft!)
- breng
 - 3 ml uit buis 1 in petrischaal 1.
 - 3 ml uit buis 2 in petrischaal 2.
 - 3 ml uit buis 3 in petrischaal 3.
 - 3 ml uit buis 4 in petrischaal 4.
- breng 3 ml bufferoplossing in petrischaal 5, zodat deze als blanco dienst kan doen.
- leg in ieder van de 5 petrischalen 10 cotylen, die op de hierboven beschreven wijze zijn behandeld.
- sluit de petrischalen af met de bijbehorende deksels.
- plaats de schalen zo mogelijk bij een temperatuur van 24-25 °C. Zorg er daarbij voor dat voldoende licht kan toetreden.

na 3 à 4 dagen is (bij de genoemde temperatuur) het resultaat meestal bereikt. Om het optreden van schimmel- en bacterie-infecties te remmen is het aan te bevelen de petrischalen, nadat het resultaat bereikt is, in de koelkast te plaatsen.

Opdrachten en vragen:

1. Wat neemt men waar aan de cotylen en welke verschillen zijn er tussen de schalen 1 tot en met 5?
2. Bestaat er een verband tussen de concentratie van het benzyladenine en de opgetreden veranderingen der cotylen?
3. Geef dit verschil in een diagram weer.
Weeg daarvoor van iedere schaal de cotylen (het aanhangende water eerst afdrogen) en bepaal het gemiddelde gewicht. Zet dit gemiddelde gewicht uit tegen de concentratie benzyladenine.
4. Tracht de resultaten te verklaren.

E-22 Het antagonisme van groei- en remstoffen bij eendekroos

Eendekroos is gevoelig voor de remmende werking van dormine. Deze remmende werking kan wel ongedaan gemaakt worden met behulp van cytokininen, maar niet met behulp van auxinen of gibberellinen.

Benodigheden:

- 4 petrischalen (per 4 leerlingen 1 serie).
- dormine(abscisinezuur) 10^{-12} M en 10^{-6} M (Mol. gewicht: 248).
- benzyladenine 10^{-6} M ('n kunstmatig cytokinine)(Mol. gewicht: 225).
- eendekroos uit een schone, heldere sloot.
- geconcentreerde voedingsoplossing (Gro-stuf).

Vorbereiding:

a. De cultuur van eendekroosplantjes

- verdun de geconcentreerde voedingsoplossing (Gro-stuf) door hiervan 1 ml aan 999 ml aqua dest. toe te voegen.
- vul een aantal petrischalen met deze voedingsoplossing.
- spoel het verzamelde eendekroos 3x goed met leidingwater om de aanhangende algen zo veel mogelijk te verwijderen.
- verdeel het eendekroos over de petrischalen. Het wateroppervlak mag voor ongeveer de helft bedekt zijn met drijvende plantjes.
- sluit de petrischalen met de doorzichtige deksels af en plaats ze 30 à 40 cm onder 2 continu brandende TL buizen van 40 W (120 cm lang).
De temperatuur dient rond de 20 °C te schommelen.
- ververs de voedingsoplossing gedurende een à twee weken een aantal malen en verwijder telkens de afgestorven eendekroosplantjes.

Indien er nog slechts enkele plantjes afsterven en er een geringe of geen bacteriegroei meer optreedt, is de cultuur gestabiliseerd en zal het aantal plantjes weer toenemen. Dan kan het eendekroos voor onderstaand experiment gebruikt worden.

b. Het vervaardigen van oplossingen van groei- en remstof

- maak van dormine en benzyladenine oplossingen (figuur 43 en 44) met een concentratie van 10^{-4} M. Gebruik de verdunde voedingsoplossing om deze stoffen tot de juiste concentratie te verdunnen.

Uitvoering:

- vul:
 - petrischaal I met verdunde voedingsoplossing
 - petrischaal II met verdunde voedingsoplossing met 10^{-12} M dormine
 - petrischaal III met verdunde voedingsoplossing met 10^{-6} M dormine
 - petrischaal IV met verdunde voedingsoplossing met 10^{-6} M dormine én 10^{-6} M benzyladenine
- spoel de eendekroosplantjes uit de cultuur enkele malen met aqua dest. om de nog aanwezige bacteriën merendeels te verwijderen.
- voorzie iedere petrischaal van een gelijk aantal plantjes, die zoveel mogelijk dezelfde grootte hebben (noteer het aantal plantjes en het totaal aantal 'blaadjes'). Het wateroppervlak kan tot voor ongeveer de helft bedekt zijn.
- sluit de petrischaal af en plaats ze onder de TI-buizen (zie cultuurmethode onder voorbereiding).
- meet na één week en na twee weken de ontwikkeling door het aantal 'blaadjes' te tellen of door het afgedroogde kroos te wegen.
- zet de gevonden waarden in een tabel en verklaar de resultaten.

E-23 De hoeveelheid water nodig voor de kieming van zaden**Benodigheden:**

- 50 erwten.
- petrischalen 9 cm Ø

Uitvoering:

- vul de 5 petrischalen met respectievelijk 10, 15, 20, 25 en 30 ml water.
- leg in ieder van de 5 petrischalen 10 erwten te kiemen.
- plaats de petrischalen bij dezelfde temperatuur in dezelfde hoeveelheid licht.
- meet na 7 dagen de lengte van de stengels en van de wortels.
- bepaal per schaal het gemiddelde en vul dit in de tabel in.

cm ³ water	10	15	20	25	30
mm wortel					
mm stengel					

Vraag:

Is de uitkomst volgens de verwachting? Geef een verklaring.

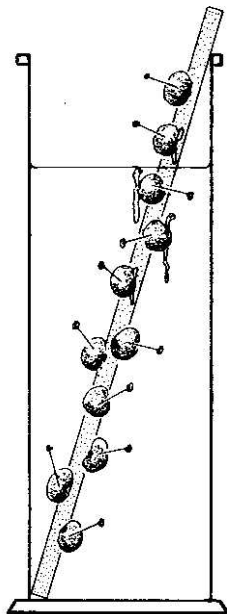
E-24 De invloed van de zuurstof op de kieming van zaden

Benodigheden:

- glazen cilinder.
- erwten.
- stokje.
- spelden.

Uitvoering:

- vul een glazen cilinder voor tweederde met uitgekookt water.
- bevestig met behulp van spelden een aantal erwten op een stokje.
- plaats dit stokje in de cilinder met uitgekookt water.
Tenminste twee erwten blijven boven het wateroppervlak (figuur 47).
- zet de cilinder op een donkere warme plaats.



Figuur 47. Proefopstelling voor het bepalen van de invloed van de zuurstof op de ontkieming van zaden.

Vragen:

1. Waarom wordt er uitgekookt water gebruikt.
2. Welke erwten ontkiemen duidelijk en welke niet?
3. Geef daarvoor een verklaring.

E-25 De invloed van de temperatuur op de kieming van zaden

Benodigdheden:

- 3 kiemdozen.
- broedstoof.
- koelkast.
- stukjes tempex.
- erwten.

Voorbereiding:

Kiemdozen kunnen gemaakt worden van ½ liter of 1 liter plastic voorraaddozen of van hoge koelkastdozen. Deze worden half met water gevuld. Op het water drijft een stukje tempex (bijvoorbeeld van een plafondtegel), waarin met een gloeiende spijker gaatjes gesmolten worden die zo groot zijn dat de erwten er net niet door vallen. De erwten worden met het naveltje naar beneden op de gaatjes gelegd. Door het poortje kan het zaad dan water opnemen. De dozen kunnen zwart geschilderd worden. Indien geen broedstoof beschikbaar is kunnen de 'warme' dozen bij de verwarming gezet worden of in een tropisch aquarium gehangen worden. De tussentemperatuur kan bereikt worden in een emmer, waarin een **klein straaltje** water loopt (± 10 °C).

Opmerking: Deze experimenten kunnen eventueel thuis uitgevoerd worden.

Uitvoering:

- leg in ieder van drie kiemdozen een tiental erwten te kiemen.
- plaats deze dozen een week lang in het donker, maar bij verschillende temperaturen:
- één in een broedstoof bij een temperatuur van ongeveer 25 °C.
- de tweede in een gangkast bij een temperatuur van ongeveer 15 °C en
- de derde in de koelkast bij een temperatuur van ongeveer 5 °C.
- meet iedere dag op hetzelfde uur de lengte van stengel en wortel van de 10 erwten in iedere kiemdoos en bepaal van iedere groep het gemiddelde.
Vul deze gegevens in de tabellen 4, 5 en 6 in.
- zet de metingen uit in een grafiek.
- indien het niet mogelijk is iedere dag te meten wordt er pas na enkele dagen gemeten. De metingen komen dan in een tabel.

E-26 De invloed van de hoeveelheid licht op de groei van kiemplanten

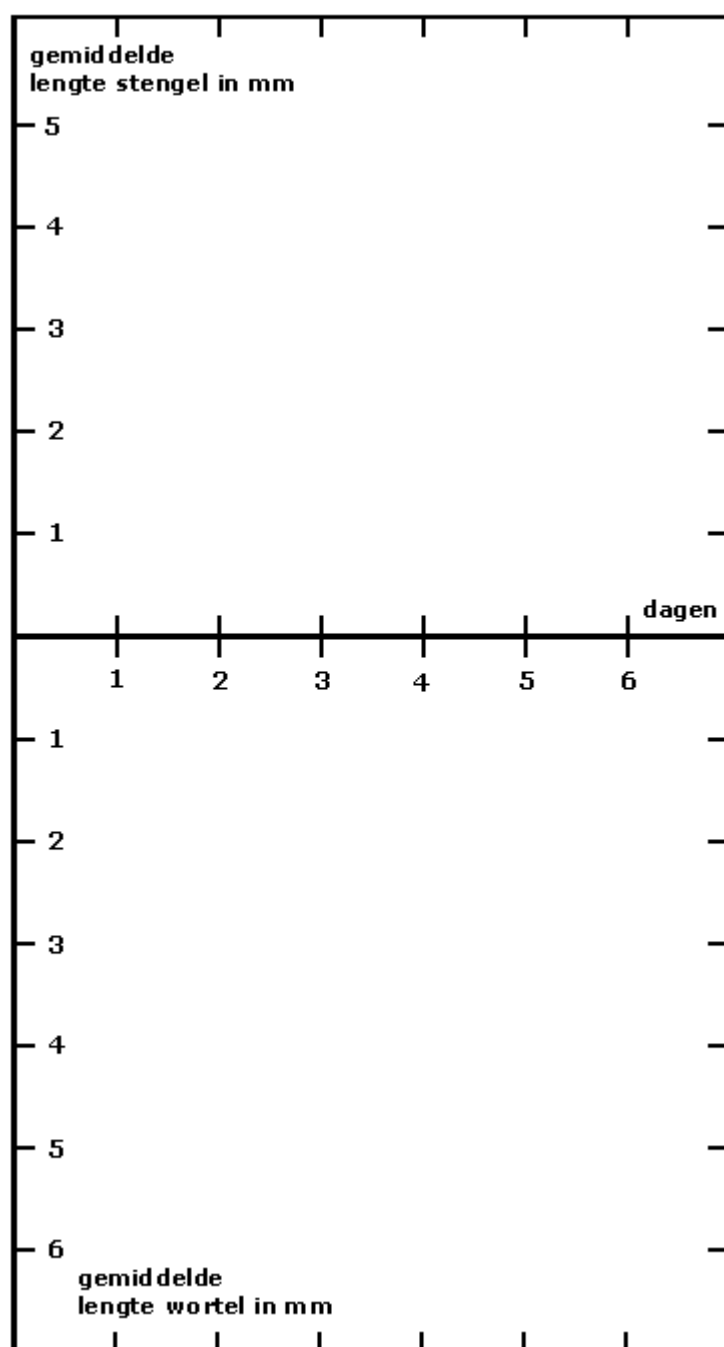
Benodigdheden:

- 3 kiemdozen (zie E-25).
- erwten.

Uitvoering:

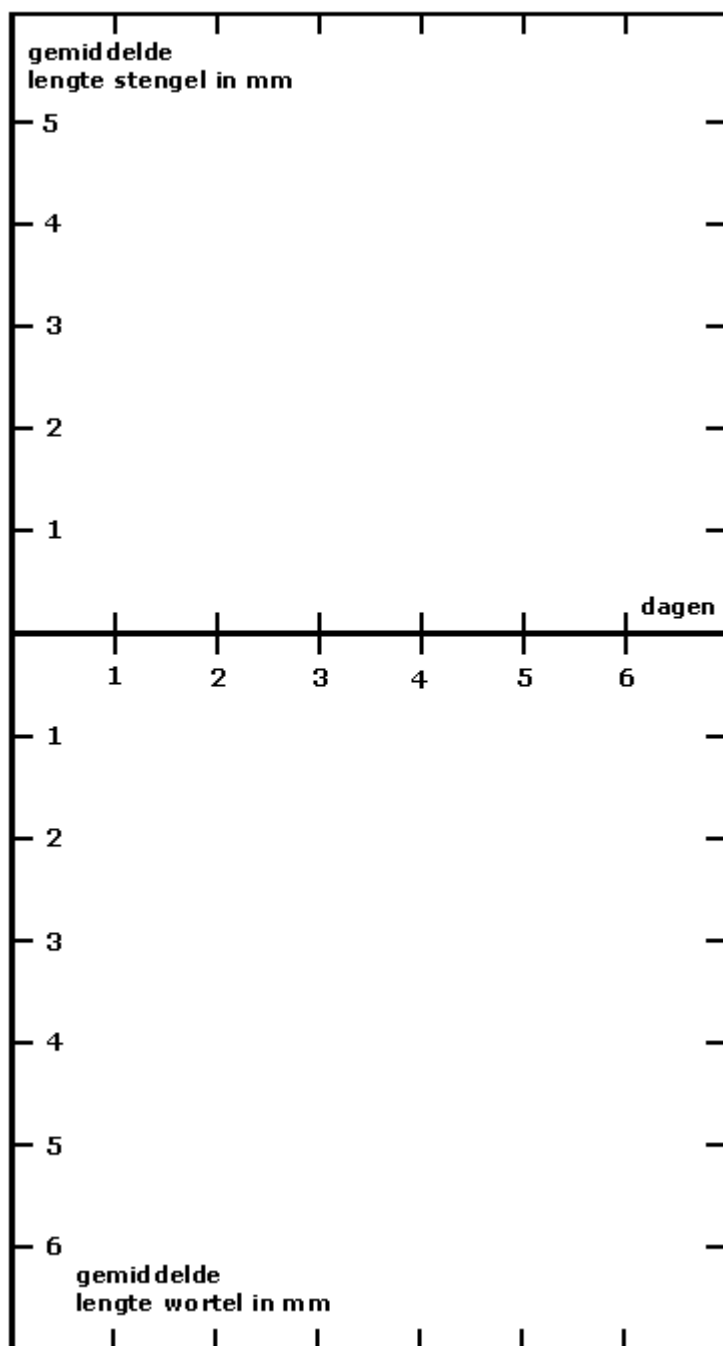
- leg in drie kiemdozen elk 10 erwten te kiemen.
- plaats deze dozen een week lang in een verschillende hoeveelheid licht: één voor het raam,
- de tweede zo ver mogelijk van het raam af en de derde in een donkere kast.

tabel 4



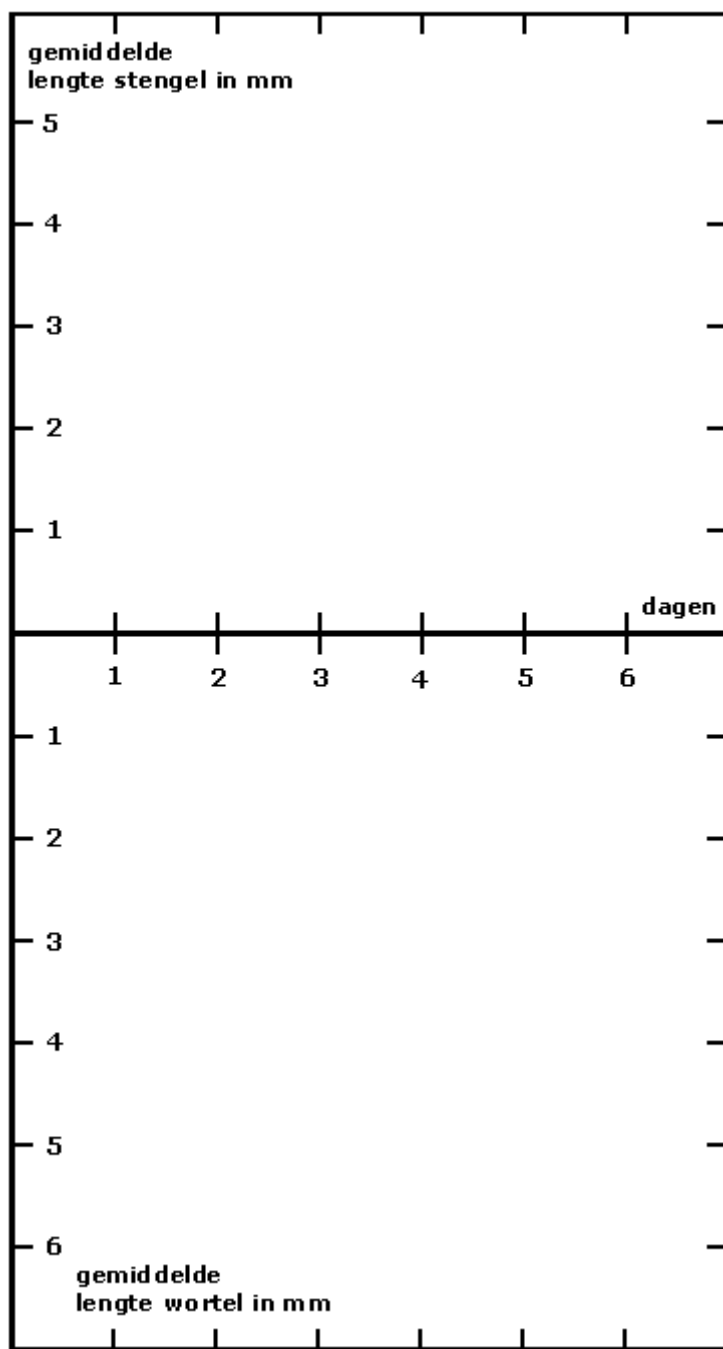
A. Broedstoof ($\pm 25^{\circ}\text{C.}$)

Tabel 5



B. Gangkast ($\pm 15^\circ \text{C}$.)

Tabel 6



C. Koelkast ($\pm 5^\circ \text{C}$.)

- meet elke dag op een vast uur van de 10 erwten in de dozen de lengte van stengel en wortel.
- bereken van iedere doos telkens het gemiddelde van de tien metingen, vul dit gemiddelde in de tabellen 7, 8 en 9 in.
- verwerk de gemiddelde waarden van de 3 dozen daarna in één diagram.
Geef de gemiddelde waarden van doos 1, 2 en 3 aan met verschillende lijnsorten of maak gebruik van verschillende kleuren.

Tabel 7

veel licht	datum									opm.
lengte stengel in mm										
lengte wortel in mm										

Tabel 8

weinig licht	datum									opm.
lengte stengel in mm										
lengte wortel in mm										

Tabel 9

donker	datum									opm.
lengte stengel in mm										
lengte wortel in mm										

Vragen:

1. Welke invloed heeft het licht op de lengtegroei?
2. Welke invloed heeft het licht op de kleur van stengel en bladeren?
3. Moeten de punten, in het diagram met rechte lijnen verbonden worden of moet er een kromme door de punten getrokken worden?

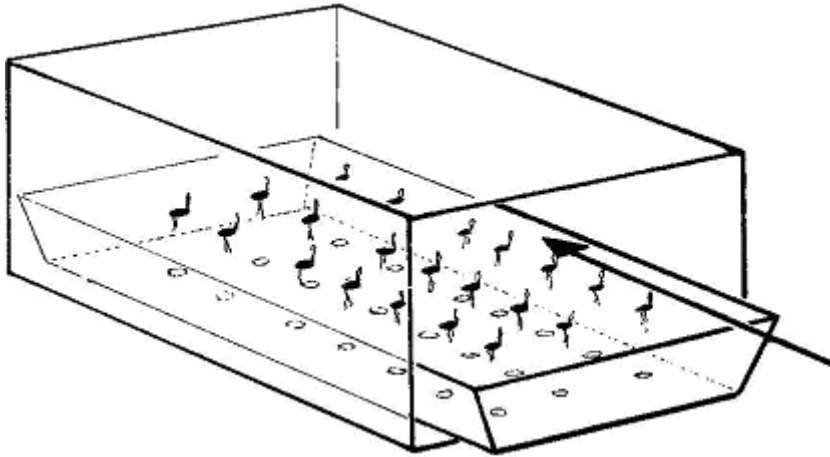
E-27 Fototropie

Benodigheden:

- gekiemde haverkorrels.
- kweekbakken, waarvan de bodem voorzien is van drainagegaten.
- kartonnen doos, waarin de kweekbak past, van binnen zwart geverfd.
- filters van verschillende kleuren: rood, geel, groen en blauw.
- aluminiumfolie.

Uitvoering:

- leg gekiemde haverkorrels juist zichtbaar onder de oppervlakte in vochtige aarde in een aantal bakjes, waarvan de bodem drainagegaten bevat.
- laat op één bakje uit één richting licht vallen door over de bak een kartonnen doos te plaatsen, waarvan de zijkanten, de achterkant en de bovenkant van binnen zwart geschilderd zijn en de voorkant verwijderd is (figuur 48).



Figuur 48. Proefopstelling voor het bepalen van de fototropie van gekiemde haverplanten.

- voer deze proef zo mogelijk ook uit door gebruik te maken van kunstlicht en licht met bepaalde golflengtes: te realiseren door verschillende lichtfilters tussen de lamp en de plantjes te plaatsen (bijvoorbeeld rode, gele, groene, blauwe glaasjes).
- in het laatste bakje laat men de plantjes eerst opgroeien door er alzijdig licht op te laten vallen.
- bedek de toppen ($\frac{1}{2}$ cm) van circa de helft van het aantal plantjes in ieder bakje met hoedjes van aluminiumfolie.
- vergelijk de lengten en groeirichtingen der diverse categorieën kiemplanten. In de regel zal belichting gedurende 4 uur al resultaten geven.

Opdrachten en vragen:

1. Wat neemt men waar tijdens het opgroeien van kiemplantjes bij eenzijdige en wat bij alzijdige belichting (daglicht)?
2. Geef een verklaring.
3. Wat neemt men waar bij belichting met kunstlicht? Heeft de golflengte van het licht invloed op deze plantjes?
4. Wat neemt men waar bij de plantjes waarvan de toppen zijn bedekt met aluminiumfolie?

A. Inleiding en begrippen

Chromosomen zijn de dragers van de erfelijke aanleg. Deze erfelijke aanleg — volgens een voor iedere soort vast patroon — in de chromosomen gerangschikt. De aanleg voor een erfelijke eigenschap (ook wel factor genoemd) wordt aangeduid met de term **gen**. De vormen waarin zo'n gen kan voorkomen noemt men **allelen** (enkelvoud; allel). Bij erwten bestaat er een gen voor zaadkleur, waarvan de twee allelen zijn: groen en geel. Bij runderen bestaat er een gen voor huidskleur; waarvan twee allelen zijn: zwart en rood. Bij mensen bestaat er een gen voor bloedgroep, waarvan drie allelen zijn A, B en O (nul). Omdat de chromosomen in paren in de normale celkern voorkomen, zijn de genen twee keer in iedere kern aanwezig (uitzondering ongelijkvormige heterosomen). De gezamenlijke genen in een cel noemt men het **genoom**. 'n Aantal afzonderlijke genen noemt men het **genotype**. Dit genotype hoeft niet altijd tot uitdrukking te komen. Het resultaat is ook nog afhankelijk van het milieu. Het feitelijke resultaat van genotype en milieu noemt men het **fenotype**. De invloed van genotype en milieu zijn niet altijd even sterk. De lichaamslengte en het lichaamsgewicht worden door beide beïnvloed, terwijl de oogkleur en de bloedgroep grotendeels op het genotype berusten. Als men een kruising uitvoert met organismen, waarbij men slechts op het verschil in één erfelijke eigenschap let, spreekt men van een **monohybride** kruising. Als men op het verschil in twee erfelijke eigenschappen let, is het een **dihybride** kruising. Als de allelen van een gen op beide homologe chromosomen hetzelfde zijn noemt men het organisme ten aanzien van dat gen **homozygoot**. Zijn de allelen van een gen op de homologe chromosomen verschillend, dan noemt men het organisme **heterozygoot**. Soms komt in een organisme, dat heterozygoot is, slechts één van de aanwezige allelen in het fenotype tot uitdrukking. Het overheersende allel noemt men dan **dominant**, het andere allel, dat dus onderdrukt wordt, heet **recessief**. In andere gevallen is het fenotype een tussenvorm tussen de twee in het genotype aanwezige allelen. Men spreekt dan van **intermediaire overerving** en **onvolledige dominantie**.

Voorbeelden:

- gele erwten en groene erwten: geel is dominant
- zwartbont vee en roodbont vee: zwart is dominant
- rhesus positief en rhesus negatief: rhesus positief is dominant
- rode en witte leeuwenbek: volgende generatie is rose (intermediair)

Het dominante allel wordt meestal aangeduid met een hoofdletter, het recessieve allel met dezelfde kleine letter. (Let bij de keuze van letters op een duidelijk verschil tussen de hoofdletter en de kleine letter. Bijvoorbeeld niet: W en w).

B. Het opstellen van een kruisingsschema:

a. Monohybride kruising

Kruising van een erwt met gele zaden met een erwt met groene zaden:

1. Parentes = ouders:

- | | | | | | |
|--------------|---|------|---|-------|---|
| a. Genotype: | ♀ | GG | X | gg | ♂ |
| b. Fenotype: | ♀ | geel | X | groen | ♂ |
| c. Gameten: | ♀ | G | X | g | ♂ |

2. F₁ generatie (filii zijn kinderen):
- a. Genotype: ♀ Gg X Gg ♂
 b. Fenotype: ♀ geel X geel ♂
 50% G 50% G
- c. Gameten: ♀ 50% g X 50% g ♂
3. F₂ generatie (nakomelingen van een onderlinge kruising van de F₁):
- a. Genotype: 25% GG 50% Gg 25% gg

De verhouding geel:groen = 3 1

Deze verhoudingen zullen in de praktijk niet precies gevonden worden, omdat de combinatie van de gameten op toevallige wijze tot stand komt. In dergelijke kruisingsschema's wordt het vrouwelijk organisme of de vrouwelijke gamet altijd voorop geplaatst.

b. Dihybride kruising

Bij een dihybride kruising let men bij de ouders op twee genen met verschillende allelen. Bijvoorbeeld van het gen zaadkleur de allelen geel (G) en groen (g) en van het gen zaadvorm de allelen rond (R) en kantig (r). De ouders zijn homozygoot. Het kruisingsschema wordt als volgt: ♂♂ en ♀♀

1. Parentes:
- a. Genotype: ♀ GGrr X ggRR ♂
 b. Fenotype: ♀ geel-kantig X groen-rond ♂
 c. Gameten: ♀ Gr X gR ♂
2. F₁ generatie:
- a. Genotype: ♀ GgRr X GgRr ♂
 b. Fenotype: ♀ geel-rond X geel-rond ♂
 c. Gameten: ♀ $\left(\begin{array}{l} 25\% GR \\ 25\% Gr \\ 25\% gR \\ 25\% gr \end{array} \right) X \left(\begin{array}{l} 25\% GR \\ 25\% Gr \\ 25\% gR \\ 25\% gr \end{array} \right) \left. \vphantom{\begin{array}{l} 25\% GR \\ 25\% Gr \\ 25\% gR \\ 25\% gr \end{array}} \right\} \text{♂}$

(Let wel: Eerst de twee dominante allelen (GR), dan het eerste dominant en het tweede recessief (Gr), dan het eerste recessief en het tweede dominant (gR), dan de beide recessieve allelen).

De eenmaal gekozen lettervolgorde, dus eerst de 'gé' en dan de 'èr', blijft gehandhaafd.

3. F₂ generatie: Deze staat binnen de dikke lijnen in het 'schaakbord'. Indien de gameten volgens onderstaand voorbeeld geplaatst worden, ontstaat er een symmetrische verdeling, die vrij overzichtelijk is.

♀ \ ♂		Gr	gR	gr	↑ gameten ♀ ← gameten ♂
GR	1 GGRR	2 GGRr	3 GgRR	4 GgRr	
Gr	5 GGRr	6 GGrr	7 GgRr	8 Ggrr	
gR	9 GgRR	10 GgRr	11 ggRR	12 ggRr	← F ₂ genotypen
gr	13 GgRr	14 Ggrr	15 ggRr	16 ggrr	

Vragen:

1. Welke fenotypen zijn er en in welke verhouding komen ze voor?
2. Wat is de overeenkomst tussen de genotypen op de diagonaal van links-boven naar rechts-beneden?
3. Wat is de overeenkomst tussen de genotypen op de diagonaal van links-beneden naar rechts-boven?
4. Welke nieuwe zaadvaste combinaties zijn er ontstaan?
5. Wat is bij een erwt F_1 , F_2 ?
6. Hoe zou men de kruising in de praktijk uitvoeren, wat moet men tellen bij de verschillende generaties?

c. Geslachtsgebonden overerving (sex-linkage)

Bij geslachtsgebonden overerving zijn die genen betrokken die wél op het X-chromosoom, maar niet op het Y-chromosoom voorkomen. De vrouw heeft het gen dan twee keer (XX), de man maar een keer (XY), omdat het Y-chromosoom het gen niet draagt. Hierdoor treden in het nageslacht afwijkende verdelingen op. In de U.S.A. is 8% van de mannen rood-groen kleurenblind en slechts 0,5% van bevroemen. Bij de mens ligt de erfelijke aanleg voor rood-groen kleurenblindheid op het X-chromosoom. De aanleg voor niet kleurenblind zijn is dominant, de aanleg voor wel kleurenblind zijn is recessief.

We kiezen als letter voor rood-groen kleurenblindheid: \underline{X} ,
r

en als letter voor kleurenziend: \underline{X}
R

De X is er aan toegevoegd als geheugensteuntje voor het gegeven dat dit gen alleen op het X-chromosoom voorkomt.

Het kruisingsschema:

4. Parentes:

d. Genotype:	♀	$\frac{XX}{RR}$	X	$\frac{XY}{r-}$	♂
e. Fenotype:	♀	kleurenziend	X	kleurenblind	♂
f. Gameten:	♀	$\frac{X}{R}$		50% \underline{X} en 50% \underline{Y}	♂
				r -	

5. F_1 generatie:

a. Genotype:	♀	$\frac{XX}{Rr}$	X	$\frac{XY}{R-}$	♂
b. Fenotype:	♀	kleurenziend	X	kleurenziend	♂
c. Gameten:		50% \underline{X}		50% \underline{X}	
	♀	R		R	♂
		50% \underline{X}		50% \underline{X}	
		r		-	

(Let wel: Een broer-zuster huwelijk is bij mensen niet gebruikelijk. De F_1 echtgenoten moeten ieder uit een huwelijk als boven onder parentes aangegeven boren zijn).

2. De F_2 :	Ongeveer 25%	$\frac{XX}{RR}$:	homozygote, kleurenziende vrouw
	Ongeveer 25%	$\frac{XX}{Rr}$:	heterozygote, kleurenziende vrouw
	Ongeveer 25%	$\frac{XY}{R-}$:	'n kleurenziende man
	Ongeveer 25%	$\frac{XY}{r-}$:	'n rood-groen kleurenblinde man

Alle dochters uit dit huwelijk zijn kleurenziend, terwijl bij de zoons kleurenblindheid verwacht kan worden. Het resultaat is voor mannen en vrouwen niet hetzelfde, vandaar dat men zo'n kruising een geslachtsgebonden kruising noemt.

Opdracht:

7. Werk thuis de reciproke kruising uit en vergelijk de F_1 en F_2 met bovenstaande kruising.

E-29 Handleiding voor het Drosophila — practicum

a. Inleiding

Door de Amerikaan Th. Morgan is in 1908 de fruitvlieg geïntroduceerd als het object voor het onderzoek in de erfelijkheidsleer of genetica. Sinds die tijd is de fruitvlieg (*Drosophila melanogaster*) een algemeen gebruikt dier in de genetische laboratoria. Het biedt bij het onderzoek vele voordelen:

1. De ontwikkeling van ei tot imago duurt bij 25 °C slechts 9 dagen; men kan dus in korte tijd veel generaties kweken.
2. De dieren krijgen veel nakomelingen. Per ouderpaar soms meer dan 100.
3. Ze zijn gemakkelijk te kweken. Onder gunstige omstandigheden kunnen ze wekenlang met dezelfde voedingsbodem toe.
4. Ze zijn goed te hanteren. Met een weinig etherdamp zijn ze gemakkelijk te narcotiseren en kunnen met de loep bestudeerd worden. Indien de dieren door te sterke narcose sterven is dat spoedig waarneembaar. De ♀♀ zijn bovendien gemakkelijk van de ♂♂ te onderscheiden.
5. Er zijn vele scherp omschreven uitwendige kenmerken (oogkleur, oogvorm, beharing, kleur van het lichaam, bouw van de vleugels, enzovoort).
6. Ze hebben maar vier paar chromosomen. In de speekselklieren van de larven komen reuzenchromosomen voor.

b. De ontwikkeling van de fruitvlieg

De tijd die de ontwikkeling van ei tot vlieg in beslag neemt, is onder andere afhankelijk van de temperatuur. De gegevens in figuur 49 gelden voor 25 °C; de ontwikkeling neemt dan ongeveer 9 dagen in beslag.

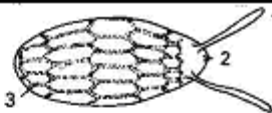
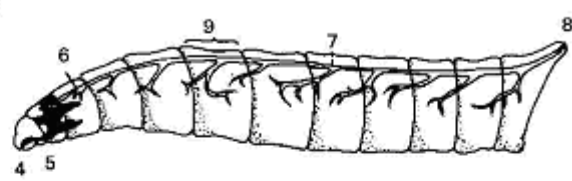
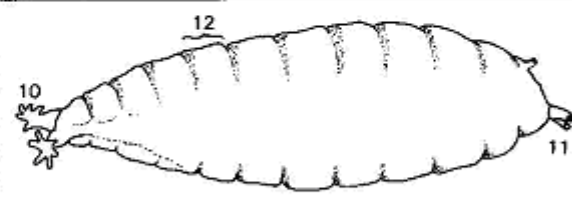
Opdracht:

1. Bestudeer en teken de stadia van *Drosophila* (figuur 49) bij een loepvergroting van 8x. Om de larven bewegingsloos te maken, kan men ze enige tijd in etherdamp brengen. Zorg voor doorvallend licht. Voer deze opdracht uit indien er tijd over is.

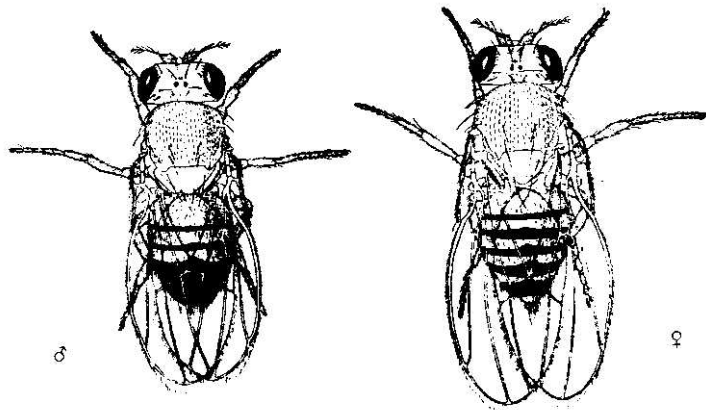
c. Het onderscheid tussen ♂♂ en ♀♀

Bij *Drosophila* zijn de vrouwtjes (♀♀) en de mannetjes (♂♂) meestal met het ongewapend oog van elkaar te onderscheiden (figuur 50). In bepaalde gevallen moet van de loep als hulpmiddel gebruikgemaakt worden.

Het achterlijf is bij de ♀♀ langer en spitsler als bij de ♂♂, waar het achterlijf meer is afgerond. Wanneer de eicellen, die de ♀♀ in het achterlijf produceren, tot ontwikkeling komen zet het achterlijf iets uit, waardoor ze direct van de ♂♂ onderscheiden kunnen worden (♂♂ lijken kleiner). Op de bovenzijde van het achterlijf van de ♀♀ zijn 6 min of meer smalle donkere (zwarte) banden zichtbaar. Bij de ♂♂ zijn dat 3 banden, waarvan de eerste 2 smal zijn en de achterste breed, waardoor

UUR	STADIUM	UITERLIJK EN BESCHRIJVING VAN HET DIER
24	I ei	
48	II 1e larve	
72	2e larve	
120	3e larve	<p>Tijdens de larvale periode zijn de dieren zeer vraatzuchtig en doorboren de voedingsbodem met gangen, die (aan de buitenzijde zichtbaar) een aanwijzing vormen of een kweek goed is aangeslagen.</p> <p>Aan het eind van het 3e larvale stadium kruipen de larven uit de voedingsbodem tegen de wand van de kweekbuizen en verpoppen daar in de huid van het laatste larvale stadium.</p>
216	III Pop	 <p>Tegen het einde van het poppenstadium wordt de cocon donkerder en beginnen de organen – zoals ogen, poten en vleugels – door te schemeren.</p> <p>Als de vlieg volgroeid is kruipt zij uit de cocon. Onmiddellijk na het uitkomen is de vlieg nog licht gepigmenteerd en zijn de vleugels nog opgevouwen.</p>
	IV imago	Het volwassen dier kan ongeveer 6 weken in leven blijven.

Figuur 49. De ontwikkelingsstadia van *Drosophila melanogaster* L.
 1 = de aanhangsels, 2 = micropyle. 3 = oppervlaktestructuur, 4 = mondhaak, 5 = kopkeelplaat,
 6 = buizen naar voorste stigmata, 7 = luchtpijp, 8 = achterste stigmata, 9 = segment,
 10 = buizen van de voorste stigmata, 11 = achterste stigmata en 12 = segment.



Figuur 50. *Drosophila melanogaster* L., mannetje en vrouwtje.

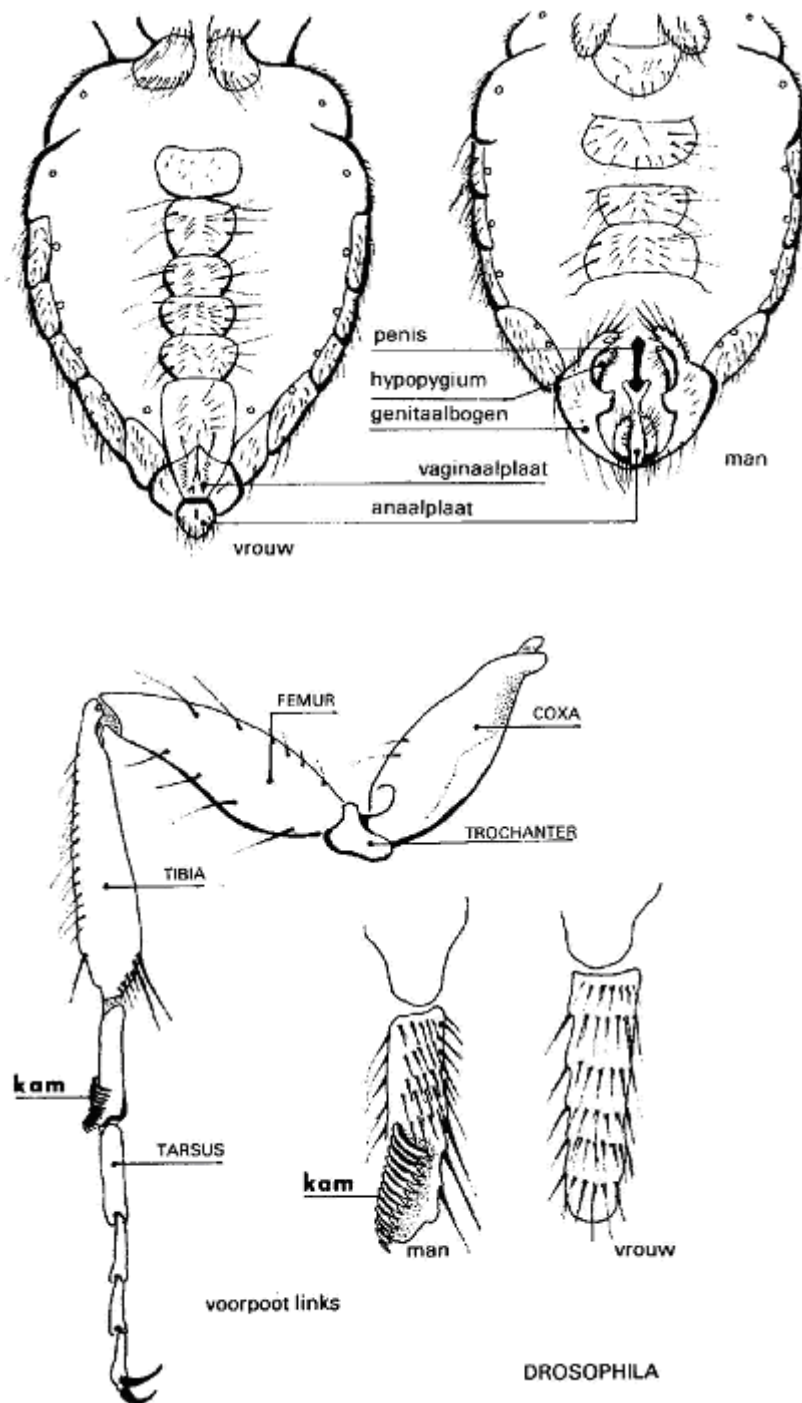
het achterlijf van de ♂♂ een donkerder indruk maakt. De ♂♂ hebben op beide voorpoten een kam bestaande uit een tiental stevige uitsteeksels (figuur 51). De kam is alleen met behulp van een goede loep waarneembaar! Ook de details van de uitwendige geslachtsorganen, die aan de buikzijde van het achterlijf worden aangetroffen (figuur 51) zijn slechts met een goede loep te zien. Wel is het zo dat bij het ♂ de uitwendige geslachtsorganen met het blote oog als een donker vlekje aan de punt van het achterlijf kunnen worden waargenomen.

Wanneer de vliegen tijdens hun ontwikkeling uit de cocon tevoorschijn komen zijn de vleugels nog opgevouwen en het lichaam is nog licht gepigmenteerd, waardoor onder andere de ♂♂ dan nog moeilijk van de ♀♀ te onderscheiden zijn. (Het donker vlekje aan de punt van het achterlijf van de ♂♂ is dan meestal al wel te zien.) Het chitinepantser is dan bovendien nog niet gehard. Dit is er de oorzaak van dat de vliegen de eerste 6 à 12 uur na het uitkomen niet paren. Wanneer de ♀♀ binnen 6 (misschien zelfs 12) uur na het uitkomen worden afgezonderd zijn ze nog niet bevrucht (virginaal) en kunnen voor experimentele kruisingen worden gebruikt. De ♀♀ waar wij bij het begin van dit practicum van uitgaan worden op deze wijze verzameld (pagina 102). Wanneer men een kruising met virginale ♀♀ inzet, treedt een à twee uur na de narcose paring op. De ♀♀ van *Drosophila* leggen hun eieren (er is inwendige bevruchting) op een niet te natte plaats op de voedingsbodem. Het is daarom gewenst aan het oppervlak van de voedingsbodem, met behulp van snippers filtreerpapier, vocht te onttrekken.

d. De voedingsbodem

In de natuur gebruikt *Drosophila melanogaster* meestal gistend en rottend fruit als voedsel voor zichzelf en zijn larven. Kunstmatig wordt een gelijkwaardige voedingsbodem verkregen met de volgende ingrediënten: water, maïsmeel, rietsuiker (ook rietsuikerstroop is te gebruiken) en biergistpoeder (bevat onder andere vitaminen). Hieraan wordt agar agar als bindmiddel toegevoegd. Om de ontwikkeling van schimmels en bacteriën tegen te gaan wordt er een weinig nipagine bij gedaan.

Deze stoffen worden tot een pap gekookt. Hiermee worden de kweekbuizen ± 2 cm gevuld. Wanneer de voedingsbodem is afgekoeld en gestold worden er enige snippertjes filtreerpapier op gestrooid. Dan worden de kweekbuizen met een wattenprop (ondoorlatend voor bacteriën en schimmelsporen) afgesloten en in een snelkookpan bij 120 °C gesteriliseerd. Wanneer de kweekbuizen gebruikt moeten worden, wordt even tevoren enige druppels (in water opgelost) bakkersgist toegevoegd om de gisting van de suiker te bewerken.



Figuur 51. De uitwendige anatomie van *Drosophila melanogaster* L. Het abdomen van respectievelijk vrouwtje en mannetje van onderen gezien (boven) en een voorpoot, die bij het mannetje is voorzien van een kam (onder).

Benodigheden:

- instant voedingsbodem (Instant Drosophila Medium: IDM) òf gedestilleerd water
- agar 2,5 g.
- suiker 25 g. (ook rietsuikerstroop is bruikbaar)
- maïsmeel 50 g. (te verkrijgen bij landbouwcoöperaties eventueel korrels zelf malen met koffiemolen)
- biergistpoeder (drogist) of droog bakkersgist 3 g.
- nipagine (= para-methyl hydroxybenzoes = methylis-p-oxybenzoes) 0,25 g.
- alcohol 96%, 5 ml.
- snelkookpan (aanbeveling verdient een groot model snelkookpan).
- bekeerglas 800ml.
- bekeerglas 300 ml.
- maatcilinder 10 ml.
- 2 à 3 erlenmeyers 250 ml.
- prepareernaald.
- klein bekeerglas (50 ml).
- Pasteurse pipet met speen.
- filtreerpapier.
- eventueel koffiemolen en koelkast.

Voorbereiding:

1. Instant Drosophila Medium (IDM)

Vul de cultuurbuizen (zie pagina 106) tot een hoogte van 1,5 cm met IDM (= ca. 2 gram), voeg ongeveer 7 ml water toe en wacht een paar minuten.

Het medium neemt vocht op en zwelt; de hoogte van de voedingsbodem wordt daardoor nu ongeveer 2,5 cm. Voeg een mespuntje gedroogde gist toe. De voedingsbodem is gereed en de vliegen kunnen terstond in de buizen gedaan worden.

Bij gebruik van $\frac{1}{8}$ slagroomflesjes brengt men eveneens 1,5 cm droog medium in de flesjes (= ca. 8 gram) en voegt 25 ml water toe, waardoor het medium zwelt tot een hoogte van 2,5 cm. Voeg ook hier een weinig gedroogde gist toe. Instant Drosophila Medium mag niet geautoclaveerd of gekookt worden. Er behoeft geen nipagine te worden toegevoegd en ook het gebruik van papiersnippers is overbodig.

2. Zelf te bereiden voedingsbodem voor 30 tot 40 cultuurbuizen

De voedingsbodem wordt tenminste één dag voor het gebruik bereid.

In een bekeerglas van 300 ml mengt men 50 gram maïsmeel, 25 gram suiker en 3 gram biergistpoeder droog door elkaar, voegt dan 75 ml water toe en roert tot een gladde brij. Indien men in plaats van biergistpoeder droog bakkersgist gebruikt, maakt men hiervan eerst een suspensie in de 75 ml water voordat deze aan het mengsel wordt toegevoegd. Los 0,25 gram nipagine op in 5 ml alcohol 96%.

In een bekeerglas van 800 ml brengt men 250 ml water aan de kook en voegt 2,5 gram agar toe (niet-poedervormige agar eventueel voorweken). Als de agar door verwarmen geheel is opgelost voegt men hier het dikke maïsmeelmengsel aan toe.

Onder voortdurend roeren (om aanbranden te voorkomen) laat men de brij enigszins inkoken; het mag juist geen dikke, stroperige massa worden. Men neemt het bekeerglas van het vuur, voegt de nipagineoplossing toe en roert deze goed door het mengsel.

3. Sterilisatie

De cultuurbuizen worden van wattenproppen voorzien. Vierkantjes knippen uit gevouwen watten, 'n kleiner stukje watten in het midden leggen en het geheel tot een prop samenvouwen. De wattenproppen mogen niet al te los op de buizen

zitten, daar anders de vliegen tussen het glas en de watten ontsnappen. De cultuurbuizen worden in de snelkookpan bij 120 °C gedurende 20 minuten gesteriliseerd. Het vuur temperen zodra de druk is bereikt. Laat de pan na het steriliseren zeer geleidelijk afkoelen; verminder nooit de druk door de drukregelaar op te lichten. Een buisje met snippers filtreerpapier ($\pm 5 \times 5$ mm) wordt meegesteriliseerd. Men kan ook droog steriliseren in de oven van een gasfornuis (± 30 minuten bij 120 °C). Wattenproppen dan afdekken met aluminiumfolie. De voedingsbodem wordt over erlenmeyers van 250 ml verdeeld (niet te vol doen). De erlenmeyers kunnen met een wattenprop worden afgesloten of met aluminiumfolie worden afgedekt. De voedingsbodem wordt bij 120 °C gedurende 10 à 20 minuten in de snelkookpan gesteriliseerd. Er kunnen meestal 4 erlenmeyers van 250 ml in een grote snelkookpan.

4. *Gieten van voedingsbodem*

Het gieten van de voedingsbodems kan het beste door 2 personen geschieden. Een erlenmeyer met voedingsbodem wordt na het steriliseren warm uit de snelkookpan gehaald en in een doek gewikkeld (snelkookpan weer afsluiten om de overige erlenmeyers warm te houden).

Terwijl de een de wattenproppen verwijderd (niet op tafel leggen!), giet de ander ± 2 cm (= $\frac{1}{4}$ tot $\frac{1}{5}$ deel van de buis) voedingsbodem in de buis. De wanden van de buizen aan de binnenkant niet 'bevuilden'. Buizen weer afsluiten met wattenproppen. De buizen die niet meteen gebruikt worden plaatst men in de koelkast.

5. *Gebruiksklaar maken*

Daags vóór gebruik: De buizen die de volgende dag gebruikt worden, moeten van condenswater worden bevrijd. Zet ze daartoe op een warme plaats (bijvoorbeeld in de broedstovf bij 25 °C), maar vermijd bodemwarmte en direct zonlicht. De buizen uit de koelkast worden — één dag voor zij nodig zijn — op kamertemperatuur gebracht en dan verder op dezelfde wijze behandeld om het condenswater te verwijderen.

Meteen vóór gebruik: Men maakt met gedestilleerd water en wat verse bakkergist in een bekersglas van 50 ml een gistsuspensie. Met een uitgegloeide prepareernaald maakt men enkele gaatjes in de voedingsbodem en voegt dan een druppel gistsuspensie toe, die nu in de voedingsbodem kan doordringen. Voeg ook enkele snippertjes filtreerpapier toe en sluit weer af met de wattenprop.

6. *Het aanhouden van stammen*

Zie voor:

- verschil tussen ♀ en ♂ pagina 98 (figuur 50)
- afbeeldingen van enige mutanten pagina 104 (figuur 52)
- de ontwikkeling van ei tot vlieg pagina 97 (figuur 49)
- het narcotiseren van de vliegen pagina 106 (figuur 54)

De benodigde vliegen verkrijgt men door 3 weken (uiterlijk 2 weken) voor het begin van het practicum cultures van de aangegeven stammen aan te zetten. Van iedere stam moet men per klas voor tenminste 2 cultures (liefst meer) in $\frac{1}{8}$ slagroomflesjes zorgen. Per flesje heeft men 5 à 10 paartjes van de betreffende stam nodig. Men kan deze vliegen voor het aanzetten van stamcultures ieder jaar opnieuw van een der genetische laboratoria betrekken, doch de mogelijkheid staat open om de vliegengstammen het gehele jaar door in culture te houden. Men moet bij dit laatste wel bedenken dat de vliegen iedere 3 à 4 weken (is afhankelijk van de temperatuur) op een nieuwe voedingsbodem moeten worden overgezet (oude flessen direct reinigen in verband met gevaar voor infectie met mijten). Voor het aanzetten van de cultures worden de met wattenproppen afgesloten en gesteriliseerde flesjes 2 à 3 cm met gesteriliseerde voedingsbodem gevuld (= ongeveer 30 cm³ voedingsbodem per flesje). Indien geen instant voedingsbodem wordt gebruikt dienen op de voedingsbodem enkele snippertjes

filterpapier te worden gestrooid. De vliegen, die genarcotiseerd in de flesjes gebracht worden, mogen — vooral bij gebruik van een zelf te bereiden voedingsbodem — tijdens de narcose niet met de voedingsbodem in contact komen. Wanneer ze vastplakken kunnen ze zichzelf, nadat ze zijn bijgekomen, meestal niet meer uit de voedingsbodem bevrijden. Leg daarom de flesjes horizontaal tot de vliegen zijn bijgekomen. De flesjes worden in de broedstoof geplaatst bij 25 °C.

7. Sorteren van virginalen ♀♀

Om het practicum te kunnen uitvoeren heeft men van deze stammen virginalen (= onbevuchte) ♀♀ nodig. Binnen 6 uur (misschien zelfs 12 uur) na het uitkomen paren de ♀♀ in de regel niet (mits geen oudere ♂♂ aanwezig zijn).

Men kan dus als volgt te werk gaan:

Als de poppen in de stamcultures beginnen uit te komen worden iedere morgen zo vroeg mogelijk de uitgekomen vliegen uit de flesjes verwijderd; de ♂♂ kunnen worden bewaard, de ♀♀ zijn onbruikbaar omdat men niet zeker is dat ze virginaal zijn.

De flessen goed controleren op achtergebleven vliegen. Levende vliegen die in de voedingsbodem zitten vastgeplakt met de steel van het penseel verwijderen. Gedurende de dag tenminste 1x (niet later dan 6 uur na het eerste uitschudden) doch liefst 2x (bijvoorbeeld 12.00 en 17.00 uur) uitschudden. ♂♂ en ♀♀ van elkaar scheiden en bewaren in buisjes met voedingsbodem. Telkens nieuwe buisjes nemen; mocht men zich bij het isoleren van de en ♀♀ eens vergissen dan zijn slechts de vliegen in dat buisje onbruikbaar.

Omdat onder normale omstandigheden het uitkomen van de vliegen uit de poppen meestal in de vroege ochtenduren plaats heeft zou een andere methode meer geschikt kunnen zijn om grotere aantallen virginalen ♀♀ te verzamelen. Men haalt 's avonds de buizen met vliegen uit de broedstoof ('s nachts niet kouder dan 18 °C). De volgende ochtend verwijdert men alle vliegen (nauwkeurig controleren), waarna de buizen weer in de broedstoof (25 °C) geplaatst worden. Twee uur daarna worden de nu uitgekomen vliegen uitgeschud en op geslacht gesorteerd.

Als de stamcultures 3 weken voor het begin van het practicum zijn aangezet kan men op deze wijze tenminste 10 dagen virginalen ♀♀ verzamelen. Onder goede cultuuromstandigheden kunnen de vliegen verscheidene weken leven.

Ze zijn vruchtbaar zo lang ze leven.

Het verzamelen van virginalen ♀♀ is in zekere zin een arbeidsintensief werk. Indien men niet in de gelegenheid is de soms grote aantallen virginalen ♀♀ te verzamelen kan men het practicum toch wel gedeeltelijk uitvoeren. Men verzamelt dan een beperkt aantal virginalen ♀♀ en zet daarmee de aangegeven kruisingen aan. De ♂♂ en ♀♀ van de F₁ die men op deze wijze kweekt worden dan aan de leerlingen gegeven om er een F₂ van te kweken. (F₁ ♀♀ behoeven uiteraard niet virginaal te zijn)

Bij het verzamelen van de ♂♂ en virginalen ♀♀ kan het volgende van belang zijn:

- Voedingsbodems waar geen larven in voorkomen schimmelen eerder dan met larven. Schimmel op de voedingsbodem maakt de vliegen het eten en drinken onmogelijk; ze sterven dan spoedig. Controleer de buisjes met ♂♂ en met virginalen ♀♀ regelmatig.
- Een vlieg die pas is uitgekomen heeft een smal en lang achterlijf; de vleugels zijn nog opgevouwen en het dier is nog slechts weinig gepigmenteerd. Bij deze dieren is het geslacht nog moeilijk vast te stellen. De ♂♂ hebben in dit stadium aan de buikzijde een donker vlekje bij de punt van het achterlijf (uitwendige geslachtsorganen). Na de narcose krijgt het lichaam van deze dieren zijn normale vorm en wordt pigment gevormd. Door de behandeling met etherdamp worden de vleugels hard, zodat ze later niet meer of niet meer geheel gestrekt kunnen worden (niet verwarren met de mutant vestigial).

8. Overige gegevens

De buisjes worden zo steriel mogelijk bereid. De voedingsbodem is behalve voor

vliegen ook zeer geschikt voor bacteriën en schimmels. Om infectie met bacteriën en schimmelsporen tot een minimum te beperken moeten de cultuurbuizen, wanneer ze geopend worden, zo snel mogelijk weer met de wattenprop worden afgesloten.

De toevoeging van nipagine aan de zelf te bereiden voedingsbodem is bedoeld om de ontwikkeling van schimmels (meestal *Penicillium*) te beperken.

Indien in de voedingsbodem niet al te lange tijd na het aanzetten voldoende larven aanwezig zijn, zorgen deze er óók voor dat de schimmelontwikkeling wordt onderdrukt. Slechts wanneer weinig larven aanwezig zijn bestaat de kans dat de culture door het optreden van schimmel mislukt (grijze tot grijsgroene tot groenwitte laag op de voedingsbodem).

Wanneer bacteriën de voedingsbodem aantasten wordt deze meestal slijmerig. Als zich infecties voordoen kunt U het beste de dieren in nieuwe buisjes overzetten (mits meer dan 10 dagen vóór de F₁ of F₂ analyse).

Omdat de dieren door te lang verblijf in de etherdamp dood gaan, moet men ze uit de etheriseerder schudden wanneer alle vliegen stil liggen. Bij langdurig gebruik van de etheriseerder condenseert etherdamp op de bodem van de fles. Vliegen die in de vloeibare ether terechtkomen worden daardoor direct gedood. Laat daarom van tijd tot tijd de etherdamp uit de flessen ontsnappen (ramen open!) of gebruik regelmatig nieuwe etheriseerders.

Vliegen die onder narcose zijn en op het punt staan bij te komen bewegen hun pootjes en de monddelen. Warmte (bijvoorbeeld van een lamp) verkort de narcose.

Wanneer de vliegen enige tijd nadat ze onder narcose gebracht zijn geen pootbewegingen uitvoeren en bovendien de vleugels onder een hoek van 45° boven hun achterlijf omhoogsteken, zijn ze dood.

Wanneer de virginale ♀♀ en 2 à 3 dagen apart worden gehouden groeien de ovaria zo snel, dat het achterlijf opzwellt. Het aantal nakomelingen wordt hierdoor gunstig beïnvloed. Bij de paring slaat het ♀ de spermatozoa (= mannelijke geslachtscellen) op in een spermatheca en gebruikt deze om er een groot aantal eicellen mee te bevruchten. De eerste twee dagen na het uitkomen leggen de jonge ♀♀ geen eieren.

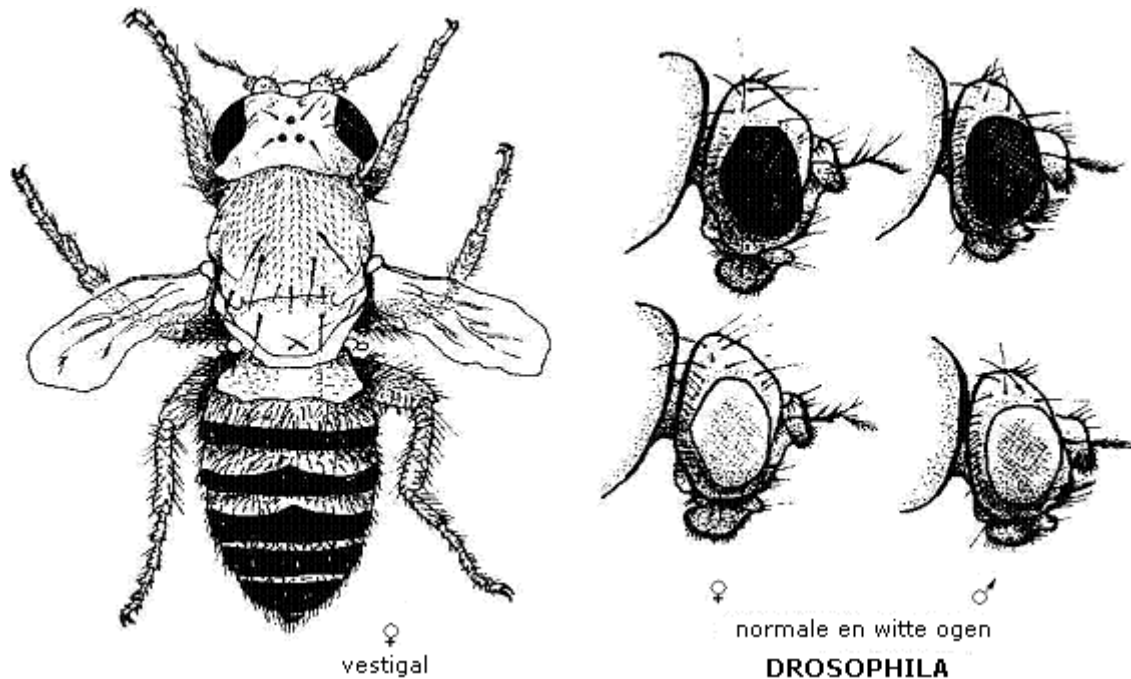
E-30 Kruisingen en uitsplitsingen van *Drosophila*'s

Mutanten

V

oor practicumdoeleinden kan men verschillende mutanten gebruiken; zij zijn echter niet alle even geschikt. In onderstaande lijst zijn een aantal veel gebruikte mutanten vermeld. Achter de naam is tussen haakjes aangegeven waar de mutaties op het chromosoom gelokaliseerd zijn. Het eerste cijfer geeft het chromosoom aan, waarin zij gelokaliseerd zijn en het tweede cijfer de plaats op de genetische kaart van dat chromosoom. Dus vg: vestigial (2 - 67.0) wil zeggen dat vestigial op locus (plaats) 67 van de genetische kaart van het tweede chromosoom ligt.

- | | | |
|-------------------|-----|---|
| 1. Oogkleur: | w: | white (1 - 1.5) witte ogen (figuur 52) |
| | pr: | purple (2 - 54.5) donkerrode oogkleur |
| | v: | vermillion (1 - 33.0) helderrode oogkleur |
| 2. Oogvorm: | B: | Bar (1 - 57.0) staafvormige ogen |
| 3. Lichaamskleur: | y: | yellow (1 - 0.0) geelbruine lichaamskleur |
| | b: | black (2 - 48.5) donker, zwart-bruine lichaamskleur |
| | e: | ebony (3 - 70.7) zwarte lichaamskleur |
| 4. Vleugelvorm: | dp: | dumpy (2 - 13.0) vleugels ingebocht en afgeknot tot ongeveer $\frac{2}{3}$ van normale lengte |
| | vg: | vestigial (2 - 67.0) vleugels sterk gereduceerd (figuur 52) |



Figuur 52. Mutanten van *Drosophila melanogaster* L.
 Het vestigial-vrouwtje en het verschil tussen de normale ogen (wilde vorm)
 en de witte ogen bij mannetjes en vrouwtjes.

Vleugeladers: cv: crossveinless (1 - 13.7) de dwarsaders van de vleugels
 ontbreken

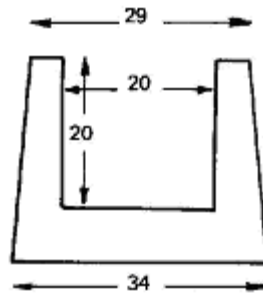
N.B. Elders in deze handleiding worden genen niet met twee letters, maar met één letter
 aangeduid (bijvoorbeeld vg – v).

Vestigial voldoet uitstekend als op de volgende wijze wordt uitgeschud:
 Buisje op de plaats van de voedingsbodemp in de ene hand vast houden en met een
 vinger van de andere hand ter hoogte van de wattenprop tegen het buisje tikken.
 De vliegen gaan dan naar beneden zonder dat ze met al teveel geweld op de
 voedingsbodemp terechtkomen, zodat vastplakken bijna niet optreedt.

Benodigheden:

a. Practicumuitrusting per 2 leerlingen:

- 1 'etheriseerder', bestaande uit $\frac{1}{8}$ slagroomflesje met kurk (diameter onderzijde kurk
 29 mm). De kurk aan de onderzijde op de draaibank met een binnendraaibeitel of
 met een boor uithollen (figuur 53). De uitholling strak met watten vullen.



Figuur 53. De maten in mm van een kurk nodig voor het narcotiseren van *Drosophila melanogaster* L.

- 1 'heretheriseerder', bestaande uit ½ petrischaal met op de bodem geplakt 2 velletjes filtreerpapier, waartussen een plukje watten.
- 1 systeemkaartje. Dit moet regelmatig vernieuwd worden in verband met het overbrengen van schimmelsporen en bacteriën; men kan het ook regelmatig reinigen met een wattenprop gedrenkt in alcohol 70%.
- 1 penseel no. 2. Regelmatig steriliseren in alcohol 70%. Penseel echter niet in de alcohol laten staan daar anders het kwastje krom wordt.
- 1 stootplaatje, bestaande uit een plaatje hardboard (bijvoorbeeld 12x10 cm) met daarop gelijmd een laagje schuimplastic (± 1 cm dik).
- 1 druppelflesje (15 cm^3 ; drogist) met kurk, gevuld met ether.
- 1 loep.
- 6 cultuurbuizen met voedingsbodem. De voorkeur verdienen cilindervormige buisjes $\pm 25 \text{ mm } \varnothing$, met platte bodem. Een hoogte van 8 cm is zeer geschikt. Lengte 10 cm is ook verkrijgbaar.
- 6 etiketten voor de cultuurbuizen.
- 1 vel tekenpapier.

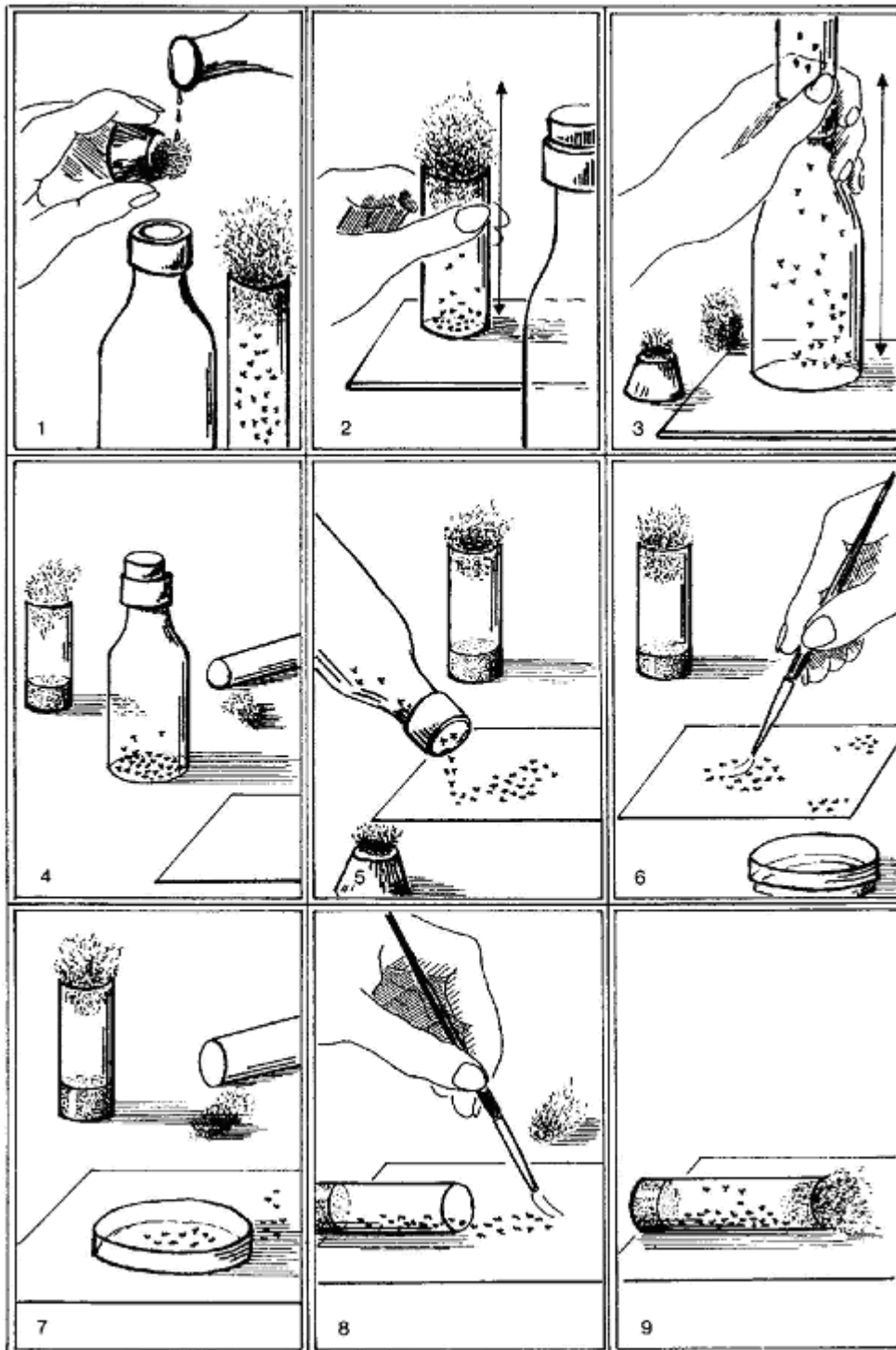
b. Overige benodigdheden:

- broedstoof: het practicumschema van 1 les per week is er op gebaseerd dat de vliegen bij $25 \text{ }^\circ\text{C}$ worden gekweekt. Hoe lang de ontwikkeling van de vliegen duurt bij de wisselende temperatuur van het leslokaal is niet te voorspellen.
Houd bij het aanschaffen of vervaardigen (gegevens hierover zijn elders vermeld) van een broedstoof rekening met de ruimte die men nodig heeft voor de buisjes.
- oliegraf: glazen potjes met schroefdeksel, half gevuld met olie.
Vliegen die niet meer nodig zijn worden hierin voorgoed uitgeschakeld.
- watten: pakken verbandwatten (drogist); goedkopere oplossingen zijn mogelijk.
- ether: technische ether (drogist).
- voedingsbodem: zie voor de benodigdheden E-29 onder:
Vorbereidingen voor het practicum pag. 98.
- vliegen: zie E-29 onder 6 en 7, pag. 101 en 102.

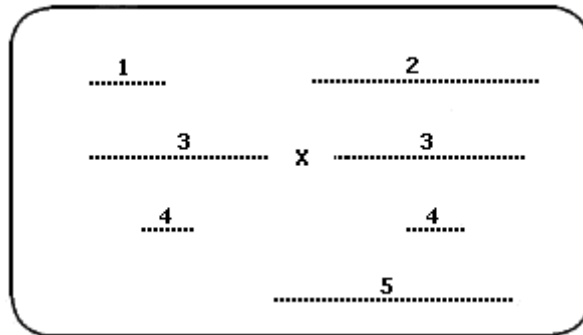
Uitvoering:

a. Het narcotiseren en sorteren van de vliegen (figuur 54)

- neem de stop met watten van de etheriseerder.
- bevochtig de watten met ether.
- neem een kweekbuisje met te behandelen vliegen en tik met de bodem enige malen op het stootplaatje. (Let op bij vestigial; zie aanwijzing onder mutanten (pag. 104).



Figuur 54. Het narcotiseren en selecteren van *Drosophila melanogaster* L.



Figuur 55. Etiket op de kweekbuis en de wijze van invullen van dit etiket.
 1 = nummer van de kruising, 2 = naam van de leerling, 3 = mutanten, die gekruist worden,
 4 = de aantallen van de gebruikte mutanten en 5 = datum.

- verwijder de wattenprop en keer het buisje meteen om boven de etheriseerder.
- neem etheriseerder en kweekbuisje in een hand en tik op het stootplaatje, zodat de vliegen in de etheriseerder vallen.
- doe de stop op de etheriseerder en wacht tot de vliegen verdoofd zijn.
- schud de verdoofde vliegen op het witte kaartje. Narcotiseer niet te kort daar anders de vliegen zeer snel weer bijkomen, doe het ook niet te lang daar ze dan gedood worden. (Lees ook E-29, onder 8, pag. 102 en 103).
- sorteert de vliegen met een penseel. Druk niet met het penseel op de vliegen, maar veeg ze voor het kwastje uit. Indien een kruising moet worden ingezet handelt men eerst zoals hierna onder b is aangegeven en sorteert dan pas de overige vliegen.
- als de dieren tijdens het sorteren bijkomen kan men ze weer verdoven met een heretheriseerder. Druppel ether op het filtreerpapier in de petrischaal en plaats deze omgekeerd over de vliegen.

b. Het inzetten van kruisingen

- veeg de vliegen in de gewenste combinatie voorzichtig met een penseel in de nieuwe kweekbuis.
- sluit de kweekbuis af met een wattenprop en laat deze horizontaal liggen tot alle vliegen zijn bijgekomen.
- plak het ingevulde etiket (ook het aantal ♂♂ en ♀♀ vermelden) zo hoog mogelijk op de kweekbuis (niet te dicht bij de watten). Zie figuur 55.

c. Kruisingen

1. Monohybride kruising met volledige dominantie

P	fenotype: ♀ wild X vestigal ♂ genotype: GG X gg gameten:
F ₁	genotype: fenotype: gameten:
F ₂	genotype: fenotype:

Noteer van ieder fenotype het aantal dat door de afzonderlijke groepen leerlingen werd gevonden in hierna volgende tabellen.

F₁

Tabel 10	wild	
	♀	♂
TOTAAL		

naar tabel 18

F₂

Tabel 11	wild		vestigal	
	♀	♂	♀	♂
a. totaal ♀ en ♂				
b. totaal FENOTYPE				

naar tabel 18

naar tabel 19

3. Monohybride kruising met geslachtsgekoppeld kenmerk

P $\left[\begin{array}{l} \text{feno type:} \\ \text{genotype:} \\ \text{gam eten:} \end{array} \right. \quad \begin{array}{l} \text{♀ wild} \\ \text{XX} \\ \text{RR} \end{array} \times \begin{array}{l} \text{white} \\ \text{XY} \\ \text{r-} \end{array} \text{♂}$

F₁ $\left[\begin{array}{l} \text{genotype:} \\ \text{feno type:} \\ \text{gam eten:} \end{array} \right.$

F₂ $\left[\begin{array}{l} \text{genotype:} \\ \text{feno type:} \end{array} \right.$

Noteer van ieder fenotype het aantal, dat door de afzonderlijke groepen leerlingen werd gevonden, in hierna volgende tabellen.

F ₁			F ₂				
Tabel 14	wild		Tabel 15	wild		vestigal	
	♀	♂		♀	♂	♀	♂
TOTAAL			a.	totaal ♀ en ♂			naar tabel 18
			b.	totaal FENOTYPE			naar tabel 19

4. Reciproke kruising van 3

P $\left\{ \begin{array}{l} \text{feno type:} \\ \text{genotype:} \\ \text{gam eten:} \end{array} \right.$

F₁ $\left\{ \begin{array}{l} \text{genotype:} \\ \text{feno type:} \\ \text{gam eten:} \end{array} \right.$

F₂ $\left\{ \begin{array}{l} \text{genotype:} \\ \text{feno type:} \end{array} \right.$

Noteer van ieder fenotype het aantal, dat door de afzonderlijke groepen leerlingen werd gevonden, in hierna volgende tabellen.

F ₁			F ₂				
Tabel 16	wild		Tabel 17	wild		vestigal	
	♀	♂		♀	♂	♀	♂
TOTAAL			a.	totaal ♀ en ♂			
			b.	totaal FENOTYPE			

naar
tabel 18

naar
tabel 18

naar
tabel 19

Tabel 18

van Tabel	♀	♂
10		
11a		
12		
13a		
14		
15a		
16		
17a		
TOTAAL		
te verwachten	1:1	

Het totaal van de voorgaande tabellen wordt, volgens de aanwijzingen bij die tabellen, overgebracht naar verzameltabellen 18 en 19. De getallen die in tabel 19 worden ingevuld, worden bewerkt zoals hieronder met een voorbeeld is aangegeven. Achter 136 komen bijvoorbeeld de getallen voor: 845 239 226 66

Het totaal is 1376. Een ideale uitkomst zou verkregen zijn, als het eerste getal was geweest $9/16 \times 1376 = 774$ en het tweede en derde $3/16 \times 1376 = 258$; het laatste getal zou dan $1/16 \times 1376 = 86$ hebben moeten zijn.

Naast het feit dat het verschil tussen de gevonden getallen en de berekende ideale getallen statisch (zie E-32) zeer wel te verklaren is, kan men die verschillen aan de hand van de opgave onder tabel 19 nader bespreken.

Vliegen, die homozygoot-recessief zijn voor een bepaald uiterlijk kenmerk, zijn dat vaak ook voor eigenschappen betreffende hun ontwikkeling. Dit kan tot gevolg hebben dat de ontwikkeling langere tijd in beslag neemt, maar ook dat slechts een bepaald percentage de ontwikkeling van ei tot vlieg voltooit (bij ebony bijvoorbeeld ongeveer 80%). Hierdoor wijken de resultaten vaak te veel af van de te verwachten verhoudingen.

Tabel 19

van tabel	gevonden aantallen				te verwachten verhouding
11b	wild	vestigial			3:1
15b	wild	white			3:1
17b	wild	white			1 :1
13b	wild	vestigial	ebony	ebony vestigial	9:3:3:1

Opdracht en vraag:

1. Ga aan de hand van tabel 19 na of dit zich bij een of meer kruisingen heeft voorgedaan.
2. Hoe is na te gaan of men met een vertraagde ontwikkeling bij de homozygoot-recessief te doen heeft dan wel met een zekere letaliteit tijdens de ontwikkeling rekening moet houden?

E-31 Uitsplitsingen bij F₂ zaailingen van de tomaat

A. Inleiding

Door veredeling is de tomaat in de loop der jaren economisch een uitermate belangrijk cultuurgewas geworden. In de Verenigde Staten bijvoorbeeld is het qua marktwaarde op één na het belangrijkste tuinbouwgewas. In Nederland het eerste, gevolgd door komkommer en sla. Als gevolg van de intensieve onderzoeken van de laatste 15 jaar is de tomaat met gerst en maïs genetisch een der best onderzochte gewassen. In de tomaat waren in 1968 al 650 verschillende genen bekend, welke betrekking hebben op morfologie, habitus, synthese van stoffen, ziekte-resistentie zowel in zaailingen als in volgroeide planten. Een aantal van deze zaailingkenmerken lenen zich bijzonder goed om in de F₂ populatie-genetische principes en methodieken te demonstreren, zoals:

a. Genetische principes

1. Dominantie tegenover recessiviteit
2. Genotype tegenover fenotype
3. Monohybride en dihybride uitsplitsingen
4. Letaliteit
5. Interactie tussen erfelijke factor en milieu
6. Genetische blokkering van een biochemische synthese
7. Intermediaire overerving

b. Genetische methodieken

8. Herkennen van eigenschappen
9. Scoren van eigenschappen in tabellen
10. Uitspreken vaneen hypothese
11. Uitwerken van tabellen

B. Genenlijst

In deze lijst worden slechts een aantal genen aangegeven welke in het zaailingstadium duidelijk tot uitdrukking komen.

Waar in onderstaande lijst in het genotype een punt is ingevuld, staat deze in plaats van zowel een hoofdletter als een kleine letter (bijvoorbeeld A. betekent AA en Aa).

a. *Normale of geen anthocyaanvorming* (chromosoom 2)

A . — Met anthocyaan; stengel violet van kleur.

A a — Zonder anthocyaan; stengel groen van kleur.

Deze eigenschap komt het best tussen de 10-20 dagen na uitzaai tot uiting.

Soms zeer goed te zien wanneer de kiemplanten juist boven de grond komen.

Bij lage lichtintensiteiten wordt weinig anthocyaan gevormd.

Op oudere leeftijd en bij hogere temperatuur verdwijnt de anthocyaankleur langzamerhand. Voorbeeld van interactie tussen milieu en erfelijkheid.

b. *Tomaten- of aardappelblad* (chromosoom 6)

C . — Tomatenblad; blad met inkepingen.

C c — Aardappelblad; bij jonge planten is de bladrand gaaf; bij oudere bladeren is het aantal bladsegmenten gereduceerd.

Deze eigenschap wordt ongeveer 17 dagen na uitzaai zichtbaar.

c. *Behaard of onbehaard* (chromosoom 11)

H . — Normaal behaarde plant.

H h — Onbehaarde plant.

d. *Normale of geen thiaminevorming* (thiamineless) (chromosoom 6)

T . — Normale plant.

t t — Thiamine (vitamine B₁) wordt niet gevormd, doordat de syntheseketen van deze stof op een tot nu toe onbekend punt geblokkeerd is. De cotyledonen en eerste bladeren van t t planten hebben de normale groene kleur, omdat het embryo een beperkte hoeveelheid thiamine van de moederplant heeft meegekregen. Wanneer dit echter is verbruikt treden gebreksverschijnselen op en nieuwe bladeren zijn dan bleekgroen, geel of wit. De groei is sterk vertraagd en zonder behandeling blijven deze planten dan ook in groei achter en dragen geen vrucht. De normale groei treedt echter weer op, wanneer de zaailingen geregeld (ééns in de 3 dagen) bespoten worden met een oplossing van 0,002% thiamine (0,01 gram per halve liter water).

Wanneer deze mutant verwacht wordt, kunnen de zaden het best in twee verschillende bakjes uitgezaaid worden. Als de afwijkende planten zich manifesteren worden deze door middel van luciferstokjes gemarkeerd en kan één der bakjes met de thiamine-oplossing behandeld worden. Op deze wijze kan men het best de interactie tussen het milieu en de erfelijke eigenschap waarnemen.

e. *Groen of gelig blad (xanthophyllic)* (chromosoom 10)

z z — Planten met normale kleuren habitus.

Z z — Planten met gelig blad; vertraagde groei.

Z Z — Planten kleurloos; sterven spoedig.

Dit gen is een goed voorbeeld van intermediaire overerving. Kort na het ontkiemen zal een 1:2:1 verhouding benaderd worden, doch als gevolg van de letaliteit van de Z Z typen zal op den duur een verschuiving naar een 1 : 2 verhouding worden waargenomen.

f. *Zaailingen groen of geel (yellow seedling)* (chromosoom onbekend)

Y . — Normale plant.

yy — Zaailingen geel; sterven vroegtijdig.

Dit kenmerk manifesteert zich ongeveer 15 dagen na uitzaai.

Benodigdheden:

- zakjes met zaad waaruit F₂ planten kunnen worden opgekweekt. (In de handel zijnde pakketten bevatten ook zaden waaruit de parentes en de F₁ planten kunnen worden opgekweekt.) Na uitzaai zijn in het zaailing-stadium reeds F₂ uitsplitsingen te zien. Het genotype van de F₁ plant staat op het betreffende zakje aangegeven (alleen voor die genen welke in de F₂ uitsplitsen). De betekenis van de gebruikte codering staat aangegeven in de genenlijst van deze handleiding. Er wordt steeds een zodanige hoeveelheid zaad beschikbaar gesteld, dat tenminste 5 plantjes in de homozygoot recessieve groep verwacht kunnen worden.
- de voor biochemische mutanten noodzakelijke chemicaliën. Indien men zaadmonsters heeft die de mutant thiamineless bevatten, heeft men tevens thiamine nodig (voor behandelingswijze zie genenlijst).

- zaibakjes; tenminste 1 per leerling. Afmetingen minimaal 22,5 X 20,0 cm en 5 cm hoogte. Kan van steen, hout of plastic zijn.
- grond - potaarde.
- wit rivierzand.
- zeefjes.
- doorschijnend plastic.
- vernevelspuit of flesspuit; een gieter met fijne sproeier is ook bruikbaar.
- houten of plastic labeltjes.

Uitvoering:

- vul de zaibakjes met gewone potaarde, die 1,5 cm onder de bovenrand moet blijven.
- vul zaibakjes van niet meer dan 5 cm hoogte tot 0,5 cm onder de rand.
- zeef het bovenste laagje potaarde, zodat het oppervlak zo glad mogelijk is.
Is het bakje gevuld dan de grond met een plat voorwerp (bijvoorbeeld plankje) zacht aandrukken.
- leg de zaden nu op regels. Onderlinge afstand tussen de regels 2,5-3 cm (minimaal 2 cm); afstand tussen de zaden in één regel 1-2,5 cm. Het zaaien kan met behulp van een pincet of gewoon met de hand gebeuren.
In verband met het uitdrogen van de aarde aan de zijkanten moeten de buitenste regels minstens 2 cm van de rand van het bakje liggen.
- bedek de zaden met $\pm 0,5$ cm potaarde (zaaidiepte = ± 3 x de zaaddikte) en strooi vervolgens een dun laagje rivierzand over de potaarde. Het rivierzand dient om schimmelinfectie tegen te gaan en het scoren te vergemakkelijken.
- plaats aan de rand van het bakje een label waarop onder andere het genotype van de F_1 plant (zie zakje met zaad) wordt geschreven.
- bevochtig het bakje met de spuit of de gieter goed, echter zodanig dat er geen putjes in de aarde ontstaan.
- dek de bakken af met doorzichtig plastic, waardoor een hoge luchtvochtigheid wordt behouden en plaats ze voor het raam. De bakjes behoeven nu niet meer begoten te worden totdat de zaadjes ontkiemd zijn.
- verwijder nu het plastic en begiet de bakjes regelmatig (1x per dag). De grond mag nooit droog zijn, maar neem bij gebruik van water-ondoorlaatbare bakjes maatregelen om eventueel overtollig water te laten weglopen.

Opmerking: Om de zaden zoveel mogelijk gelijktijdig te laten kiemen moet dit bij een temperatuur van 20-25 °C gebeuren. Bij temperaturen beneden 20 °C en boven 25 °C verloopt de kieming langzaam en wisselvallig. Zet de bakjes zo mogelijk in de broedstoof.

Enkele zaden kiemen al na 4 dagen maar de meerderheid komt pas na 6 tot 8 dagen boven de grond; sommige zaden kiemen nog later. Zodra ongeveer een kwart van de zaden gekiemd is moeten de bakjes in het licht geplaatst worden. Indien mogelijk nog enkele dagen bij een temperatuur van 20 °C opkweken, daarna mag de temperatuur zakken tot 12 à 15 °C.

Voor een goede groei van de jonge plantjes is zonlicht gedurende meerdere uren per dag noodzakelijk. Gedurende herfst, winter en lente is kunstmatige bijverlichting noodzakelijk. Goede resultaten werden verkregen met TL buizen van 40 W Philips kleur 33 op 40 cm afstand boven de bakjes. Wanneer de afstand groter is zal het groeiproces langzamer verlopen. De kunstmatige belichting moet ± 9 uur per dag zijn.

- tel van ieder zaibakje per fenotype het aantal kiemplantjes en verwerk deze gegevens zoals aangegeven onder opdrachten.

Opmerkingen:

1. Verschillen in stengelkleur (zie in de genenlijst: Normale of geen anthocyaanvorming) treden het duidelijkst op, indien direct na de kieming bij een temperatuur van 12-15 °C en een hoge lichtintensiteit wordt verder gekweekt. De anthocyaanvorming wordt bovendien bevorderd, wanneer men de potgrond na het kiemen langzaam laat uitdrogen, echter niet zo ver dat de kiemplanten verwelken. De anthocyaankleur (Aa) kan na 18 dagen gescoord worden.
2. Voor wat bijvoorbeeld de kenmerken tomatenloof/aardappelloof (Cc) betreft kan ± 25 dagen na het zaaien gescoord worden.
3. Bij de plantjes die uitsplitsen voor Zz moet men niet te lang wachten met scoren, daar de witte plantjes ZZ na enige tijd volledig verdwijnen zodat de verhouding:

$$\frac{Zz}{T} : \frac{Zz}{2} : \frac{ZZ}{1} \text{ verandert in } \frac{zz}{1} : \frac{Zz}{2}$$
4. Ook met de plantjes die uitsplitsen voor Yy moet men niet te lang wachten, omdat die na enige tijd ook verdwenen zijn.

Opdrachten:

1. Bepaal, uitgaande van het genotype van de F₁ plant, de genotypen die in de F₂ voorkomen (N.B. de tomaat is een zelfbestuiver).
2. Bepaal met deze F₂ genotypen de fenotypen die in de F₂ verwacht worden en bereken de onderlinge verhouding, waarin ze te verwachten zijn.
3. Maak voor ieder F₁ genotype een afzonderlijke tabel volgens het voorbeeld van tabel 20. Voer opdracht 1 en 2 uit voor alle zaadmonsters die gekweekt worden en noteer de gevonden gegevens in de afzonderlijke tabellen.

Tabel 20

GENOTYPE F ₁					
FENOTYPE F ₂					
te verwachten verhouding					
Gevonden aantallen in zaai bakjes	1				
	2				
	3				
	4				
	5				
	6				
	7				
	8				
	9				
	10				
totaal gevonden					
verwachten getallen					

4. Noteer van alle zaaibakjes de per fenotype gevonden aantallen in de betreffende tabellen en bereken van ieder fenotype het totaal.
5. Bepaal per tabel het totaal aantal getelde plantjes. Bereken, uitgaande van de te verwachten verhouding, de aantallen die gevonden zouden moeten zijn als aan die verwachting zou zijn voldaan. De afwijkingen die de gevonden getallen ten opzichte van de te verwachten getallen vertonen kunnen met behulp van wetmatigheden uit de waarschijnlijkheidsleer worden verklaard (zie E-32).

E-32 Statistische analyse van de resultaten van kruisings-proeven

a. Statistische analyse F_2

Nadat de individuen in een F_2 populatie geteld en in de verschillende fenotypes ingedeeld zijn, moeten de gevonden resultaten vergeleken worden met de verwachting, welke op grond van de erfelijkheidswetten werd opgesteld. Door deze analyse kan vastgesteld worden of de uitkomst van het experiment met kleine aantallen overeenkomt met de verwachting welke alleen voor zeer grote aantallen opgaat. De onderzoeker moet kunnen beoordelen of de resultaten het gevolg zijn van louter toeval, of ze in strijd zijn met de verwachting, of dat zij net met de verwachting in overeenstemming zijn.

De gevonden resultaten van verschillende kruisingen kunnen afhankelijk van de uitgevoerde kruising in de F_2 betrekking hebben op twee fenotypen (monohybride kruising met volledige dominantie), op drie fenotypen (monohybride kruising met een intermediair overervende eigenschap) of op vier fenotypen (dihybride kruising). De analyse kan ook uitgevoerd worden met kruisingsresultaten waarbij meer dan vier fenotypen in de F_2 voorkomen. Het voorbeeld is uitgewerkt voor een F_2 van een dihybride kruising. De hypothese is dan:

1. Ieder paar allelen van een gen splitst in de verhouding 3:1.
2. De twee paar allelen splitsen onafhankelijk van elkaar uit zodat er een verhouding van 9 : 3 : 3 : 1 verwacht kan worden. Er zijn vier fenotypen welke aangeduid worden met a, b, c en d.

Voorbeeld:

fenotype	aantal
a	68
b	20
c	26
d	6
totaal	120

- a. heeft het uiterlijk van de twee dominante allelen.
- b. heeft het uiterlijk van een dominant allel en van een recessief allel.
- c. heeft het uiterlijk van een recessief allel en van een dominant allel.
- d. heeft het uiterlijk van de twee recessieve allelen.

Ieder paar erfelijke eigenschappen moet volgens de verwachting in de verhouding 3 : 1 voorkomen. De resultaten voor het eerste paar kunnen nu als volgt geanalyseerd worden:

	fenotype		totaal
	a + b	c + d	
gevonden	88	32	120
verwacht	90	30	120
afwijking	-2	2	0

Indien men zonder meer de gevonden aantallen 88 en 32 deelt en zo de verhouding 2,75 : 1 vindt, geeft het weinig voldoening als men op grond van deze verhouding zegt: 'dit is ongeveer 3:1, dus de hypothese is juist'. Bovendien: 2,75 + 1 = 3,75, terwijl 3 + 1 = 4. De totalen kloppen niet en er is geen mogelijkheid te beoordelen of de afwijking toelaatbaar is. Door het toepassen van de zogenaamde chi-kwadraat test kan de toelaatbaarheid van de afwijkingen onderzocht worden.

χ^2 (chi-kwadraat) wordt uitgerekend door de kwadraten van de afwijkingen van de gevonden aantallen ten opzichte van de verwachte aantallen, te delen door de verwachte aantallen voor ieder fenotype en de uitkomsten op te tellen. (Bij kleine aantallen moet nog een correctie worden toegepast.)

$$\chi^2 = \sum \frac{(\text{afwijkingen})^2}{\text{verwachting}} = \sum = \text{som van}$$

Toegepast op het voorbeeld:

$$\chi^2 = \frac{-2^2}{90} + \frac{2^2}{30} + \frac{4}{90} + \frac{4}{30} + \frac{4}{90} + \frac{12}{90} = \frac{16}{90} = 0,1778$$

Deze waarde moet nu vergeleken worden met de berekende spreiding van χ^2 met behulp van de tabel op pagina 120. Het aantal vrijheidsgraden is altijd één minder dan het aantal groepen dat getest wordt. In deze analyse dus 2 - 1 = 1. Uit de tabel volgt, dat voor één vrijheidsgraad de χ^2 waarde 0,1778 een waarschijnlijkheid tussen 0,7 en 0,5 oplevert.

Het is gebruikelijk een waarschijnlijkheid van minder dan 0,05 te vereisen als grens voor een afwijking tussen de gevonden waarde en de verwachte waarde.

Indien de waarschijnlijkheid groter is dan 0,05, is er geen reden om aan de juistheid van de hypothese te twijfelen, en kan men het experiment als een bevestiging voor de juistheid van de hypothese beschouwen. (Zie ook: De interpretatie van 'waarschijnlijkheid' op pagina 120.)

In het boven gebruikt voorbeeld ligt de uitkomst hoger dan 0,05 en is er dus geen reden om te twijfelen aan de betrouwbaarheid van de gevonden aantallen. Men kan aannemen dat de afwijkingen van de verwachte aantallen het gevolg zijn van toevallige omstandigheden. Er is geen significante afwijking van de hypothese (3 :1). We kunnen de conclusie trekken dat de gameten van ieder allel in gelijke aantallen voorkwamen en dat voor ieder type gameet een even grote kans op bevruchting aanwezig was.

Ook het tweede paar allelen van het tweede gen kan zo geanalyseerd worden:

	fenotype		totaal
	a + b	c + d	
gevonden	94	26	120
verwacht	90	30	120
afwijking	4	-4	0

$$\chi^2 = \frac{-4^2}{90} + \frac{4^2}{30} = 0,7111 \text{ (één vrijheidsgraad)}$$

Waarschijnlijkheid (afgelezen uit de tabel) = 0,5 tot 0,3.

Ook deze uitkomst bevestigt de hypothese dat er een verdeling van 3 : 1 zou moeten optreden.

Na het onderzoek naar de betrouwbaarheid van de uitkomsten met betrekking tot de 3 : 1 verdeling, kan ook onderzocht worden of de gevonden getallen een bevestiging vormen voor de 9 : 3 : 3 : 1 verdeling.

	fenotype				totaal
	a	b	c	d	
gevonden	68	20	26	6	120
verwacht	67,5	22,5	22,5	7,5	120
afwijking	0,5	-2,5	3,5	-1,5	0

$$\chi^2 = \frac{0,5^2}{67,5} + \frac{-2,5^2}{22,5} + \frac{3,5^2}{22,5} - \frac{1,5^2}{7,7} = 1,259 \text{ (drie vrijheidsgraden)}$$

Waarschijnlijkheid (afgelezen uit de tabel) 0,8 tot 0,7.

Weer is de waarschijnlijkheids-waarde boven de 0,05 grens, zodat we aan kunnen nemen dat de door ons gevonden waarden een bevestiging zijn van de hypothese dat er een 9 : 3 : 3 : 1 moet optreden. De afwijkingen van de exact berekende aantallen is veroorzaakt door toevallige omstandigheden.

Men kan deze analyse natuurlijk ook uitvoeren voor terugkruisingen en voor geslachtsgebonden (X-chromosoom gebonden) kruisingen. De gevonden waarden worden dan vergeleken met de in die gevallen verwachte aantallen.

b. Correctie voor kleine aantallen

Als het totaal aantal van een monster klein is, bijvoorbeeld minder dan 100 en er is maar één vrijheidsgraad, dan kan de afwijking van het verwachte aantal met 0,5 verminderd worden voordat de χ^2 toets wordt uitgevoerd. Bijvoorbeeld: voor een kruising wordt een verdeling van 3 : 1 verwacht. Het totale aantal is 48. Dit aantal levert een verdeling op van 30 : 18 in plaats van de verwachte verdeling van 36 : 12. Voor ieder fenotype is er dus een afwijking van de verwachting van 6. Als er geen correctie voor kleine aantallen wordt toegepast is de

$$\chi^2 = \frac{6^2}{36} + \frac{6^2}{12} = 4,0 \text{ (één vrijheidsgraad)}$$

De uit de tabel afgelezen waarschijnlijkheid is dan lager dan 0,05 (tussen 0,05 en 0,01). Hieruit volgt de conclusie dat de gevonden aantallen **geen** bevestiging zijn van de verwachting en dat de gevonden aantallen niet alleen door toevallige omstandigheden afwijken van de verwachting. Indien men echter bovengenoemde correctie voor kleine aantallen toepast wordt de berekening:

$$\chi^2 = \frac{5,5^2}{36} + \frac{5,5^2}{12} = 3,36$$

De nu uit de tabel afgelezen waarschijnlijkheid is tussen 0,10 en 0,05 en is dus **groter** dan 0,05, zodat voor dit kleine aantal toch mag worden aangenomen dat de uitkomst in overeenstemming is met de verwachting. Het is natuurlijk beter indien men van grotere aantallen uitgaat.

Verdeling van de χ^2

Vrijheids- graden	Waarschijnlijkheid											
	0.99	0.95	0.90	0.80	0.70	0.50	0.30	0.20	0.10	0.05	0.01	0.001
1	0.000157	0.00393	0.0158	0.0642	0.148	0.455	1.074	1.642	2.706	3.841	6.635	10.827
2	0.0201	0.103	0.211	0.446	0.713	1.386	2.408	3.219	4.605	5.991	9.210	13.815
3	0.115	0.352	0.584	1.005	1.424	2.366	3.665	4.642	6.251	7.815	11.345	16.268
4	0.297	0.711	1.064	1.649	2.195	3.357	4.878	5.989	7.779	9.488	13.277	18.465
5	0.554	1.145	1.610	2.343	3.000	4.351	6.064	7.289	9.236	11.070	15.086	20.517

c. De interpretatie van 'waarschijnlijkheid'

De uit de tabel af te lezen waarschijnlijkheid is die waarmee door het toeval resultaten worden verkregen die in overeenstemming zijn met de hypothese, ook al wijken die resultaten af van de verwachting. Is de waarschijnlijkheid groot, dan bestaat er een goede overeenstemming tussen prognose en waarneming. Bij een lage waarde is de overeenstemming slecht. Is de waarde van de waarschijnlijkheid bijzonder laag, dan steunen de resultaten de hypothese niet langer zodat deze verworpen moet worden. Het waarschijnlijkheidsniveau waarop de hypothese verworpen moet worden is natuurlijk arbitrair. Meestal houdt men zich aan de volgende afspraken:

1. Is de waarschijnlijkheid groter dan 0,05, dan worden de resultaten in het algemeen in overeenstemming met de prognose geacht. In deze gevallen kan het verschil tussen de gevonden waarde en de prognose met zekerheid aan toevalsfactoren worden toegeschreven. Er zijn geen aanwijzingen dat de hypothese onjuist is.
2. Als de waarschijnlijkheid kleiner is dan 0,05, maar groter dan 0,01, spreekt men van een significante afwijking van de prognose, of van een significant verschil.
3. Blijkt de waarschijnlijkheid kleiner dan 0,01 te zijn, dan wordt de situatie als bijzonder significant afwijkend gekenschetst. In dat geval zijn de resultaten niet met de verwachting in overeenstemming zodat de hypothese verworpen moet worden. Wij moeten hierbij echter wel bedenken dat bij verwerping op 0,01 (= 1%) niveau, in 1 % van de gevallen een mogelijk juiste hypothese verworpen wordt.
4. Komt uit de χ^2 berekening een waarschijnlijkheid van 0.99 of 0.95, dan bestaat er aanleiding om te verwachten dat er met de 'gevonden' waarden geknoeid is. Dit is vooral het geval indien regelmatig dit soort hoge waarden van de waarschijnlijkheid gevonden worden.

E-33 Modificaties

Benodigheden:

- twijgen van grove den (of andere soort naaldboom): één twijg per leerling.
- linaal of millimeterpapier.

Uitvoering:

- meet van 200 volkomen willekeurig uitgekozen losgemaakte naalden op een vel millimeterpapier of langs een liniaal de lengte van iedere naald tot op 1 mm nauwkeurig. Heeft een naald een lengte tussen bijvoorbeeld 34 en 35 mm dan rondt men op het dichtst bijgelegen hele aantal millimeters af.
- turf voor iedere aldus in hele millimeters uitgedrukte lengte het aantal naalden dat deze lengte bezit.
- verwerk de gevonden gegevens grafisch in een zogenaamd histogram (horizontaal de lengten in mm, op iedere lengte een verticale zuil die in zijn lengte het gevonden aantal naalden weergeeft).

Vragen:

1. Moet men de waarneming genotypisch of fenotypisch verklaren? Waarom?
2. Welke factoren zijn van invloed op de naaldlengte?
3. Is het juist of onjuist ook de leeftijd van de naald als zo'n factor te zien? Waarom?
4. Had deze proef ook gedaan kunnen worden door bijvoorbeeld de halmlengten in een roggeveld te meten? Beredeneer.

E-34 Het inzetten van een populatiekooi

In een populatiekooi worden 2 of meer soorten organismen (of mutanten van één soort) samengebracht, van voedsel voorzien en gedurende het experiment aan hun lot overgelaten. Men start met een bekend aantal individuen en inventariseert de inhoud van de kooi aan het einde van het experiment. Uit de dan gevonden getalssterkten kan men conclusies trekken over:

- welke soort respectievelijk mutant zich het best aanpast aan de in de kooi heersende (en naar believen gewijzigde) omstandigheden.
- welke soort respectievelijk mutant het sterkst kan concurreren, indien er althans sprake is van een onderlinge concurrentie.
- hoe de onderlinge relaties zijn; waar concurrentie optreedt; waar niet en waar wel samenwerking plaatsvindt.

Meer genetisch kan men bovenstaande punten ook als volgt formuleren; welk gen of welke genencombinatie biedt zijn drager het meeste voordeel in de strijd om het bestaan? Immers wat zich in een populatiekooi afspeelt is in feite een strijd tussen genotypes.

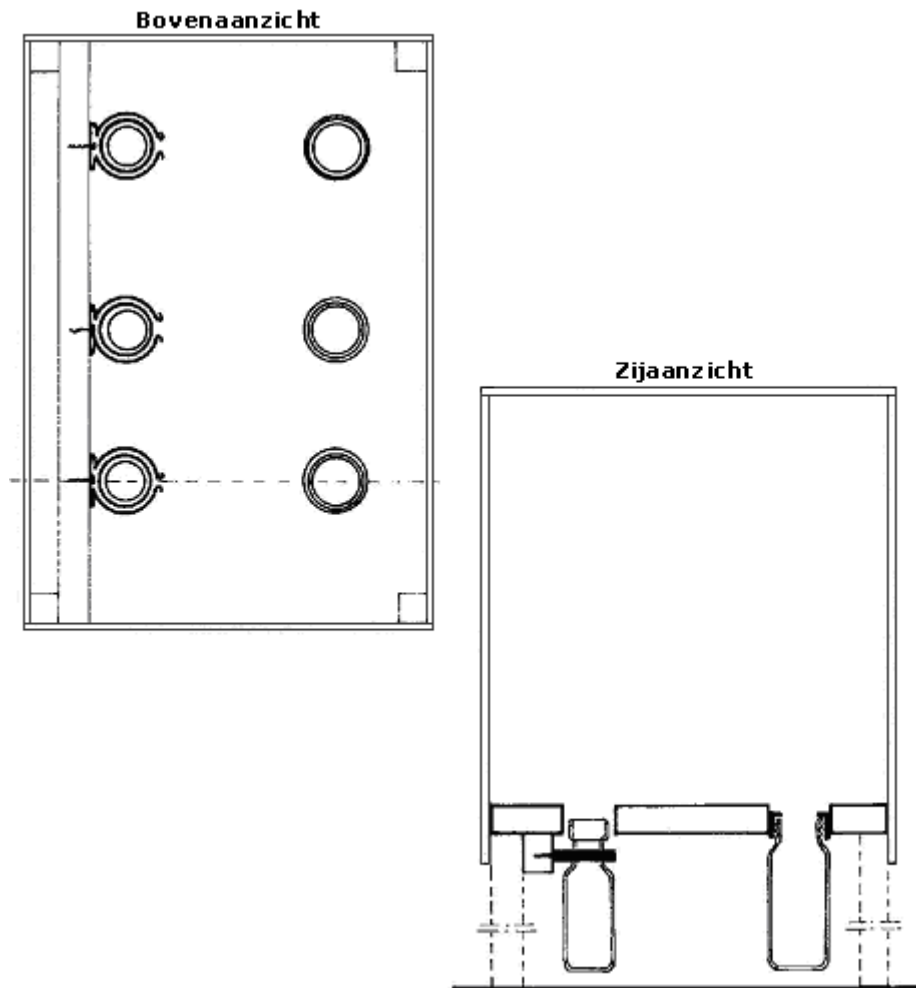
Vanzelfsprekend heeft men uit populatiekooi-experimenten veel geleerd over het waarom van opmars en teruggang van huidige wilde soorten en over de mechanismen die in de evolutie werkzaam zijn.

Vorbereiding:

Het maken van een populatiekooi. Deze kooi kan volgens bijgaande schets gemaakt worden (figuur 56). Afmetingen en model zijn niet zo belangrijk: 30 X 30 X 50 cm is zeer geschikt.

De opstaande wanden en het dak zijn van doorzichtig materiaal (glas, perspex en dergelijke; een omgekeerde plastic aquariumbak is zeer geschikt).

Hierin worden luchtgaten aangebracht welke met fijn gaas worden afgesloten. Belangrijk is de bodem van hout of metaal, waarin zich 6 ronde gaten bevinden die zo groot zijn dat de flessen met voedingsbodemp, hangend aan de Terry-gereedschapsklemmen, er precies in passen (kieren afsluiten). Bij gebruik van flessen met een schroefdeksel maakt men in het deksel een gat



Figuur 56. Bouwschets van een populatiekooi. In de tekening zijn links de bevestigingen met Terry-klemmen en rechts met schroeffittingen weergegeven.

van dezelfde grootte als de gaten in de bodem van de kooi en monteert het deksel tegen de bodem. De fles met het voedingsmedium kan er dan in en uit worden geschroefd. De gehele kooi zo hoog op pootjes dat de flessen vrij hangen en benedenwaarts uit de klemmen gehaald kunnen worden, respectievelijk uit de deksels geschroefd kunnen worden.

- N.B.: 1. Het is voor het uit de kooi halen van de bedwelmde vliegen (zie 'uitvoering') beslist noodzakelijk dat de bovenzijde van de flessenhals niet boven de bodem van de populatiekooi uitsteekt. Hiermee rekening houden bij het monteren van de Terry-klemmen.
2. Voor het verwijderen van dode vliegen (zie 'uitvoering') en het reinigen van de kooi na het experiment, verdient het aanbeveling één wand van de kooi (eventueel de bodem), schuif- of draaibaar te bevestigen, zodat de kooi geopend kan worden.

Benodigheden:

- populatiekooi.
- 6 flesjes ($\frac{1}{4}$ of $\frac{1}{8}$ slagroomflesjes, sambal-flesjes, etc.) met instant drosophila voedingsbodem of zelf te bereiden voedingsbodem (zie E-29).
- drosophila's: 10 paar van de wild-vorm (W)
 10 paar van de mutant white (= witogig:w)

Tabel 22 Programma populatiekooi

1e week	2e week	3e week	4e week	5e week	etc.
populatiekooi inzetten	FLES 1 verwijderen en in de stoof zetten nieuwe fles 1a inzetten	FLES 1 vliegen tellen vliegen verwijderen fles 1 weer in de stoof zetten	FLES 1 nu uitgekomen vliegen tellen inhoud fles 1 verwijderen en schoonmaken		
		FLES 2 verwijderen en in de stoof zetten nieuwe fles 2a inzetten	FLES 2 vliegen tellen vliegen verwijderen fles 2 weer in de stoof zetten	FLES 2 nu uitgekomen vliegen tellen inhoud fles 2 verwijderen en schoonmaken	
			FLES 3 verwijderen en in de stoof zetten nieuwe fles 3a inzetten	FLES 3 vliegen tellen vliegen verwijderen fles 3 weer in de stoof zetten	etc.
				FLES 4 verwijderen en in de stoof zetten nieuwe fles 4a inzetten	etc.

Uitvoering: (zie: programma populatiekooi tabel 22).

- zet de kooi in met 6 flessen waarin zich voedingsbodem bevindt.
Vermeld van te voren op de flessen:
nummer van de fles, datum waarop in de kooi gezet, datum waarop uit de kooi te
verwijderen.
- zet in iedere fles een strookje filtreerpapier op de voedingsbodem. Het strookje moet
boven de fles uitsteken en worden omgebogen zodat het de bodem van de kooi raakt.
- breng in de kooi Drosophila's: 10 ♀♀ en 10 ♂♂ van de wildvorm samen met 10 ♀♀ en
10 ♂♂ van een mutant die gemakkelijk van de wildvorm is te onderscheiden
(bijvoorbeeld: white).
- vervang elke week één fles door een nieuwe. Hiermee handelen zoals aangegeven is
in 'programma populatiekooi'. Bij het verwisselen geen vliegen laten ontsnappen.
Geef de vervangende fles het nummer 1a in plaats van 1 en vervolgens 1b in plaats
van 1a, etc.

- noteer elke week in tabel 23 de gegevens verkregen uit de tellingen.
Doe dit gedurende enkele maanden. Wanneer het experiment wordt beëindigd moeten alle vliegen in de kooi geteld worden.
- het verdient aanbeveling regelmatig (eens in de maand) alle vliegen in de kooi te tellen en de dode exemplaren te verwijderen. De genarcotiseerde vliegen worden na de telling uiteraard in de kooi teruggezet.

TOTAAL		W	♂	♀									datum van verwijdering	
													W	♀
TOTAAL	W	♂	♀											
	W	♂	♀											
3 ^e telling	W	♂	♀											
	W	♂	♀											
1 ^e telling	W	♂	♀											
	W	♂	♀											
Nr. van de fles														

Opdracht en vragen:

1. Maak een diagram met op de X-as de datum en op de Y-as de aantallen *Drosophila*'s. Geef met een ononderbroken lijn 'wild' aan en met een onderbroken lijn 'white'.
2. Beschrijf nauwkeurig wat er met de populatie is gebeurd. Verklaar de uitkomsten (aantallen 29 ♀♀ en ♂♂ aantallen wild en white).

E-35 Genetica van de mens: 'tongrollen'

Erfelijke eigenschappen zijn bij de mens uiteraard niet zo te onderzoeken zoals bij planten en dieren gebruikelijk is namelijk door proefkruisingen. Toch blijkt het goed mogelijk erfelijke eigenschappen van de mens te onderzoeken. Iemand die zijn tong zo kan vouwen dat de zijkanten van de tong naar boven tegen elkaar kunnen worden gebracht noemen we een 'roller'. Een 'niet-roller' kan dat — ook net de beste wil van de wereld — niet voor elkaar krijgen. Het genotype 'roller' komt niet altijd fenotypisch tot uitdrukking. Dit bemoeilijkt de interpretatie van Je gegevens.

Dit zijn alle combinaties die theoretisch kunnen voorkomen:

'groep'	ouders		kinderen	
	vader	moeder	roller	niet-roller
A	roller	roller	allemaal	geen
B	roller	niet-r	allemaal	geen
C	niet-r	roller	allemaal	geen
D	niet-r	niet-r	allemaal	geen
E	roller	roller	sommige	sommige
F	roller	niet-r	sommige	sommige
G	niet-r	roller	sommige	sommige
H	niet-r	niet-r	sommige	sommige
I	roller	roller	geen	allemaal
J	roller	niet-r	geen	allemaal
K	niet-r	roller	geen	allemaal
L	niet-r	niet-r	geen	allemaal

In werkelijkheid zullen we veel minder groepen vinden aangezien sommige combinaties alleen maar mogelijk zijn als 'roller' dominant is en andere alleen als 'niet-roller' dominant is.

1967 waren in twee klassen van het Revis-lyceum in Doorn de resultaten als volgt (naar W. Krist):

groep	totaalaantallen	A	totaal	aantallen	46	en	23
		B			25		6
		C			12		14
		D			-		-
		E			23		9
		F			16		6
		G			13		14
		H			-		-
		I			-		2
		J			3		-
		K			1		-
		L			-		1

Uit de aanwezigheid van E en I blijkt dat 'roller' dominant is; ook de afwezigheid van D en H wijst in die richting. I, J en K zouden waarschijnlijk niet bestaan hebben als de gezinnen héél groot geweest waren.

Opdrachten en vragen:

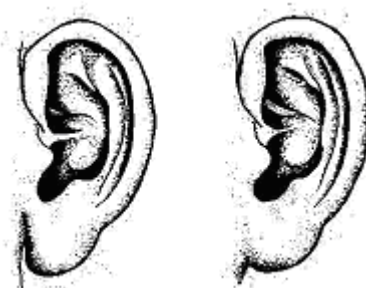
1. Ga minstens zes gezinnen met (liefst veel) kinderen onderzoeken en deel ze in in de hierboven genoemde groepen. Verzamel de resultaten op het bord.
2. Verwerk de tellingen in tabel 24.

Tabel 24

groep	eigen telling	totaaltelling i. d. hele klas
A		
B		
C		
D		
E		
F		
G		
H		
I		
J		
K		
L		

3. Uit welke groep blijkt welke eigenschap dominant is?
4. Hoe blijkt dat?
5. Welke groepen kunnen beslist niet voorkomen?
(het antwoord opvraag 3 moet goed zijn).
6. Vertel van iedere in antwoord 5 genoemde groep op grond van welke redenering men het onmogelijk acht dat die groep zou kunnen bestaan.
7. Van welke groep(en) meent men te kunnen zeggen dat ze niet bestaan zou(den) hebben als de gezinnen groter geweest waren?
8. Vertel van de in 7 genoemde groep(en) op grond van welke redenering men tot deze opvatting gekomen is.

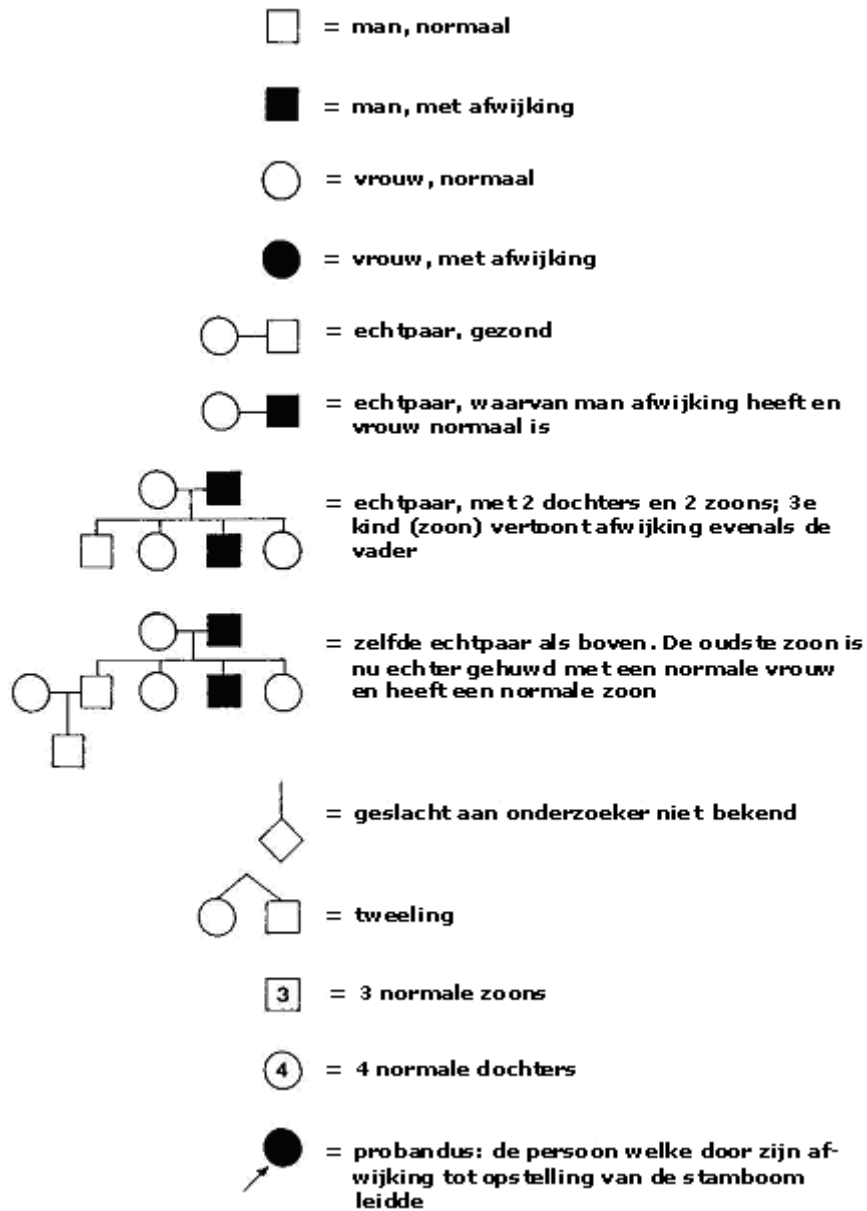
Zet een soortgelijk onderzoek op naar het proeven van PTC (fenythiocarbamide) en naar losse en vergroeide oorlel (figuur 57). De drie onderzoekingen kunnen onder de leerlingen verdeeld worden.



Figuur 57. Oor met vergroeide en losse oorlel.

E-36 Inleiding stamboomonderzoek bij de mens

Alvorens stambomen te kunnen lezen moet men met de symbolen vertrouwd zijn (figuur58).



Figuur 58. Symbolen die gebruikt worden bij het opstellen van een stamboom van de mens.

Vragen:

Beantwoord voor de gegeven stamboom (figuur 59) de volgende vragen:

1. Is de eigenschap dominant of recessief?
2. Van wie krijgen de lijdende desbetreffende afwijkende allel?
3. Is de vader of moeder lijder, gezond of carrier (= heterozygoot = draagster).
4. Van wie heeft deze persoon (sub 2) het afwijkende allel gekregen?
5. Op welk chromosoom is deze afwijking gelokaliseerd?
6. Deze afwijking betreft hemofilie, een vrij ernstige afwijking. Is het te verwachten, dat deze eigenschap tot afwijkingen in de sex-ratio van de betrokken families als geheel leidt in:
 - de primaire sex-ratio (bij de conceptie)
 - de secundaire sex-ratio (bij de geboorte)
 - de tertiaire sex-ratio (op 50-jarige leeftijd)?

E-37 Genetica bij de mens: chromosomen, karyotype en het maken van een karyogram van de mens

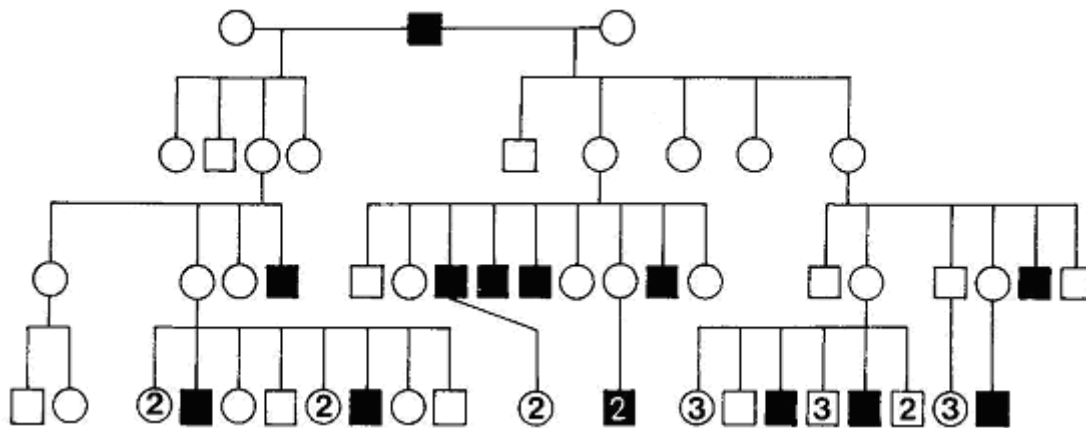
a. De chromosomen van de mens

In het begin van de twintigste eeuw was bekend dat de kern (nucleus) van plantencellen en dierencellen zich voorafgaande aan de celdeling oplost in een aantal gescheiden waarneembare en kleurbare objecten: de chromosomen. Het aantal en de afmeting van de chromosomen was kenmerkend voor iedere soort. De nauwkeurigheid waarmee de chromosomen bij de celdeling precies gelijk verdeeld werden over de dochtercellen viel snel op, en daardoor werd duidelijk dat de chromosomen wel eens de dragers van de, tot dan toe puur hypothetische, genen, de erfelijke factoren, zouden kunnen zijn. De studie van de chromosomen van de mens kent enkele perioden van plotselinge bloei die steeds samenhangen met het beschikbaar komen van een nieuwe preparatietechniek.

De allereerste gegevens over de chromosomen van de mens zijn van Von Winiwarter die in 1912 in testesmateriaal 48 chromosomen per cel vond. Dit werd in een latere studie van Painter in 1923 bevestigd, eveneens aan de hand van testes-materiaal.

De vaststelling van het chromosomenaantal van de mens was erg moeilijk doordat de chromosomen zo dicht op elkaar en over elkaar lagen. Daarom was het een belangrijke verbetering toen in 1952 Hsu ontdekte dat de behandeling van cellen met een hypotonische zoutoplossing een zodanige zwelling teweeg bracht, dat de ruimtelijke afstand van de chromosomen onderling veel groter werd. Met behulp van deze techniek konden Tjio en Levan in 1956 in menselijke fibroblasten (huidweefsel) vaststellen dat de mens 46 chromosomen heeft. Enkele weken later, ook in 1956, konden Ford en Hamerton dit bevestigen met cellen verkregen uit testes-materiaal. Tot op vandaag in 1975 is dit aantal van 46 chromosomen keer op keer bevestigd, maar toch zijn er nog steeds leerboeken die het oude en foutieve chromosomenaantal (48) vermelden!

Waar in het voorafgaande het chromosomenaantal van testes-materiaal ter sprake kwam gaat het steeds om de frequent voorkomende mitosen van de spermatogonia die leiden tot de vorming van de spermatocyten. Deze cellen ondergaan de meiose (reductiedeling). De techniek waarmee een perfecte spreiding van de chromosomen mogelijk wordt, maakt gebruik van een celsuspensie die op een objectglaasje wordt gedruppeld en aan de lucht gedroogd. Bij uitdroging barsten de cellen stuk en worden de chromosomen goed gespreid op het glaasje gedeponereerd. Met behulp van de luchtdroog-techniek konden Turpin en Lejeune in 1959 de eerste chromosomale afwijking bij de mens beschrijven. Dit was de ontdekking dat mongooltjes 47 chromosomen per cel bezaten.



Figuur 59. Een stamboom van de mens.

Een belangrijke stap vooruit was de ontwikkeling van de bloedkweekmethode. In 1961 beschreef Moorhead dat de lymfocyten uit het perifere bloed, die zich normaliter niet delen, door behandeling met bonenextract, waarin haemagglutinine voorkomt, gestimuleerd worden en zich dan tóch delen. Ongeveer drie dagen na het begin van de kweek worden de cellen met de hypotonische oplossing behandeld en daarna gefixeerd met alcohol/azijn. De preparaten worden gekleurd om de chromosomen gemakkelijker te kunnen zien door het microscoop. De afmeting van de menselijke chromosomen varieert tussen de 2 en 7 nm.

In 1961 is voor het eerst een nomenclatuur afgesproken voor de menselijke chromosomen. Op basis van de relatieve lengte van de chromosomen en de plaatsing van het centromeer is een indeling gemaakt in groepen, omdat de genoemde criteria een nauwkeuriger benoeming van de individuele chromosomen niet mogelijk maakten. Deze groepen worden aangegeven met de letters A tot en met G. In het bovenstaande geval van 47 chromosomen bij mongooltjes, kon men sindsdien zeggen dat er een chromosoom te veel is in de G-groep.

In 1970 veroorzaakte Caspersson grote opwinding door te publiceren dat chromosomen gekleurd met een fluorescerende kleurstof en bekeken met een ultra-violet-microscoop, een duidelijk dwarsgestreept patroon van heldere en zwakkere banden vertonen en dat dit bandenpatroon karakteristiek was voor ieder chromosomenpaar! In 1971 slaagde Sumner erin hetzelfde bandenpatroon op de chromosomen zichtbaar te maken met de kleurstof Giemsa. Het voordeel hiervan is dat een gewone microscoop gebruikt kan worden in plaats van een dure fluorescentiemicroscoop en dat het preparaat naar believen bestudeerd kan worden, terwijl bij het bekijken van een fluorescentiepreparaat de beeldhelderheid binnen drie minuten te ver uitgedoofd is ('fading'). Het is zelfs mogelijk om grotere brokstukken van chromosomen te herkennen. Als consequentie van deze ontwikkeling werd tijdens de Conferentie van Parijs in 1971 een nieuwe nomenclatuur opgesteld waarmee de bandenpatronen precies in kaart gebracht en benoemd kunnen worden (figuur 60).

We kunnen nu van mongooltjes niet alleen zeggen, dat ze 47 chromosomen, of in de G-groep één chromosoom teveel hebben, maar zelfs dat ze een chromosoom no. 21 teveel hebben. Mongoloïde idiotie (mongooltje) wordt thans aangeduid met trisomie 21. In de loop der tijd zijn bij de mens een groot aantal chromosomale afwijkingen

geconstateerd. Voorbeelden van numerieke afwijkingen zijn: trisomie 13 (47 chromosomen) en monosomie X (45 chromosomen).

Het is opvallend dat een aantal afwijkingen die men verwachtte nooit is gevonden. Van de meeste chromosomen (behalve het X-chromosoom) zijn géén monosomieën bekend, wél trisomieën. Het lijkt theoretisch onontkoombaar dat deze monosomieën wél ontstaan maar in een zéér vroeg stadium leiden tot spontane abortus.

De structurele afwijkingen die we kennen uit cytogenetisch onderzoek van planten- en dierencellen zijn ook bij de mens gevonden. Translokaties en deleties komen relatief vaak voor; inversies zijn niet zeldzaam (inversie van chromosoom 9 komt voor bij 1 % van de bevolking). Vaak zal een inversie of een reciproke translokatie geen enkele klinische afwijking teweeg brengen bij de drager ervan. Er is natuurlijk wel risico voor een ongebalanceerd karyotype bij eventuele nakomelingen. Het chromosoomonderzoek van de mens richt zich op het opsporen van dragers van een chromosoomafwijking.

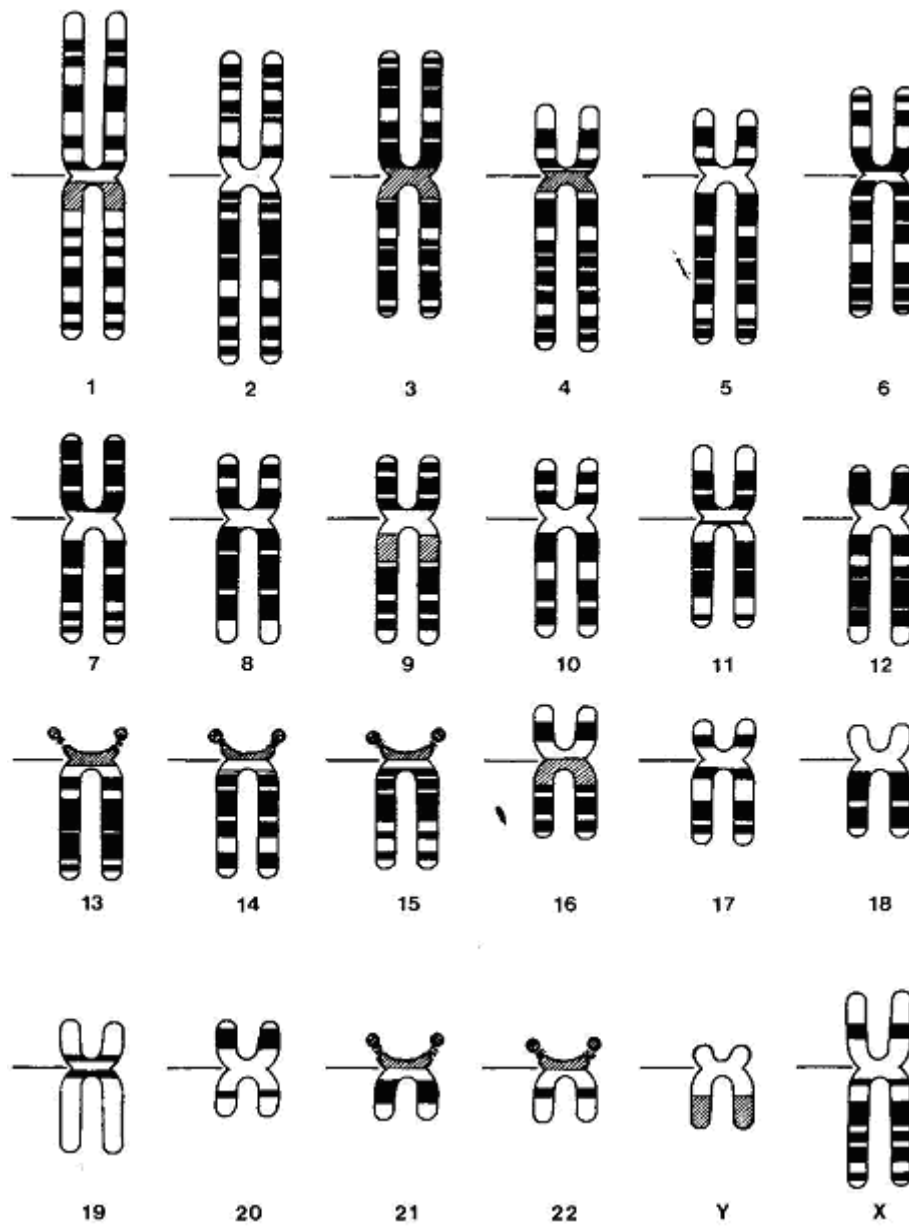
Voorname kinderen met aangeboren afwijkingen worden in dit onderzoek betrokken. Deze aangeboren afwijkingen blijken maar voor ongeveer 7% op een waarneembare chromosoomafwijking te berusten. Meestal is deze chromosoomafwijking puur toevallig tot stand gekomen, doordat er tijdens de meiose bij de vorming van gameten van de vader of de moeder iets is misgegaan. Wanneer de beide ouders van een kind met een chromosoomafwijking een normaal karyotype hebben is er geen reden om aan te nemen dat een volgend kind niet normaal zou zijn. In een aantal gevallen (7%) heeft één der ouders echter wel een chromosoomafwijking en is er een bepaalde kans dat een volgend kind deze chromosoomafwijking zal erven en daardoor bij de geboorte afwijkend zal zijn. Ouders dus van kinderen met (aangeboren) afwijkingen, maar ook ouders die geen kinderen kunnen krijgen of die meerdere spontane aborti hebben meegemaakt, komen in aanmerking voor een chromosoomonderzoek. Dit onderzoek gebeurt meestal in universiteitsinstituten of academische ziekenhuizen op verzoek van de arts die zich toelegt op het geven van erfelijkheidsadviezen (genetic counselling) of van de arts die onvruchtbaarheidsonderzoeken doet (gynaecologie, infertiliteitskliniek). Voor het chromosoomonderzoek is de bioloog door zijn vooropleiding bij uitstek geschikt.

Een erg prille ontwikkeling is de prenatale diagnostiek van chromosomale afwijkingen. Na de 12e week van de zwangerschap wordt 10 ml vruchtwater opgezogen in een injectiespuit. De daarin zwevende cellen die van het embryo zijn losgeraakt worden in een centrifuge afgedraaid en omdat hun aantal veel te gering is voor een normaal onderzoek, worden ze 1½ week verder gekweekt in kunstmatig medium. Wanneer er voldoende cellen zijn, kan worden vastgesteld of het ongeboren kind een chromosoomafwijking heeft en natuurlijk weten we dan ook van welk geslacht het kind is.

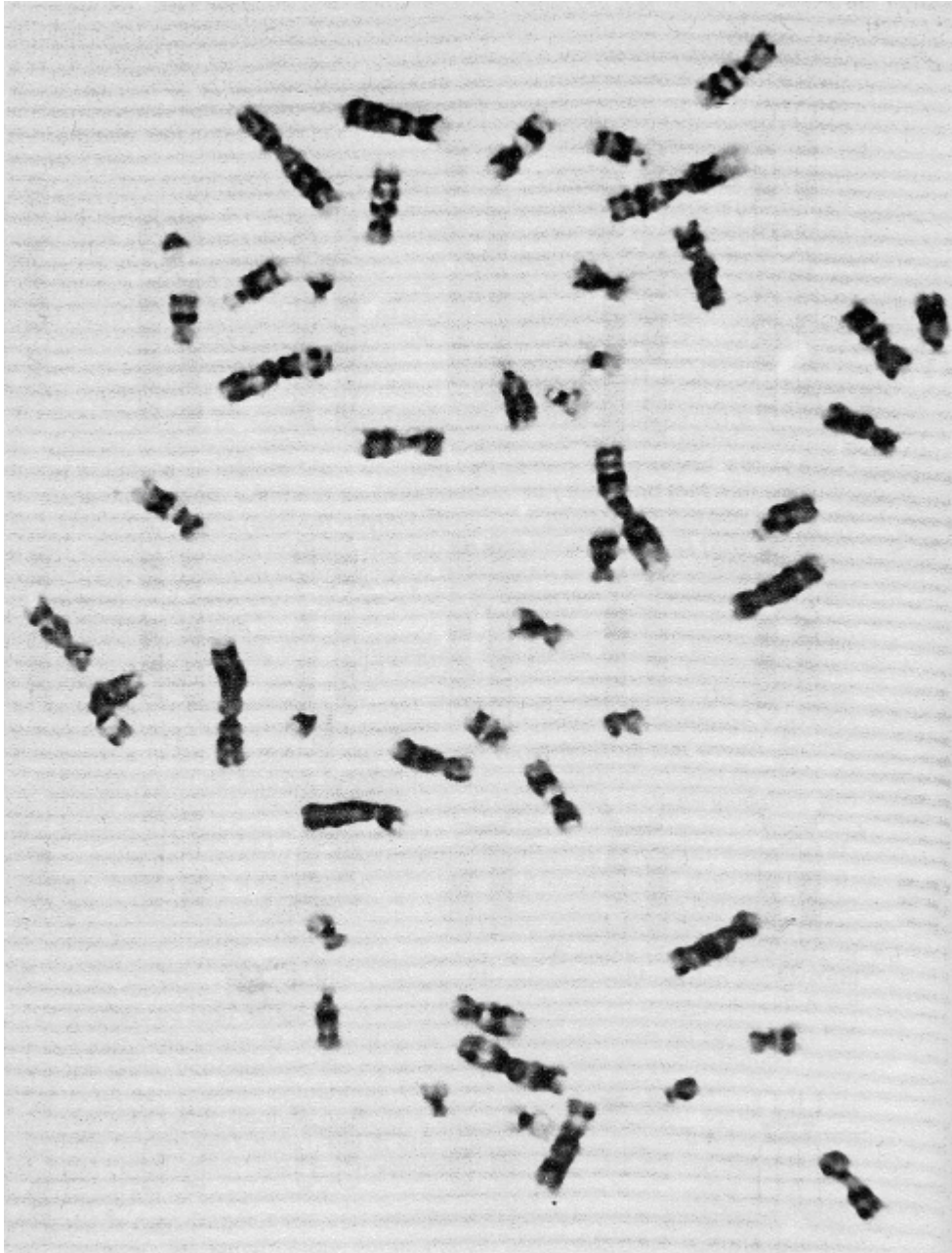
In de meeste gevallen zal blijken dat het kind normaal is. Voor ouders, die bij voorbaat wisten dat ze een verhoogd risico liepen is dit een enorme opluchting. Wanneer blijkt dat dit kind een chromosomale afwijking heeft, kunnen de ouders zich alvast voorbereiden op de speciale zorgen die te verwachten zijn. Het is ook mogelijk dat ouders, die weten dat hun eventuele kinderen het risico lopen van een chromosoomafwijking, besluiten om géén (eigen) kinderen te nemen.

Wanneer de man drager is van een erfelijke chromosoomafwijking, kan het echtpaar besluiten tot kunstmatige donor inseminatie, waarvoor sperma gebruikt wordt van een donor die chromosomaal en algemeen genetisch als normaal kan worden beschouwd. Er zijn in Nederland enkele universiteitscentra die de kunstmatige donor inseminatie verzorgen.

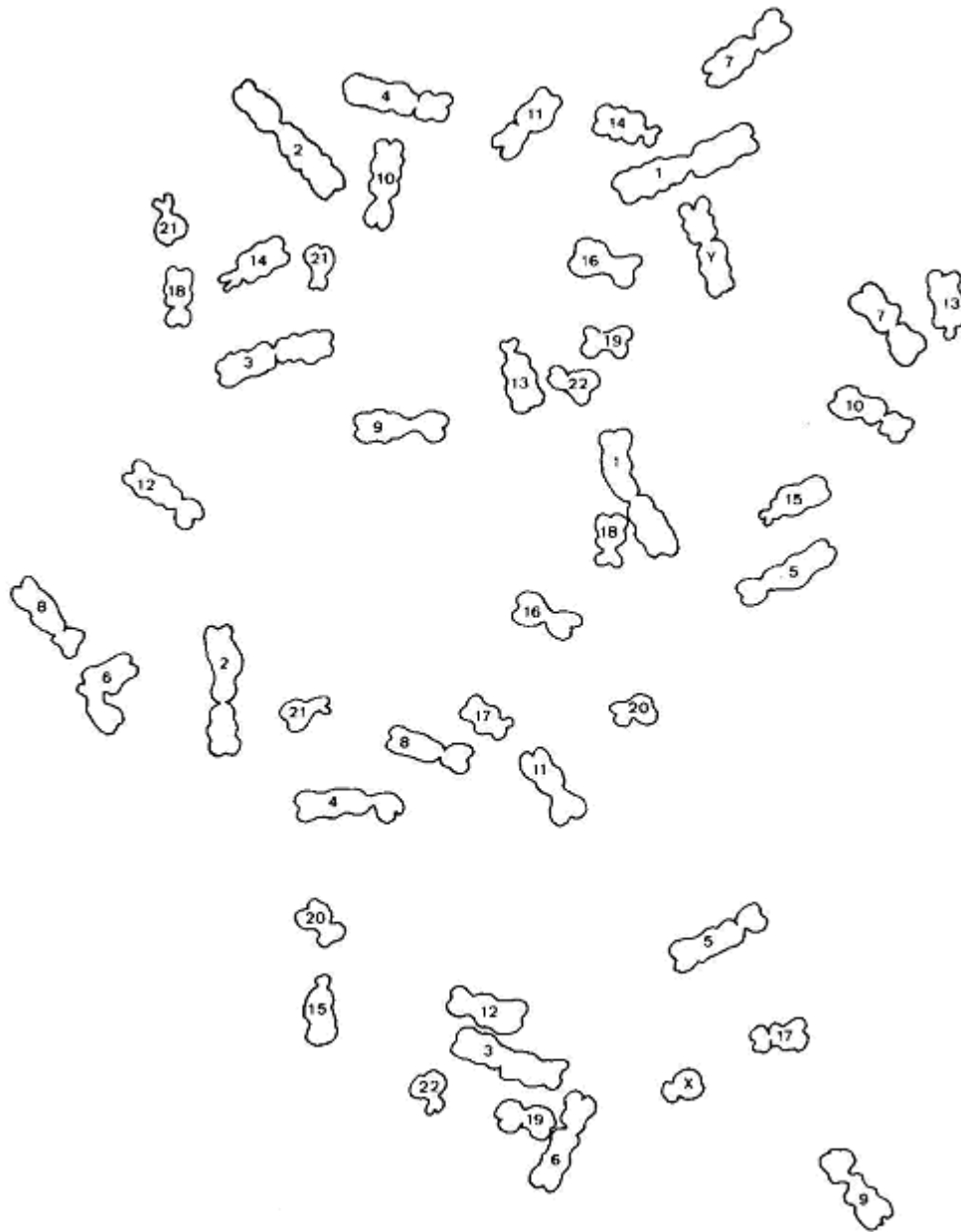
Ook wanneer ouders volkomen gezond en 'normaal' zijn gaat er blijkbaar regelmatig spontaan iets fout tijdens de meiose, waardoor er kinderen met chromosoomafwijkingen zullen blijven ontstaan. Bij deze kinderen zou men willen proberen het defect te herstellen. Het repareren van de foutieve of afwijkende hoeveelheid erfelijk materiaal heeft men op het oog wanneer gesproken wordt over



Figuur 60. Schematische weergave van de bandenpatronen in de chromosomen van de mens (International Paris Conference 1971)



Figuur 61. Karyotype van de mens (mannelijke mongool: 47.XY+21 =trisomie 21). Metafase-chromosomen ontleend aan een lymfocytenkweek van een mannelijke patiënt met het syndroom van Down (mongolisme) na kleuring volgens de trypsine-Giemsa-techniek. Deze foto is afkomstig uit de afdeling Cytogenetica van het Anthropologische Instituut te Nijmegen (Dr. Th. W. Hustinx; Dr. F. J. Rutten; Dr. J. M. J. C. Scheres).



Figuur 62. Schematische weergave met nummering van de chromosomen van de mens uit figuur 61.

'genetic engineering' en 'gene therapie'. Onderzoek op dit terrein vindt plaats in de bacterie-genetica, waar tot nu toe één gen (lac-operon van *Bacterium subtilis*) synthetisch is bereid en met behulp van een virus werd ingebouwd in bacteriën die dit gen tevoren niet bezaten. Hierna werd in deze bacteriestam de normale gen-activiteit gemeten.

Dit experiment heeft visioenen opgeroepen van de mogelijkheid tot manipulatie van het genoom van een organisme. Niet alleen het herstel van foutieve genen, maar ook de introductie van begeerlijke of nuttige eigenschappen lijken in de toekomst reële mogelijkheden, (*Brave new world*, Aldous Huxley.) Een aantal onderzoekers vindt de ontwikkelingen op dit terrein dermate riskant dat zij hun medewerking aan deze onderzoeken hebben beëindigd. De algemene opinie is dat de technische ontwikkeling nog tot ver in de toekomst niet toereikend zal zijn om deze visie op manipulatie met de mens uitvoerbaar te maken. Chromosomale afwijkingen, waarbij steeds honderden tot duizenden genen betrokken zijn, zullen daarom nog vele generaties niet voor reparatie in aanmerking kunnen komen.

b. Het karyotype

Een karyotype wordt gemaakt aan de hand van een preparaat van de chromosomen die afkomstig zijn uit lymfocyten (witte bloedcellen uit de thymus). Een dergelijk preparaat wordt als volgt vervaardigd:

Men voegt tien druppels veneus bloed toe aan 4 ml kweekmedium dat op 37 °C wordt gehouden. In dit medium zit haemagglutinine dat de kernen van de lymfocyten stimuleert, waardoor ze zwellen. De synthese van DNA komt op gang en de cel gaat in deling. Na drie dagen worden de cellen behandeld met een hypotonische KCl oplossing (0,15 M) en gefixeerd in methanol/azijnzuur. Op schone objectglaasjes wordt vervolgens met behulp van de luchtdroogtechniek een chromosoompreparaat gemaakt. Dit preparaat wordt daarna ongeveer 10 seconden behandeld met een 0,1% oplossing van trypsine en gedurende 10 minuten gekleurd met Giemsa 0,1%.

Door de microscoop bekeken vertonen de chromosomen nu een karakteristieke dwarsstreping. Omdat de chromosomen in paren voorkomen (uitgezonderd het X en Y chromosoom bij de man) is het mogelijk — door te letten op de karakteristieke dwarsstreping — de individuele paren te identificeren. De absolute lengte van de chromosomen is geen goede maatstaf voor de identificatie omdat bij toepassing van de hierboven beschreven techniek de chromosomen — door de trypsinebehandeling — ongelijk gezwollen kunnen zijn.

Van de chromosomen in het preparaat kan een foto worden gemaakt (figuur 61). Aan de hand van deze foto is het mogelijk een korte karakterisering te geven van de aanwezige chromosomen door aantal en eventueel grootte en vorm kort te beschrijven. Zo kan men bijvoorbeeld zeggen: 'zij heeft een normaal karyotype' of 'haar karyotype is 46,XX'. Ook afwijkingen kunnen snel worden opgespoord en leiden dan tot karyotypen als 'trisomie 18' of 'zijn karyotype is 47,XY+18'. De afbeeldingen van de chromosomen en/of de korte karakterisering ervan noemt men het karyotype.

c. Het maken van een karyogram van de mens

Door de individuele chromosomen uit een foto van een karyotype uit te knippen en te rangschikken naar het bandenpatroon en eventueel de grootte, wordt een karyogram verkregen. Internationaal (Paris Conference 1971) is vastgelegd welke nomenclatuur men hanteert en op welke wijze de identificatie van de chromosomen dient plaats te vinden. Van ieder paar chromosomen is een korte karakteristiek vastgesteld aan de hand van de morfologie en de bandenpatronen. Tevens is in een serie (schematische) tekeningen van de chromosomen het kenmerkende

bandenpatroon aangegeven (zie figuur 60) en is de volgorde bepaald waarin de chromosomen in het karyogram moeten worden geplaatst. Met behulp van figuur 61 kunt U een karyogram maken.

Uitvoering:

- bestudeer en ga na welke onderdelen chromosomen zijn en welke artefacten (stofjes, haren e.d.).
- stel het karyotype vast als volgt:
 - a. schets op (transparant) papier ruwweg de chromosomen zoals ze in de figuur liggen (figuur 62).
 - b. voorzie ieder chromosoom van een nummer; het laatste nummer geeft het totaal aan.

N.B. Bewaar deze ruwe schets tot na het uitknippen van de chromosomen uit de figuur als controle op eventueel verlies van een uitgeknipt chromosoom.

- vervaardig een karyogram als volgt:
 - a. knip de chromosomen uit en tel ze
 - b. rangschik ze volgens het standaard-karyogram van de Paris Conference 1971 op het lege karyogram; zorg er voor dat het centromeer telkens in het open gedeelte van de onderbroken strepen komt te liggen (tabel 25).
 - c. nadat alle chromosomen in het karyogram hun plaats hebben gekregen kunnen ze worden vastgeplakt.

Vragen:

1. Tijdens welke fase van de mitose is de foto genomen?
2. Hoeveel chromosomen zijn er?
3. Wat is het karyotype (bijvoorbeeld 45,XO)?
4. Is het een mannelijk of vrouwelijk karyotype?

E-38 Het vervaardigen van modellen ter illustratie van processen en verschijnselen in de erfelijkheidsleer

De leerling dient, uitgaande van de in dit thema opgedane kennis, met het aangeboden materiaal, modellen te ontwerpen die als illustratie kunnen dienen voor de volgende soms onzichtbare genetische verschijnselen:

- Lineaire rangschikking der allelen op een chromatide.
- Bouw van een chromosoom bestaande uit twee chromatiden en een centromeer.
- Overeenkomsten (genen) en verschillen (allelen) tussen homologe chromatiden (homozygotie en heterozygotie).
- Nabootsing mitose en meiose.
- Het uitwisselen van allelen en chromosoomfragmenten:
 - a. Natuurlijk: crossing-over en recombinatie
 - b. Kunstmatig: de invloed van chemicaliën en straling (mutaties)
- De invloed van colchicine: het ontstaan van tetraploidie.
- Statistische controle van de wetten van Mendel.
- Andere genetische verschijnselen als natuurlijke selectie, sex-linkage, gekoppelde overerving en polymerie.

1		2		3		
7		8		9		
13		14		15		
19		20		21		

4		5		6		
10		11		12		
16		17		18		
22		X		Y		

E-39 Vraagstukken erfelijkheidsleer

1. Meestal, maar niet in alle gevallen, wordt oogkleur bij de mens overgeërfd alsof bruine ogen toe te schrijven zijn aan een dominant en blauwe ogen aan het corresponderende recessief gen.
Neem bij deze en de volgende vragen aan dat dit juist is.
Een man met blauwe ogen trouwt een vrouw met bruine ogen, waarvan de moeder blauwe had.
Wat verwacht U inzake het deel van de kinderen dat blauwe ogen zal hebben?
2. Een man met bruine ogen trouwt een vrouw met blauwe ogen.
Het eerste kind heeft blauwe ogen. Wat is het genotype van de vader?
3. Wat is waarschijnlijker: dat twee bruinogige ouders een blauwogig kind krijgen of dat twee blauwogige ouders een kind met bruine ogen krijgen?
4. Wat is de gemakkelijkste manier om vast te stellen of een haan met een rozenkam homo-of heterozygoot is? (Haan = XX, Hen = XY).
5. Bij Shorthorn runderen is hoornloos dominant over het bezit van hoorns en roodbont is het resultaat van heterozygotie voor de allelen voor rood en wit.
Welk deel van de nakomelingen van een roodbonte, heterozygoot hoornloze stier en een roodbonte gehoornde koe verwacht U roodbont gehoornd te zijn?
6. Een normale vrouw, waarvan de vader kleurenblind was, trouwt met een normale man. Welke typen kinderen zijn te verwachten en in welke verhouding?
7. Het is erg moeilijk om van een pas geboren kuiken het geslacht vast te stellen, maar het is gemakkelijk om te bepalen of ze al of niet gestreept zijn.
Bedenk, gebruik makend van het feit dat gestreept wordt overgeërfd als een geslachtsgekoppeld dominant allel, een kruising zodat het geslacht van de kuikens direct na het uit het ei komen, kan worden bepaald.
8. Een hoornloze stier: Arie, wordt gekruist met drie koeien namelijk Alie, Bertha en Corrie.
Alie is gehoornd, haar kalf Ans blijkt hoornloos.
Bertha is gehoornd, haar kalf Bas is ook gehoornd.
Corrie is hoornloos, haar kalf Cees is gehoornd.
Gevraagd: alle genotypen van de genoemde dieren. Kies als letter H en h.
De eigenschap is niet geslachtsgebonden.
9. Een normale (gevlugelde) bananenvlieg wordt gekruist meteen ongevleugelde.
De bastaard heeft vleugels. Wat verwacht U als de bastaard wordt gekruist met een homozygoot gevleugeld dier? Wat als men hem kruist met een ongevleugeld dier?
10. Men kruist een bruingele Cavia met een witte. In de F_2 krijgt men 134 bruingele, 265 lichtgele en 137 witte dieren. Verklaar dit. Hoe zag de F_1 er uit? Wat ontstaat er theoretisch bij kruising van een bruingeel en een lichtgeel dier?
11. Bij een kruising tussen een plant met brede en een met smalle bladeren bleken alle F_1 -planten brede bladeren te hebben.
Hoe was het genotype van de ouderplanten en wat zal het genotype en het fenotype van de F_2 zijn?
12. Kortvingerigheid bij de mens erft dominant over. Kan er uit een huwelijk tussen twee normale ouders een kortvingerig kind geboren worden? Kan er uit een huwelijk tussen twee afwijkende ouders een normaal kind geboren worden?
13. Bij de mens komen onder andere de bloedgroepen A, B, AB of O (nul) voor. A en B blijken dominant over te erven ten opzichte van bloedgroep O. De AB-groep vertoont de reacties van de A- en de B-groep.
Als beide ouders tot de O-groep behoren, tot welke groep(en) behoren dan de kinderen?

Beide ouders hebben A, wat kunnen de kinderen hebben?
Hoe groot zijn hier de kansen op iedere bloedgroep bij de kinderen?
Welke bloedgroep kan de 2e ouder van een kind, dat A is, hebben als één ouder tot bloedgroep B behoort?

(Schrijf van de gevraagde bloedgroepen de genotypen op.)

14. Bij elke monohybride kruising bestaat de F_2 voor $\frac{3}{4}$ uit individuen met het dominante fenotype. Deze zijn gedeeltelijk homozygoot, gedeeltelijk heterozygoot. Men kan nu altijd nagaan, welke de homozygote en welke de heterozygote zijn, door al deze individuen 'terug' te kruisen met het zuiver recessieve type. Doe dit bij de kruising gele x groene erwten.
15. Jaren geleden trad op een zilvervosfarm een mutatie op, waardoor een jong geboren werd met een zeer lichte pelskleur, platina genoemd. Paringen met zilvervossen gaven steeds ongeveer evenveel platina- als zilverkleurige jongen.
- Is de mutant homo- of heterozygoot? Stel een kruisingsschema op voor bovenstaande kruising. Welke factor is dominant?
 - Welk resultaat geeft een onderlinge paring van platinavossen? Hoe is te achterhalen welke dieren homo- en welke heterozygoot zijn?
16. Van de Marokkaanse vlasleeuwebek werd een rood ras met een wit ras gekruist. De F_1 leverde paarse bloemen op. De rode bloemkleur wordt veroorzaakt door anthocyaan in de vacuole, dat bij een zure reactie rood gekleurd is en bij een basische reactie paars. Het alkalisch celvocht is dominant over het zure.
- AA = anthocyaan aanwezig; aa = anthocyaan afwezig
ZZ = celvocht basisch; zz = celvocht zuur
Rood X wit kan met de volgende letters aangegeven worden: AAzz X aaZZ.
Bereken de verhouding in de F_2 .
17. Bij haver is een factor voor zwart kaf en één voor geel; beide blijken dominant te zijn ten opzichte van wit kaf. Zijn de factoren zwart en geel echter samen aanwezig, dan is de kleur geel natuurlijk niet te zien.
Wat is in de F_2 de splitsingsverhouding zwart-geel-wit als men uitgaat van een kruising zuiver zwart X zuiver geel?
18. Er is een dominante afwijking, waarbij vingers en tenen korter zijn dan normaal, doordat ze alle slechts twee kootjes bevatten (brachydactylie).
Hoe staat het met deze afwijking bij de kinderen uit een huwelijk van een normale' en een brachydactyle ouder, als de laatste onzuiver is?
Hoe staat het met de afwijking bij de nakomelingen van de normale kinderen?

E-40 Soort, populatie en evolutie

a. Inleiding

Organismen worden geboren, voeden zich, groeien en sterven. Men vindt dit zo karakteristiek, dat men spreekt van de kenmerken van het leven: zich voeden, groeien, zich bewegen en zich voortplanten. Het leven, liggend tussen geboorte en dood, lijkt een statische zaak.

In dit deel heeft men kennis gemaakt met de overdracht van genen van de ene generatie op de volgende generatie.

Fundamenteel is de cel met zijn biochemische uitrusting, waardoor het vermogen aanwezig is tot zelfduplicatie. In feite de S-fase van de mitose en meiose. Hier immers treedt voortplanting in strikte zin op. Doordat de individuen de steeds weer geduplicateerde DNA-structuren doorgeven van generatie op generatie is het leven een dynamische informatiestroom en eindigt het leven niet bij de dood van een individu.

Na het ontstaan van de zygote en tijdens de daarop volgende differentiatie blijft een aantal cellen embryonaal aanwezig. Deze cellen leveren opnieuw de gameten voor de volgende generatie. Er is door de loop van miljarden jaren heen een baan ontstaan van kiemcellen (figuur 63). Het zijn slechts de 'somata' (lichamen), producten van differentiatie en aanpassing, die sterven.

De chromosomen als dragers van de genen worden bij de vorming van de kiemcellen op hun specifieke wijze — al of niet met crossing-over of andere vormen van recombinatie —, gedistribueerd in de daarop volgende bevruchting. Zo komen steeds nieuwe combinaties van genen tot stand en zullen de nakomelingen van een ouderpaar nooit exact op elkaar en op de ouders lijken. De enige uitzondering die men kent zijn de eeneiïge tweelingen en alle individuen die ontstaan door ongeslachtelijke voortplanting. Men kan nauwelijks de kans begrijpen dat er twee individuen zullen ontstaan met precies dezelfde genen. Deze kans is zo klein dat men spreekt van toeval. Jordan heeft toeval al eens beschreven als het kruisen van twee of meer onafhankelijk van elkaar optredende causale ketens. Het ontstaan van een storm is een causale keten; zo ook is het los liggen van een dakpan ontstaan in een andere causale keten. Een zwervende voedselzoekende muis is een gevolg van een derde causale keten. Deze drie causale ketens zijn onafhankelijk van elkaar. Het kruisen van deze drie ketens: de storm, die de dakpan van het dak doet vallen, de muis, die er onderdoor loopt en de dakpan met dodelijke afloop op zijn kop krijgt, noemen we toeval.

De enorme, langdurige stroom aan doorgegeven genen heeft talloze individuen doen ontstaan. Individuen die onderling niet gelijk waren en zich in de loop der tijden langzaam wijzigden. Vele individuen zijn na hun dood — compleet of slechts in delen — overgebleven als fossielen.

b. Historie

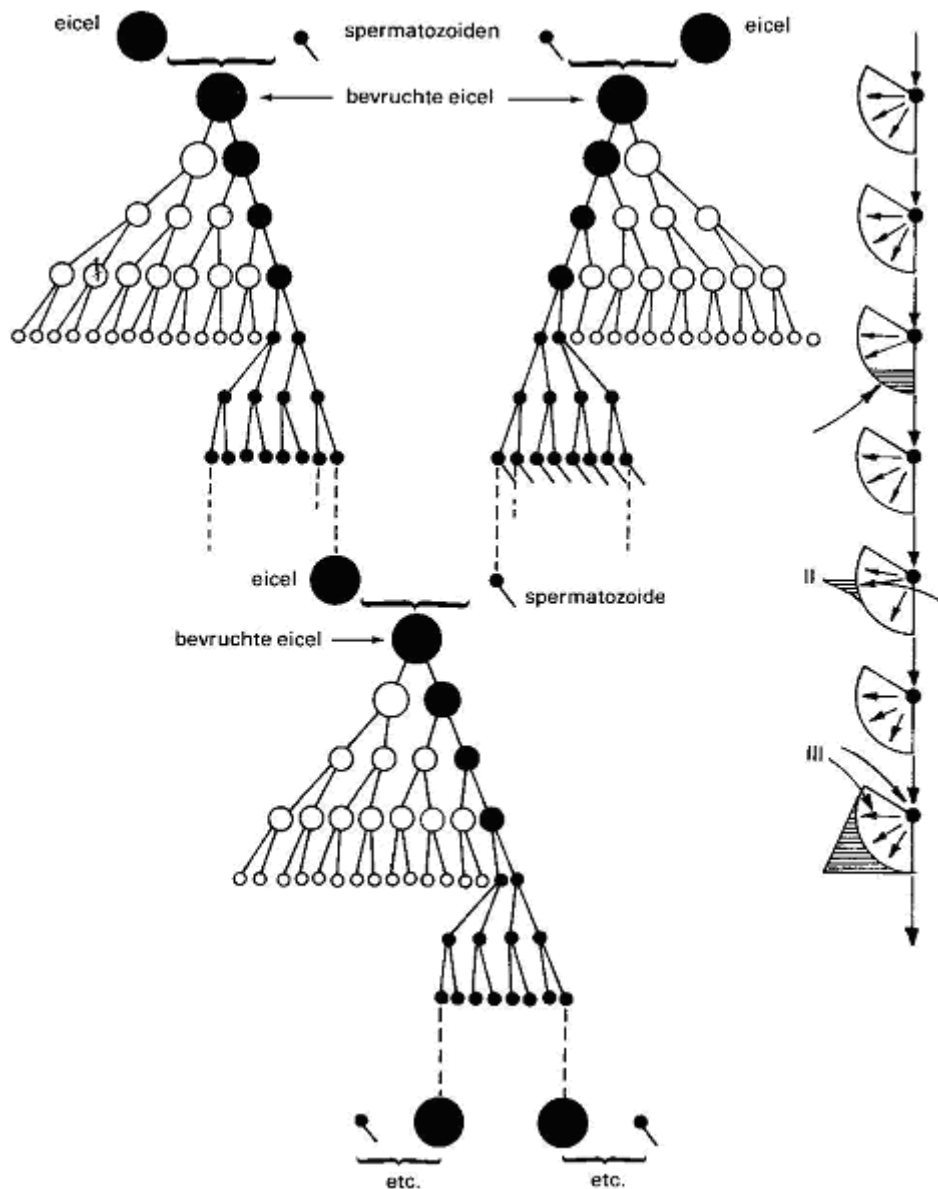
Lange reeksen fossielen wijzen op het leven als een zich langzaam ontwikkelend proces, dat nog niet tot stilstand is gekomen. Dit is het proces van de evolutie. In strikte zin betekent evolutie zich ontwikkelen, bijvoorbeeld een bloem, die opengaat, evolueert. Door het werk van Charles Darwin 'The Origin of Species' (by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life, zoals de volledige titel luidt), verschenen in 1859, kreeg het woord evolutie de betekenis die het heden ten dage nog heeft. Namelijk, de ontwikkeling van het leven gedurende miljarden jaren, doordat soorten zich ontwikkelden tot nieuwe soorten. Reeds voor Darwin komt men denkbeelden over evolutie tegen, beschouwingen, die nogal filosofisch van aard waren. Toch mag men stellen, dat men voordien over het algemeen aannam dat de natuur onveranderlijk was, zo niet op wetenschappelijke dan toch op wereldbeschouwelijke gronden. Linnaeus gebruikte het begrip 'soort' als een onveranderlijke eenheid voor zijn systeem. Ook hij twijfelde reeds aan deze onveranderlijkheid.

Darwin schreef zijn boek op aandringen van de geologen Lyell en Wallace, die tot dezelfde conclusies waren gekomen. Zij beschikten niet over zoveel materiaal als Darwin bij zijn reis met de 'Beagle' (1835) verzameld had. Darwin stelde een natuurwetenschappelijke hypothese op en trachtte daarmede het mechanisme van de evolutie te verklaren. Zijn leidende gedachten waren:

- 1 – er worden meer individuen geboren dan er volwassen kunnen worden.
- 2- alle individuen verschillen van elkaar en van hun ouders.

Het idee van het grote aantal concurrerende nakomelingen ontleende Darwin aan de econoom Malthus. Het idee van selectie kwam van de kwekers, die kunstmatig selecteren voor het maken van nieuwe variëteiten.

De consequentie van het grote aantal geboren individuen is dat er een concurrentiestrijd ontbrandt. In eerste instantie is er een onderlinge concurrentie om voedsel tijdens het opgroeien met als resultaat de instandhouding van het individu. In tweede instantie een concurrentie om de partner in de voortplantingstijd



Figuur 63. De kiembaan.

De zwarte cirkels stellen de voortplantingscellen en hun directe voorgangers in het organisme voor; de open cirkels de somatische cellen, waarvan er uiteraard te weinig zijn getekend.

Rechts nogmaals de kiembaan, waarin zwart het erfelijke materiaal dat doorgegeven wordt via een aantal generaties.

I: een direct ingrijpen vanuit het milieu op het soma zonder invloed te hebben op de erfelijke constitutie (bijvoorbeeld het couperen van een staart).

II: een door het lichaam zelf teweeg gebrachte verandering in het soma onder invloed van een milieufactor zonder invloed te hebben op de erfelijke constitutie (bijvoorbeeld de verschillende lichaamsvormen van daphnia's ontstaan bij verschillende temperaturen).

III: een milieu-invloed die de erfelijke constitutie en het soma beïnvloedt. Hierdoor treedt een verandering op die blijvend is en aan de volgende generaties doorgegeven wordt. Veranderingen in het soma zijn voorgesteld door arceringen, (n. Hesse-Daflein 1914 en Umbgrove 1943)

met als resultaat de instandhouding van de soort. Respectievelijk door Darwin genoemd 'the struggle for life' en 'the struggle for sex'. Beide samen vormen de drijfveer van de natuurlijke selectie of 'the natural selection'.

In deze concurrentiestrijd blijven slechts die individuen over, die door speciale aanpassingen of eigenschappen betere levenskansen hebben dan hun soortgenoten. Het resultaat van deze strijd is, dat de variaties met de beste aanpassingen door de natuurlijke selectie geselecteerd worden. Zij zullen deze eigenschappen kunnen doorgeven aan hun nakomelingen: 'the survival of the fittest' (to fit on = aanpassen). Het zwakke punt in deze redenering van Darwin waren de variaties. Hoe konden deze zijn ontstaan? Dit kon slechts door toeval. Bovendien vestigde Darwin te veel aandacht op de individuen en niet op de groep individuen als totaliteit. Het belang van genen-uitwisseling binnen een min of meer begrensde groep was Darwin onbekend.

In 1865 verscheen de publicatie van Gregor Mendel over de overdracht van eigenschappen bij erwten. Het werk van Mendel bleef onbekend, deels omdat het gepubliceerd was in een onbekend tijdschrift, deels omdat men (nog) niet vertrouwd was met het kwantificeren van waarnemingen. Bovendien ging in die tijd de aandacht meer uit naar anatomisch-morfologische problemen. Wanneer Darwin dit werk gekend had was hij wellicht meer gefundeerd geweest bij het verklaren van het ontstaan van de variëteiten.

Het heeft tot 1900 geduurd. Hugo de Vries deed onderzoekingen aan een sterk variabele soort, de grote teunisbloem (*Oenothera Lamarckiana* Ser.). Hij trachtte door kruisingen nieuwe soorten te verkrijgen dat wil zeggen hij trachtte de evolutie experimenteel te bewijzen. Hij herontdekte echter wetmatigheden die ook door Mendel gevonden waren bij erwten. Gelijktijdig werd deze herontdekking gedaan door Correns bij *Mirabilis jalapa* L. en door Tschermak bij de erwt.

Hugo de Vries poneerde voor het eerst het principe van de mutaties, dat door Morgan in 1925 bewezen werd. Een mutatie is een plotseling optredende nieuwe eigenschap, die schijnbaar niet afkomstig is van de ouders of voorouders. Het zijn, zoals we nu weten, veranderingen in de chemische samenstelling van het gen of van de rangschikking van de genen binnen het chromosomengarnituur.

Een mutatie is nooit een grote verandering. Het merendeel van de mutaties is zelfs lethaal. Indien echter onder bepaalde omstandigheden de overlevingskansen gunstig beïnvloed worden zijn zij de bouwstenen van de evolutie. Of een mutatie gunstig is wordt bepaald door het milieu. Een mutatie, die in het ene milieu een negatieve invloed op de overlevingskansen heeft, kan in een ander milieu positief uitwerken. Door het optreden van mutaties kunnen organismen zich aan wijzigende milieu-omstandigheden 'aanpassen'.

Sinds deze herontdekking van de genetische wetmatigheden is de evolutie niet meer het terrein van de systematici, anatoom-morfologen en paleontologen, maar wordt de evolutie bestudeerd vanuit alle disciplines van de biologie. Het is een studie met een veelheid van invalshoeken.

De weerstanden die het werk van Darwin, of de evolutie als theorie, opgeroepen heeft liggen niet op het natuurwetenschappelijke vlak, maar komen van een andere zijde en zijn voornamelijk van religieus-wereldbeschouwelijke aard. De constantheid der soorten lag 'religieus verankerd' en de evolutietheorie tastte schijnbaar religieuze waarden aan. Ook de genetica riep rond 1900 weerstanden op. Spreken over het erfelijk-zijn van lichamelijke eigenschappen was nog te tolereren. Eenzelfde gedachtegang ontwikkelen door ook geestelijke eigenschappen een stoffelijke basis in de genen te geven was een onverteerbare zaak. Tevens werd het begrip 'struggle for life' gebruikt ter rechtvaardiging van de concurrentie onder de mensen en de uitbuiting van de minderheden. Teilhard de Chardin (1948) heeft benadrukt dat juist de samenwerking tussen de individuen van een soort de winst van de evolutie kan zijn. Dit wordt bewezen door de dieren met een grotere overlevingskans doordat zij in groepsverband leven, alsmede door de organisatievormen van die groepen zoals bij bijen, wespen

mieren en termieten. Dit zijn dieren met een aanmerkelijk langere evolutie-lijn dan de zoogdieren.

Het mechanisme van de voortplanting als een zichzelf kopiëren van genetische structuren moet reeds vroeg zijn vastgelegd. De genen zijn de 'blauwdrukken' van het aangeboren bouwplan en het hierbij behorende gedrag. De genen oefenen tevens een controle uit op het complete individu.

Bij deze voortplanting worden twee processen door het toeval 'geregeld': de verdeling van de genen over de gameten en het bijeenkomen gevolgd door het samensmelten van deze gameten. Iedere nakomeling is een volstrekt willekeurige combinatie van de erfelijke eigenschappen van de ouders. Het aantal combinaties, mede door mutaties, is onvoorstelbaar groot. Op deze combinaties grijpt de natuurlijke selectie aan.

C. Populaties

Onder een soort verstaat men een groep individuen, die zich onderling kunnen voortplanten en fertiele nakomelingen krijgen die op elkaar en op de ouders lijken. Het is dus een groep individuen die niet kunnen paren met individuen van een andere soort. Als dit gebeurt levert dat steriele nakomelingen op.

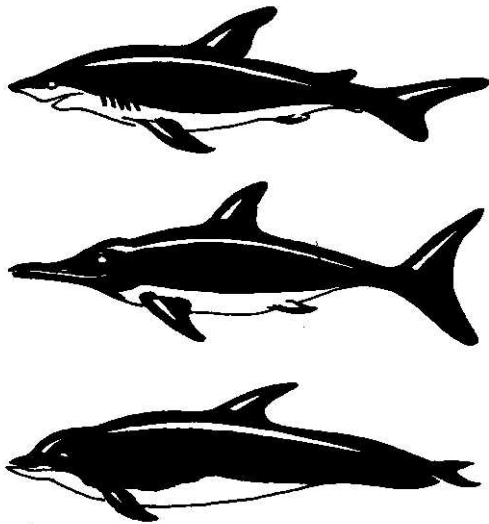
Mutaties bij één of meer individuen van een soort leidt niet meteen tot verandering van die soort. Het genetische materiaal — de genenpool — van die populatie moet eerst veranderen. Een populatie is een groep individuen van een soort die in een bepaald gebied wonen en door onderlinge voortplanting voortdurend genen uitwisselen.

Een oude steriel geworden zilvermeeuw behoort wel tot de soort, maar niet meer tot de populatie als genenpool. Deze vogel behoort wél tot de populatie in ecologisch opzicht. Door genenuitwisseling binnen de populatie kunnen individuen ontstaan met nieuwe eigenschappen. Dit kunnen individuen zijn met geheel nieuwe kwaliteiten. Ze behoeven aanvankelijk zelfs nauwelijks op te vallen of zichtbaar te zijn. Ze zouden voor modificaties versleten kunnen worden. De genen, die verantwoordelijk zijn voor dit 'nieuwe' moeten eerst verspreid worden onder de individuen van de gehele populatie, wil er een wijziging in de soort als geheel optreden. Dit hangt af van het succes van de voortplanting.

Niet het succes — zoals Darwin beschreef — in de aantallen nakomelingen, hoe groot dan ook, maar het succes als productie van nakomelingen die opgroeien tot geslachtsrijpe individuen. Aantallen op zich zeggen niets. Menige soort levert zeer grote aantallen nakomelingen, waarvan een zeer gering deel de geslachtsrijpheid haalt. Een weinig succesvolle voortplanting.

Hoe succesvoller een voortplanting is — de mens is hiervan een duidelijk voorbeeld — des te groter is de toename van de populatie. De volwassen exemplaren doen weer mee aan de voortplanting en vormen de volgende generatie. Zo kunnen zij de nieuwe genencombinaties doorgeven. Deze zullen afhankelijk van de voortplantingssnelheid eigendom worden van de gehele populatie. Hier ligt de 'survival of the fittest'; evolutie is selectie van genencombinaties. De frequentie waarmee bepaalde genencombinaties in de genenpool van de populatie voorkomen zullen tenslotte over lange periode hun uitwerking niet missen en grote gevolgen hebben voor de soort. De natuurlijke selectie zal door het uitoefenen van een constante druk de nieuwe gunstige combinaties kunnen bevoordelen. De optredende veranderingen, in feite het beter aangepast zijn van de organismen, lijken hierdoor gericht. Deze gerichtheid is karakteristiek voor het evolutieproces.

Eenzelfde gerichte ontwikkeling — naar een betere aanpassing— kan ook bij een populatie van een andere niet verwante soort optreden. In het algemeen zullen deze ontwikkelingen onder gelijke omstandigheden optreden. Men spreekt dan van parallele adaptatie. De organismen kunnen ten gevolge van deze parallele adaptatie uiterlijk eenzelfde vorm verkrijgen. Het zijn convergente typen (figuur 64).



Figuur 64. Convergentie.
Van boven naar beneden: haai (vissen), Ichthyosaurus (reptielen) en een dolfijn (zoogdieren).

Ook het gedrag heeft een selectieve waarde. Denkbaar is dat bij een populatie witte vlinders de mannetjes een kleurpreferentie hebben voor geel boven wit bij het aanvliegen van de witte vrouwtjes tijdens de balts. Wanneer nu door mutatie gele vrouwtjes ontstaan zullen deze de meeste kans hebben door de mannetjes aangevlogen te worden: het allel voor geel zal na enkele generaties snel in frequentie toenemen in de populatie.

De constante druk van de selectie op de genen — het voortdurend modelleren van de genenpool — is een selectie van genen, die leidt tot een succesvolle voortplanting en een gerichte ontwikkeling. Het is niet het resultaat van de selectie als een individuele kracht. Zo zal de populatie op de duur zover gewijzigd worden dat zij niet meer op de oorspronkelijke populatie lijkt. Als deze ontwikkeling zover gaat dat paring met soortgenoten van het oorspronkelijke type geen vruchtbare nakomelingen meer oplevert, is een nieuwe soort ontstaan,

d. Aanpassing

Iedere nieuwe genencombinatie kan slechts van biologische betekenis zijn indien de overlevingskansen — het volwassen worden en deelnemen aan de voortplanting — vergroot worden.

Ieder individu in de populatie is een optelsom van nieuwe combinaties. Zodra de nieuwe combinatie het individu (of de gehele soort) voordelen oplevert, is dit individu (of deze soort) beter aangepast aan de (soms nieuwe) omstandigheden. Alle biologische fenomenen dienen vanuit dit standpunt beschouwd te worden. De cel met zijn biochemische uitrusting en ook de daarvan afhankende specialisaties van cellen, gegroepeerd in orgaanstelsels zijn even zovele aanpassingen. Deze zijn in de loop van de evolutie ontstaan en leveren aan de eigenaren van deze aanpassingen voordelen op. Eieren met een leerachtige of kalkhoudende schaal worden gelegd. Ze zijn moeilijk verplaatsbaar en kwetsbaar. Ze moeten verstopt en verdedigd worden. Om uit te komen dienen ze gedurende langere tijd op een bepaalde temperatuur gehouden

te worden. Voortplanting met behulp van een baarmoeder levert de volgende voordelen op: voedseltoevoer en temperatuur zijn verzekerd en bij gevaar gaat het embryo mee op de vlucht. Zoogdieren zijn onder andere daardoor succesvoller in de voortplanting dan reptielen en vogels.

Aanpassingen maken nieuwe levenswijzen mogelijk. Deze aanpassingen worden in de loop van de evolutie steeds verbeterd en verfijnd. Verlies van aanpassingen levert gevaar op voor de soort. Men ziet dit nogal eens optreden bij domesticatie en uitsterven.

Domesticatieverschijnselen zijn afwijkingen in de bouw, functie en het gedrag die optreden bij huisdieren tengevolge van fokprocessen en een levenswijze in afhankelijkheid van de mogelijkheden die de mens aan deze dieren biedt. Zo vindt men bij gedomesticeerde dieren een grote variabiliteit in hun anatomie en hun morfologische structuren: dwergvormen, reuzenvormen, het verkorten (verlengen) van de ledematen, vetophoping onder de huid (waardoor ze geschikt worden voor de mesterij), schedelverkorting (mopskoppen), sterkere ontwikkeling van de associatiecentra in de hersenen, verminderd vermogen van de zintuigen, slappere huid, sterkere of geen ontwikkeling van de kopversieringen zoals hoorns, verschillen in de beharing tot kaalheid toe, verschil in kleuren waarbij albinisme (wit), flavisme (geel), erythrochisme (rood) en of melanisme (zwart) op de voorgrond treden, verlenging van het darmkanaal ook bij roofdieren, een geringere ontwikkeling van de kauwspier, etc.

Ook de voortplanting is gevoelig voor domesticatie. De binding aan een bepaald jaargetijde gaat verloren. De mannetjes zijn in staat het gehele jaar te paren.

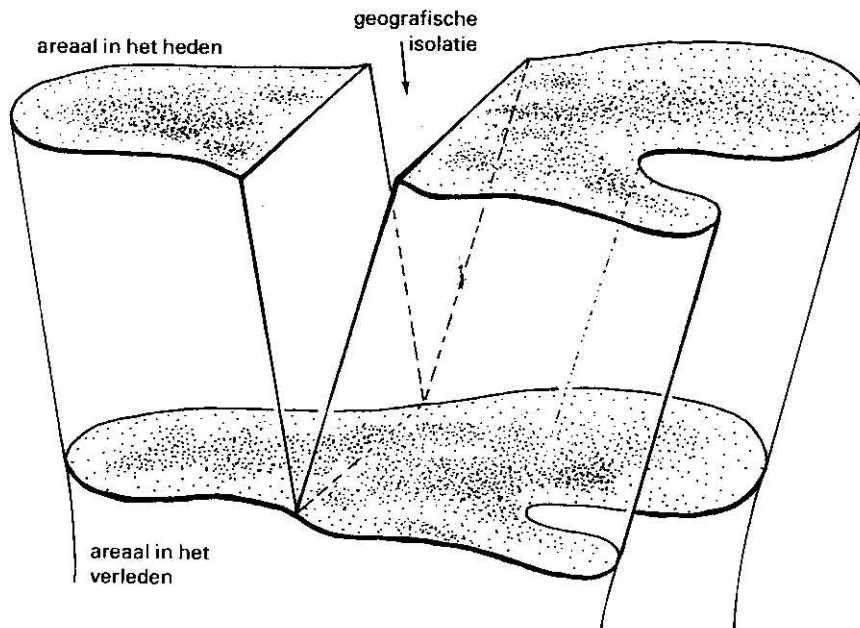
Tevens zijn jonge dieren eerder geslachtsrijp. Bij de vrouwtjes treedt er een langduriger melkafscheiding op. Domesticatie kan ook de oorzaak zijn, dat neuronen voortdurend impulsen blijven afvuren waardoor een continu gedrag optreedt. Zoals het merkwaardige vliegen van een tuimelaar (duif), een gedragspatroon dat normaal tot het vluchten behoort. De kropper (duif) vertoont voortdurend balts-gedrag, de opgerichte staart van de haan behoort ook tot de balts. Normaliter dient de staart te hangen. Aangeboren coördinatiepatronen worden eenvoudiger of gaan verloren. Gekweekte kippenrassen kan men laten broeden op allerlei onnatuurlijke voorwerpen. Andere kippenrassen verliezen het vermogen om te broeden en moeten 'voortgeplant-worden' door broedmachines. Het vermogen een langdurige band tussen de partners te vormen kan verloren gaan. Onze 'tamme' wilde eend is hier een voorbeeld van. De mannetjes zou men 'oversexed' kunnen noemen, ze verliezen het monogame karakter. Waarschijnlijk behoort homofilie eveneens tot de domesticatieverschijnselen, hetgeen in de dierentuinen valt waar te nemen.

De domesticatie gaat door het uitvallen van de natuurlijke selectie tegen de ontwikkeling van de evolutie in. Het is een aanpassing aan een door de mens aangeboden en gecreëerd milieu. Slechts zolang men dit milieu handhaaft is het voortbestaan van deze soorten verzekerd. Het eist daarom een voortdurende zorg.

e. De nieuwe soort en het uitsterven van de voorafgaande soort

Zolang een deel van de populatie met betrekking tot de genen zich langzaam wijzigt en een beperkt aantal gewijzigde individuen omvat, blijft de situatie bestaan dat alle individuen onderling kruisen. Wil er een nieuwe soort ontstaan dan zal genetische isolatie moeten optreden. Dit betekent dat een deel van de populatie met de nieuwe genenpool geïsoleerd zal moeten worden ten opzichte van de oorspronkelijke populatie.

Bij voldoende isolatie, — terwijl de gerichte veranderingen voortschrijden —, zal bastaardering van de veranderde individuen met de individuen van de oorspronkelijke populatie onmogelijk worden. Het zijn nu twee aparte soorten geworden (figuur 65). Deze zijn wel nauw verwant aan elkaar. Treedt er nu nogmaals een dergelijk proces op dan zijn de zo ontstane soorten eveneens verwant, maar niet meer zo nauw. Zo komt op de duur een verwantschap



Figuur 65. Genetische isolatie door een geologische-geografische isolatie. De puntjes stellen de individuen voor in het areaal. De isolatie geeft aanleiding tot nieuwe arealen en een andere spreiding van de individuen. De populaties kunnen genetisch zo verschillend zijn dat er nieuwe soorten ontstaan.

in evolutionaire zin tot stand zoals men kent in de systematiek: genera, families, etc. Genetische isolatie is meestal het gevolg van een geologisch-geografische isolatie, zoals het ontstaan van bergen, zeeën, woestijnen als ook veranderingen in klimatologische omstandigheden, etc. Eveneens kan genetische isolatie optreden doordat een deel van de populatie wegtrekt en het contact met de oorspronkelijke populatie verloren gaat. Het klassieke voorbeeld wordt gevormd door de zogenaamde Darwin-vinken op de Galapagos-eilanden. Deze vinkensoorten hebben zich ten gevolge van de geografische isolatie op de eilanden ontwikkeld tot zeer verschillende voedselspecialisten. De Australische fauna van buideldieren is mede gehandhaafd door een geografische isolatie. Oorspronkelijk vormde Australië met Azië één continent (het Sahoel-Soendaplat). De geologisch veel oudere aplacentalia (onder andere de buideldieren) zijn door de concurrentie met de placentalia — baarmoeder bezittende zoogdieren — van het vasteland van Azië verdreven of op eigen gelegenheid vertrokken naar de rand van dit continent, namelijk naar Australië. De placentalia hebben deze kans niet meer gehad, het Sahoel-Soendaplat kwam onder de zeespiegel te liggen. Slechts de bergruggen blijven over: de Maleise Archipel. De buideldieren werden toen geïsoleerd op Australië en Nieuw Guinea.

Binnen de populaties van de buideldieren bleven wel de mogelijkheden in de genenpools aanwezig om bijna gelijke evolutielijnen te volgen als de zoogdieren: kangoeroe - konijn (knaagdiertype), wolf - buidelwolf (roofdiertype). Gezien de geringere overlevingskansen van de buideldieren in vergelijking met de placentalia is de invoering van bijvoorbeeld zoogdieren in Australië funest voor de buideldieren, zeker als zij dezelfde niche gaan bezetten. De scheiding van de oorspronkelijke populatie en de nieuwe populatie is pas compleet wanneer de oorspronkelijke populatie uitsterft.

Normaliter verkeert de populatie in een natuurlijk evenwicht. Het aantal individuen zal schommelen rond een evenwichtstoestand. Deze populatie zal niet snel uitsterven. Het uitsterven wordt nooit bereikt door de activiteiten van roofvijanden van de populatie. Roofdieren zijn t.a.v. hun voedsel zo gespecialiseerd, dat zij hun prooidieren nooit uitroeien. Zij regelen door de predatie eigenlijk hun eigen aantal.

Epidemieën bereiken precies hetzelfde resultaat. Gedurende een epidemie neemt het aantal individuen van een populatie af, maar door de dalende bevolkingsdichtheid neemt ook de besmettingskans af. De populatie zal zich herstellen, mede doordat ook de immuniteit van de overgebleven individuen is toegenomen. Het milieu kan een populatie wél doen uitsterven. Milieuomstandigheden zijn nooit constant, vooral klimatologische omstandigheden kunnen zeer sterk veranderen. Zeeën kunnen droogvallen — in Zuid-Limburg wandelt men op een zeebodem uit het Tertiair. Uitgestrekte vlakten kunnen in zeeën veranderen: onze Noordzee. De steeds toenemende afmetingen van de reptielen in het Tertiair vereisten enorme pootstructuren om het lichaamsgewicht op het land te dragen. Voor de in het water levende soorten was een lichtere constructie van de poten mogelijk. Een droogteperiode samenhangend met een voedselgebrek is dan voldoende om deze dieren te doen uitsterven. De Kalahari-woestijn is een groot kerkhof van uitgestorven reptielen. Recent is het uitsterven van populaties nijlpaarden door droogte in Afrika.

Uitsterven kan ook veroorzaakt worden door een tijdens de evolutie verworven sterke specialisatie van de individuen. Door deze sterke specialisatie in één richting, dikwijls een voedingspecialisatie, wordt de te bewonen niche te beperkt en is de soort veel kwetsbaarder. Deze dieren hebben binnen hun specialisatie een te geringe genetische variabiliteit. Deze geringe variabiliteit wordt voor hen een handicap. Lokaal optredende veranderingen in het milieu en de specialisatie van de dieren leidt tot het verdwijnen van een deel van de populatie, zoals ook in ons land geconstateerd is. De voormalige Zuiderzee was aan de kanten zo ondiep, dat kleine zwanen hier tijdens de trek konden verblijven door de wortelstokken van het zeegras te eten. Bij de afsluiting van de Zuiderzee en de daarop volgende verzoeting van het IJsselmeer verdween het zeegras en daarmee de populaties kleine zwanen. Reeds vrij snel werd de verdwenen flora vervangen door fonteinkruiden en andere planten. De kleine zwanen gingen van de wortelstokken van deze fonteinkruiden eten en de populaties keerden terug, maar nu op andere plaatsen langs de IJsselmeerkust.

Het voedselzoeken van steltlopers op wadden en slikken vereist dat de voedselgebieden ritmisch onderlopen. Bij laag water mag het gebied niet dieper zijn dan enkele centimeters of het moet goed vochtig blijven. Bij vloed moet het voldoende droge plekken opleveren als vluchtplaatsen. Wadden en slikken bevatten hierdoor zeer grote populaties steltlopers. Verandering van dit milieu is funest voor deze populaties. Wanneer door één van de genoemde oorzaken het aantal individuen van een populatie beneden een kritisch minimum komt is dit gevaarlijk. Dit is onder andere bekend van de rotganzen, die gespecialiseerd zijn op een zeegrassoort. Een epidemie tastte deze voedselbron zo ernstig aan dat men met het uitsterven van de rotganzen ernstig rekening ging houden. In 1932 schatte men het restant van de populatie op 7 à 25% van het oorspronkelijke aantal. De zeegrasvelden zijn zich nu aan het herstellen, maar het is de vraag of de rotganzenpopulatie zich nog herstellen kan.

In kleine populaties van sterk gespecialiseerde dieren worden eventueel optredende variaties genetisch slecht onder controle gehouden en is de dreiging tot uitsterven het grootst. De selectiedruk dient aan te grijpen op een brede basis van genetisch materiaal. Hierdoor worden de gunstige combinaties zo veel mogelijk gespreid in de genenpool en blijven de aanpassingen behouden. Daarom worden pogingen in de huidige natuurbescherming om met uitroeiing bedreigde soorten te behouden slechts zelden met succes beloond. Veelal is het uitzicht op

enig resultaat hopeloos: de populaties zijn te klein, de specialisatie te groot en de genetische variabiliteit te gering.

f. De distributie van de genen in de genenpool

Tot nu toe hebben we ons in E-28, E-30, E-31 en E-34 bezig gehouden met populaties die ontstonden uit één homozygoot ouderpaar, dat wil zeggen dat de te onderzoeken allelenparen in gelijke frequentie voorkwamen. De helft bezit het dominante allel en de andere helft bezit het recessieve allel. Door uit te gaan van een homozygoot ouderpaar en de daarbij behorende techniek is de wijze van voortplanting scherp voorgeschreven. Er ontstaat een geprogrammeerde populatie. In natuurlijke populaties treden beide verschijnselen niet op. De frequentie van de allelen is nooit gelijk. Het ene allel kan veelvuldiger voorkomen dan het andere daarbij behorende allel. De ontmoeting van de partners in het voortplantingsproces is meestal volslagen willekeurig. Dat de distributie van de allelen anders is dan de gangbare verhoudingen bij toepassing van de wetten van Mendel, blijkt uit het volgende voorbeeld van het voorkomen van de bloedgroepen M en N bij Bedouïnen.

MM	MN	NN	Totaal
119	76	13	208

Deze distributie wijkt af van wat de splitsingswet bij kruising van twee homozygote ouders ons leert. We verwachten 1 : 2 : 1, indien we uitgaan van een verdeling van de allelen M en N van 50%.

In deze populatie komen $(119 \times 2) + 76 = 314$ M en $(13 \times 2) + 76 = 102$ N-allelen voor op een totaal van $208 \times 2 = 416$ allelen.

De frequentie van het allel M is $\frac{314}{416} = 0.75$ en van het allel N is $\frac{102}{416} = 0.25$.

Het allel M komt dus driemaal zoveel voor als het allel N in deze populatie. Men noemt dit de allelfrequentie.

Nu leert de statistiek dat de kans dat twee van elkaar onafhankelijke gebeurtenissen gelijktijdig optreden gelijk is aan het product van de afzonderlijke kansen.

De kans om met één dobbelsteen een zes te gooien is $1/6$; de kans om met twee dobbelstenen tegelijk dubbel zes te gooien is $1/6 \times 1/6 = 1/36$. Past men dit toe op alle combinaties te vormen door M en N dan vindt men dat de kans op:

MM is $0.75 \times 0.75 = 0.56$
 MN is $0.75 \times 0.25 = 0.19$
 MN is $0.75 \times 0.25 = 0.19$ } op MN is 0.38
 NN is $0.25 \times 0.25 = 0.06$

Bij dit onderzoek van 208 Bedouïnen moet men dus verwachten:

$0.56 \times 208 = 117$ MM

$0.38 \times 208 = 79$ MN

$0.06 \times 208 = 12$ NN.

Opdracht:

1. Vergelijk de berekende kans op het voorkomen van MM, MN en NN met de werkelijk gevonden waarden.

Met behulp van de eerder genoemde stelling uit de statistiek kan men als de frequentie van het allel A gelijk is aan p en de frequentie van het allel a gelijk is aan q de genotypen, die voorkomen in een populatie berekenen. Het voorkomen van AA in de populatie zal p^2 en het voorkomen van aa zal q^2 zijn, terwijl het voorkomen van Aa $2pq$ bedraagt (AA : Aa : aa). Het voorkomen van de genotypen in de populatie kan men weergeven door:

$$P^2AA + 2pqAa + q^2aa$$

De verdeling der genotypen bedraagt $(p + q)^2$. Dit is een binominale distributie. Men ziet hierbij dat $p + q = 1$, hetgeen wil zeggen, dat de formule alle allelen A en a van de gehele populatie omvat. Kent men de distributie van één allel dan kan men de andere gemakkelijk berekenen. Immers $p = (1 - q)$ en $q = (1 - p)$. Voor p alleen verkrijgt men dan de distributie: $(1 - q)^2 AA + 2q(1 - q)Aa + q^2 aa$. Bij multiple allelie, zoals bij onze bloedgroepen. A, B, AB en O geldt natuurlijk $(p + q + r)^2$, waarbij $p + q + r = 1$.

Opdrachten en vraag:

2. Bereken in onderstaande tabel de ontbrekende waarden.

Tabel 26

POPULATIE	TOT.	M	MN	FENOTYPEN			verwachte fenotypen		
				N	p(M)	p(N)	p(M)	$\frac{2pq}{(MN)}$	$g^2(N)$
Pueblo-indianen	140	83	46	11					
Brooklyn U.S.A.	1849	541	903	405					
Australische Aborigines	102	3	44	55					

- Vergelijk het voorkomen van de allelen M en N in de genoemde populaties.
- Bereken in onderstaande tabel de distributie en het totaal van de genotypen als resultaat van een kruising van de gegeven frequentie van de gameten.

Tabel 27

♀ \ ♂	p(A)	q(a)
p(A)		
q(a)		

5. Wijkt de distributie van de nieuwe generatie af van die van de voorafgaande generatie?

De distributie van de geno- en fenotypen van opeenvolgende generaties zal niet van elkaar verschillen. De populatie verkeert in een genetisch evenwicht. Het terrein van deze beschouwingen is de populatiegenetica. Vele problemen op dit gebied kunnen met behulp van bovenstaande formules berekend worden. Voorbeeld: hoeveel gezinnen met vijf kinderen zullen drie jongens en twee meisjes omvatten?

De kans op een jongen is gelijk aan $\frac{1}{2}$; die van een meisje is eveneens gelijk aan $\frac{1}{2}$. In de binominale distributie van de genen op X en Y is de exponent gelijk aan het aantal kinderen, dus $(a + b)^5$, waarin a de kans op een jongen en b de kans op een meisje voorstelt. Uitwerking van de formule geeft:

$$A^5 + 5a^4b + 10a^3b^2 + 10a^2b^3 + 5ab^4 + b^5$$

De drie jongens en twee meisjes vinden we in $10a^3b^2$. Uitte rekenen als volgt:

$$10a^3b^2 = 10 \times (\frac{1}{2})^3 \times (\frac{1}{2})^2 = 10/32,$$

Dat wil zeggen van de 32 gezinnen met vijf kinderen verwachten we er 10 met drie jongens en twee meisjes te vinden. Deze berekening klopt met de cijfers die het bevolkingsonderzoek oplevert.

Vragen:

6. Hoeveel gezinnen met vijf kinderen zullen uit vijf jongens, uit vijf meisjes en uit twee jongens en drie meisjes bestaan?
7. Hoeveel gezinnen met drie kinderen zullen uit drie jongens, uit drie meisjes of uit 1 jongen en twee meisjes bestaan?

g. Populatiegenetica en evolutie: verandering in genfrequentie

Veranderingen in de genenpool zijn in feite veranderingen in de genenfrequentie. Hierdoor verschuift het genetische evenwicht. Wordt een nieuw gen of een nieuwe genencombinatie bevoordeeld dan kan dit op de lange duur leiden tot fenotypen die sterk afwijken van de oorspronkelijke.

Mutatie is één van de oorzaken van deze verandering van de genfrequentie. Indien het allel A muteert tot a zal er een verschuiving optreden ten gunste van q. Meestal zijn de mutaties binnen de populaties reversibel. A muteert tot a en a muteert tot A. Het effect zal dan nihil zijn als de snelheid waarmee het gen muteert in beide richtingen gelijk is. De mutatiesnelheid is echter in beide richtingen veelal verschillend. Hierdoor zal de populatie afhankelijk van de mutatiesnelheid een nieuw evenwicht bereiken bij een andere genfrequentie. De invloed van het milieu kan men illustreren aan de hand van het volgende extreme voorbeeld. In een populatie treft men, terwijl de populatie in een genetisch evenwicht verkeert en er een willekeurige voortplanting van de individuen is, de volgende frequentie van fenotype- en genotypen aan

fenotypen	A-		aa
frequentie fenotypen	0.51		0.49
GENOTYPEN	AA	Aa	aa
frequentie genotypen	0.09	0.42	0.49

Men veronderstelt dat alle aa-individuen door een milieufactor niet in staat zijn tot voortplanting of althans geen fertiele nakomelingen opleveren. De populatie wordt daardoor gereduceerd tot twee genotypen: AA en Aa, die voorkomen in een verhouding 0.09AA: 0.42 Aa. Voor de voortplanting zijn nu in de populatie

$$\frac{0.09}{0.09 + 0.42} = 0.18 \text{ AA en } \frac{0.42}{0.09 + 0.42} = 0.82 \text{ Aa beschikbaar.}$$

Indien deze individuen met allen hetzelfde fenotype zich voortplanten, zal de volgende generatie bestaan uit individuen volgens onderstaande tabel

Kruising	frequentie	nakomelingen		
		AA	Aa	aa
AA x AA	$(0.18)^2 = 0.03$	0.03		
AA x Aa	$2 \times (0.18) \times (0.82) = 0.30$	0.15	0.15	
Aa x Aa	$(0.82)^2 = 0.67$	0.17	0.34	0.17
TOTAAL	1.00	0.35	0.49	0.17

De nieuwe populatie heeft wederom een binominaire distributie en verkeert in genetisch evenwicht. De genotypen van aa zijn echter verminderd van 0.7 tot 0.41 (de wortel uit 0.17) en de genotypen van AA zijn dan vermeerderd van 0.3 tot 0.6 (de wortel uit 0.35). De selectie heeft een nog groter effect indien men alleen de frequenties van de fenotypen vergelijkt: voor aa van 0.5 naar 0.17.

Een dergelijke selectie op een dominant allel heeft een nog.groter effect: het kan in extreme gevallen in één generatie verdwenen, zijn.

Selectie op recessieve allelen gaat over het algemeen langzamer. Om deze reden zijn lethale — meestal recessieve — allelen, nogal veelvuldig voorkomend in een populatie. Ze zijn verborgen in de heterozygoten en blijven in de populatie gehandhaafd ondanks het feit dat de homozygoten van de lethale eigenschap steeds uit de populatie verdwijnen en zich dus ook niet kunnen voortplanten. Selectie op de recessieve allelen zal er toe leiden dat de heterozygoten zullen toenemen in vergelijking met de homozygoten als de frequentie van dit allel afneemt. Heterozygoten worden door de selectie bevoordeeld en daarmee wordt de variabiliteit van de soort in stand gehouden. Inteelt leidt tot het bevorderen van de homozygotie in een populatie. Op zich zal dit geen verandering in de genfrequentie geven. Het aantal homozygoten, dat als ouderpaar voor de voortplanting dient, zal steeds groter worden. Dit heeft een verarming van de variabiliteit tot gevolg. En zoals al eerder betoogd is, leidt dit bij te kleine populatie tot uitsterven.

Ook voor de mens liggen hier consequenties. Het openbreken van geïsoleerde bevolkingsgroepen in landen, steden en dorpen; de toenemende urbanisatie gepaard gaande met immigratie van verschillende bevolkingsgroepen; het toenemende intercontinentale verkeer; het slopen van sociale barrières tussen bevolkingsgroepen; de veranderde medische en hygiënische levensomstandigheden; de veranderingen in opvattingen over moraal en gezinssamenstelling, de verandering in leefwijze en voedingsgewoonten; het toenemend gebruik van atomaire straling zullen hun effect hebben op de verandering in de genenfrequentie in de menselijke populatie. Alleen weet men niet in welke richting.

E-41 Begrippenlijst

A

aangeboren	het is niet wenselijk deze term als begrip in de erfelijkheidsleer te hanteren omdat het gebruik varieert van: 'erfelijk' tot 'niet erfelijk en voor de geboorte verkregen'.
aanleg	overervende factor, gen.
adaptatie	het verschijnsel dat — door natuurlijke selectie — die dieren uit een populatie overblijven, die het beste aan die eisen die het milieu stelt aangepast zijn (zie Biothema 5).
adenohypofyse	de uit de darmwand ontstane voorkwab van de hypofyse.
afstammingstheorie	theorie die verklaart hoe de huidige soortenrijkdom uit gemeenschappelijke voorouders of anderszins is ontstaan.
albinisme	het ontbreken van pigment bij dieren, veelal ten gevolge van domesticatie.
allantoïs	ventrale uitstulping van de einddarm bij het embryo van reptielen, vogels en zoogdieren; fungeert als embryonale blaas, voedings- en ademhalingsorgaan.
allel	iedere mutatievorm van een gen (allelen liggen op dezelfde locus in homologe chromosomen)
allelfrequentie	de relatieve frequentie, waarmee een allel in een populatie voorkomt.

aminozuur	organisch carbonzuur waaraan een aminogroep (-NH ₂) voorkomt. Het zijn de bouwstenen van eiwitten.
amnion	het binnenste van de vliezen die het embryo van reptielen, vogels en zoogdieren omgeven,
anafase	stadium in de kerndeling waarin de chromatiden (mitose en meiose II) of chromosomen (meiose I) naar de polen van de cel bewegen.
anemie	zie 'sickle-cell anemie'.
anthere	meeldraad.
antheridium	meercellig, flesvormig ♂ voortplantingsorgaan bij varens en mossen.
anthropogenetica	erfelijksleer van de mens.
archegonium	meercellig, flesvormig ♀ voortplantingsorgaan bij varens en mossen.
autosomen	de niet-geslachtschromosomen.
auxinen	groep natuurlijke en kunstmatige, de celstrekking bevorderende groeistoffen.
auxine	natuurlijke, de celstrekking bevorderende groeistof (heet ook IAA, vroeger hetero-auxine).

B

bacteriofaag	virusdeeltje, waarvan het DNA of RNA in een bacterie binnendringt en zich met materiaal van de bacterie vermenigvuldigt.
Barr-lichaampje	zie geslachtschromatine.
bastaard	zie hybride
	een heterozygoot individu.
bedektzadigen	hogere planten waarbij de bevruchting en zaadvorming zich in een vrijwel geheel afgesloten vruchtbeginsel afspeelt.
bevruchting	het vermengen van erfelijk materiaal van beide ouders tijdens de voortplanting. Vaak wordt gebruikt: het versmelten van een ♂ en een ♀ gameet.
biotine	plantaardige, de groei en celdeling bevorderende groeistof; identiek met vitamine H.
bivalent	een paar gepaard liggende homologe chromosomen in (het diploten van) de meiose; een bivalent bestaat uit vier chromatiden.
blastula	vroeg embryonaal stadium, bolvormig met een wand bestaande uit een cellaag.
bloederziekte	zie hemofilie.
bloem	orgaan bij hogere planten, bestaan uit één of meer ♂ en/of ♀ voortplantingsorganen, welke kunnen zijn omgeven door vaak opvallend gekleurde bloembekleedsels.
bronsthormoon	zie 'oestrogeen'.

C

centriool	zie centrosoom.
centromeer	deel van het chromosoom dat de chromatiden bijeen houdt en waaraan de kernspoeldraden hechten.
centrosomen	kleine organellen die in veel dierlijke cellen vlak buiten de kernmembraan liggen; ze delen zich vlak voor de kerndeling en liggen tijdens de kerndeling aan iedere pool van de spoelfiguur; een onderdeel van het centrosoom is het centriool.

chiasma (mv. chiasmata)	plaats waar de chromatiden tijdens de profase I over elkaar heen liggen; in een aantal gevallen kan dit tot crossing-over leiden
chirnaere	een individu waarvan sommige weefsels uit genotypisch verschillende cellen zijn opgebouwd (bij dieren noemt men dit een mozaïek)
chromatiden	de beide overlangse helften van een chromosoom; ze zijn identiek aan elkaar (behalve na het optreden van crossing-over bij een heterozygoot).
chromatine	de, door niet-basische kleurstoffen, kleurbare kernsubstantie die tijdens de deling als chromosomen goed zichtbaar wordt = nucleoproteïne-complex van chromosomen.
chromomeren	tijdens de profase van de meiose na kleuring zichtbare verdikkingen in de chromatiden; in polyteen-chromosomen als 'dwarsbanden' met een karakteristieke rangschikking te zien.
chromosomen	de genen bevattende, sterk kleurbare lichaampjes die gedurende de kerndelingen in de cel zichtbaar worden.
chorion	het buitenste vlies om het embryo,
cistron	genetische eenheid van functie (het deel van een DNA molecuul dat een bepaalde polypeptideketen codeert in de eiwitsynthese).
co-dominantie	situatie waarin beide allelen in een heterozygoot functioneel zijn en onafhankelijk van elkaar tot het fenotype bijdragen.
codon	een set van drie nucleotiden (triplet) in DNA of mRNA die een bepaald aminozuur codeert.
colchicine	stof uit de herfsttijloos (Colchicum) die de vorming van de kernspoel verhindert.
concordantie	overeenkomst in fenotype bij tweelingen.
convergentie	ontwikkeling van gelijke kenmerken en eigenschappen bij niet-verwante dieren als gevolg van eenzelfde aanpassing.
copulatie	paring; hierbij worden ♂ gameten in het ♀ lichaam afgezet.
cormofyten	planten met een cormus.
cormus	aan het landleven aangepaste plantaardige vorm, bestaande uit wortel, stengel en blad.
cotylen (= cotyledonen)	zaadlobben, reeds aan het plantaardige embryo aanwezige bladeren.
crossing-over	uitwisseling van homologe delen tussen twee van de vier chromatiden van homologe chromosomen tijdens de profase I van de meiose.
cryptomerie	het verschijnsel dat een dominant allel in het fenotype slechts tot uiting komt indien een ander dominant allel eveneens aanwezig is (bijvoorbeeld AaBb: A komt tot uiting doordat ook B aanwezig is; Aabb: A komt niet tot uiting).
cytokininen	groep natuurlijke en kunstmatige, de celdeling bevorderende groeistoffen (zie 'kinetine').
deletie	afwezigheid van een deel van een chromosoom.
dicotylen (Tweezaad-lobbigen)	planten, waarbij het embryo twee cotyledonen draagt.

differentiatie	het verkrijgen van speciale kenmerken, gericht op het vervullen van een speciale taak in het organisme, door de cellen tijdens hun groeiproces na de mitose of meiose.
dihybride	individueel dat heterozygoot is voor twee genen (twee paar allelen)
dihybride kruising	kruising waarbij men let op de allelen van twee genen waarin de ouders verschillen.
diktegroei, primaire	de aanleg van transport- en stevigheidsweefsel in de stengels van eenjarige kruidachtige planten.
diktegroei, secundaire	de aanleg van transport- en stevigheidsweefsel in de stengels van houtige gewassen na het eerste levensjaar.
dioestrus	de korte periode van rust tussen twee bronstperioden bij polyoestrische dieren.
diploïed	cel of individu waarin de homologe chromosomen in paren voorkomen.
discordantie	ongelijkheid in fenotype bij tweelingen.
DNA	desoxyribonucleïnezuur.
domesticatie	het optreden van afwijkingen in bouw, functie en gedrag bij dieren tengevolge van fokprocessen en een leefwijze in afhankelijkheid van de door de mens geboden mogelijkheden.
dominant	een dominant allel komt in het fenotype volledig tot uiting als het naast een recessief allel van hetzelfde gen aanwezig is.
dormine	plantaardige, groeiremmende stof (antagonist van auxinen en gibberellinen). Heet ook abscissinezuur.
Down syndroom	genetische afwijking bij de mens ten gevolge van het 3x aanwezig zijn van chromosoom 21 in het genotype = mongoloïde idiotie = trisomie 21

E

ectoderm	de buitenste cellaag bij de allereerste embryonale stadia.
eenhuizig	♂ en/of ♀ bloemen gescheiden, maar op dezelfde plant voorkomend.
eenslachtig	a. bij planten: bloem met alleen ♂ of alleen ♀ voortplantingsorganen. b. bij dieren: individu met alleen ♂ of alleen ♀ voortplantingsorganen.
eicel	♀ voortplantingscel.
eigenschap	fenotypisch gebruikt als: de expressie van een gen. genotypisch gebruikt als: synoniem voor gen.
eiwit	functionele keten van aminozuren.
embryo	na de bevruchting optredend ontwikkelingsstadium zonder zelfstandig levensonderhoud. Het embryo haalt de voor zijn groei benodigde stoffen uit het lichaam van een ouder (zoogdieren), of uit een door de ouder bijeen gebrachte voorraad (dooier, zaad van planten).
endogeen	met oorsprong in het organisme.
entoderm	de uit ectoderm ontstane, één cellaag dikke wand van de embryonale oerdarm.
enzym	organische reactieversneller, rechtstreeks door een gen gemaakt.

epistasie	het verschijnsel dat het tot uiting komen van een allel of de allelen van een gen wordt onderdrukt door een allel of de allelen van een ander gen (het onderdrukte allel noemt men het hypostatische; het allel dat onderdrukt het epistatische).
erfelijke aanleg	genotype
erffactor	gen (in onbruik geraakte term)
erythrochisme	het voorkomen van overwegend rood pigment tengevolge van domesticatie.
eugenetica	de toepassing van de genetica bij de mens, met als doel het nageslacht te verbeteren.
evolutie	het ontstaan van organismen uit andere organismen in de loop der tijd, waarbij erfelijke veranderingen optreden, zodat nieuwe soorten ontstaan.
exogeen	met oorsprong buiten het organisme.
extra-chromosomale erfelijkheid	cytoplasmatische erfelijkheid door middel van DNA dat geen deel uitmaakt van de chromosomen (bijvoorbeeld in mitochondriën en chloroplasten).

F

F ₁	de nakomelingen uit de kruising van de ouders (filius= zoon).
F ₂	de nakomelingen uit de onderlinge kruising van heterozygote F ₁ individuen.
fenotype	het waarneembare resultaat van genotype en milieu.
flavisme	het voorkomen van overwegend geel pigment tengevolge van domesticatie.
foetus	ouder embryo (bij de mens vanaf ± 3 maanden na de bevruchting).
folliculine	zie 'oestrogeen'.

G

gameet	voortplantingscel.
gametofyt	het stadium bij planten met generatiewisseling, dat de haploïde gameten voortbrengt.
gastrula	vroeg embryonaal stadium waarbij de oerdarm ontstaat door het op één plaats insluipen van het ectoderm.
gekoppelde overerving	zie koppeling.
gen	eenheid van overerving. (soms in structurele zin gebruikt en soms in functionele zin, zie cistron).
genen, complementaire	mutante genen, welke samen een normaal fenotype laten ontstaan.
genen geslachtsgekoppelde genen, letale	zie 'sex-linkage'. genen, welke de drager in homozygote toestand niet levensvatbaar maken.
genenkaart	tekening, waarop de onderlinge positie der genen op het chromosoom is aangegeven.
genenpool	het totaal van dominante en recessieve genen voorkomend in een populatie.
generatiewisseling	het afwisselend voorkomen van een zich geslachtelijk en een zich ongeslachtelijk voortplantende generatie bij één soort.
genetica	erfelijkheidsleer

genetische drift	genfrequentieveranderingen binnen een populatie, die toevallig worden veroorzaakt.
genetische kaart	weergave van de ligging van de genen in de chromosomen = chromosoomkaart = genenkaart
genetisch evenwicht	het constant blijven van de relatieve frequenties van de allelen in een populatie gedurende een aantal generaties. Het evenwicht blijft alleen gehandhaafd indien: <ol style="list-style-type: none"> 1. willekeurige toevalseffecten niet plaatsvinden, 2. verschillende genotypen volstrekt willekeurig paren, 3. mutaties zeldzaam zijn of ontbreken, 4. er geen natuurlijke selectie is.
genoom	de haploïde set chromosomen in een cel.
genotype	de erfelijke aanleg van een individu meestal gebruikt met betrekking tot één of meerdere in een kruising gebruikte genen.
geslachtschromatine	sterk gecontraheerd X chromosoom dat in interfase-kernen van cellen met twee of meer X chromosomen als een sterk kleurbaar lichaampje aantoonbaar is = Barr-lichaampje.
geslachtschromosomen	bepalen het geslacht van een individu, bij de mens X en Y.
geslachtsgekoppelde genen	genen die in een geslachtschromosoom (meestal het X chromosoom) liggen = geslachtschromosoom-gebonden = sex-linked
gibberelline	de eerst ontdekte (in 1926) groeistof uit de groep der gibberellinen.
gibberellinen	groep bij celstrekking en zaadkieming een rol spelende groeistoffen.
gibberellinezuur	de belangrijkste groeistof uit de groep der gibberellinen.
gonade	geslachtsklier.
gonadotroop hormoon	hormoon, door de adenohipofyse geproduceerd, dat de werking van de geslachtsklieren regelt.
H	
haploïed	cel of individu waarin de homologe chromosomen in enkelvoud voorkomen.
hemizygoot	slechts één allel van een gen of een aantal genen bezittend, zoals de meeste X chromosomale genen bij de man.
hemofilie	onstolbaarheid van het bloed, veroorzaakt door een recessief op het menselijk X-chromosoom gelegen allel (zie 'sex-linkage').
heterosis	superioriteit van een heterozygoot individu ten opzichte van zijn homozygote ouders.
heterosomen	= geslachtschromosomen.
heterozygoot	een diploïed individu dat voor de betrokken genen niet-gelijke allelen bezit.
homologe chromosomen	de twee leden van een chromosomenpaar. het ene van de vader en het andere van de moeder afkomstig; ze bezitten dezelfde genen.
homozygoot	een diploïed individu dat voor de betrokken genen gelijke allelen bezit.

hybride nakomeling van homozygote ouders, die onderling in één of meer genen verschillen; het is een heterozygoot individu = bastaard.

hypostasie zie epistasie.

I

identieke tweeling tweeling met hetzelfde genotype (en dus geslacht) ontstaan uit één zygote.

inteelt kruising tussen individuen die op grond van verwantschap meer met elkaar overeenkomen dan de individuen uit een willekeurige steekproef uit de populatie; inteelt leidt tot homozygotie.

intermediair het is een fenotypische aanduiding waarmee men aangeeft dat in de verschijningsvorm van een heterozygoot individu de betrokken allelen van de beide ouders tot uiting komen (de term intermediaire overerving is fout) zie onvolledige dominantie.

inversie een verandering in de volgorde van de genen in een chromosoom door omkering van een deel van het chromosoom.

K

karyogram de chromosomen van een kern, naar grootte en structuur gerangschikt.

karyotype 1. afbeelding van de metafase chromosomen,
2. aantal, grootte en structuur van de chromosomen van een cel.

kernspoel de spoelvormig gerangschikte trek- en steundraden die tijdens de metafase zichtbaar zijn.

kiem embryo.

kiembaan het doorgeven van erfelijk materiaal (genen) in de opeenvolgende generaties, waardoor de kiemcellen de onsterfelijke verbindingsschakels vormen tussen de generaties.

kiemblad zie 'cotyledonen'.

kinetine kunstmatige, de celdeling stimulerende groeistof.

Klinefelter syndroom genetische afwijking bij de mens doordat er drie geslachtschromosomen zijn (XXY); het zijn steriele mannen met weinig ontwikkelde testes en zonder spermaproductie.

kloon de door ongeslachtelijke voortplanting uit één individu ontstane nakomelingen; ze zijn genotypisch identiek.

koppeling van genen noemt men het in hetzelfde chromosoom liggen van genen die daardoor gezamenlijk overerven; koppeling wordt door crossing-over verbroken.

koppelingsgroep alle in een chromosoom liggende genen.

korte-dagplant beter te noemen: lange-nachtplant; eist een tijd lang ononderbroken donkere perioden (per soort variërend van 8-14 uur per etmaal) om bloemknoppen te kunnen vormen.

kruisen het laten produceren van nakomelingen door twee geselecteerde ouders.

kryptomerie het niet tot uitdrukking komen van een gen, tenzij in de aanwezigheid van een bepaald allel van een ander gen.

lampbrush-chromosoom	chromosoom dat kan worden aangetroffen in de primaire oöcyten van amfibieën; ze bezitten gepaarde lussen die uit de meeste chromomeren komen.
lange-dagplant	eist een tijd lang blootstelling aan licht gedurende een periode van (afhankelijk van de soort) 9-24 uur per etmaal, om bloemknoppen te kunnen vormen.
letale mutatie	een mutatie die leidt tot voortijdige dood van de drager ervan. Dominante letale mutaties hebben de dood tot gevolg van heterozygoten. Recessieve letale mutaties hebben alleen de dood van homozygoten tot gevolg.
lethaal	het dodelijk zijn.
locus	plaats die een gen in de lineaire rangschikking van de genen in een chromosoom inneemt.
luteïnisatie	het proces waarbij de corpora lutea gevormd worden.
luteotroop hormoon	hormoon dat de corpora lutea in stand houdt.
M	
meiose	het proces waarbij uit een diploïede cel door twee op elkaar volgende delingen (meiose I en meiose II) 4 haploïede delingsproducten ontstaan.
melanisme	het voorkomen van overwegend zwart pigment tengevolge van domesticatie en soms door milieuverontreiniging.
Mendelwetten	kruising van twee homozygoten levert een F ₁ generatie waarvan alle exemplaren hetzelfde genotype en fenotype hebben.
eerste wet van Mendel	= uniformiteitsregel = gelijkvormigheidswet.
tweede wet van Mendel	zelfbevruchting van een uniforme F ₁ levert, indien men let op een verschil in één eigenschap tussen de ouders, een niet uniforme F ₂ op, met een kans op het optreden van verschillende genotypen in de verhouding van 1 : 2 : 1 en met een kans op het optreden van verschillende fenotypen in de verhouding van 1 : 2 : 1 of 3 : 1. = pluriformiteitsregel = splitsingswet.
derde wet van Mendel	wanneer twee homozygoten die in meer dan één eigenschap verschillen worden gekruist, volgt iedere eigenschap onafhankelijk van een andere eigenschap de beide vorige wetten van Mendel (indien de genen niet gekoppeld zijn). = onafhankelijkheidswet.
menstruatie	periodieke uterusbloeding.
meristeem	vormingsweefsel; weefsel waarin de cellen zich blijven delen.
mesoderm	middelste kiemblad.
metafase	stadium in mitose en meiose waarin de chromosomen zich in het equatorvlak van de cel bevinden.
metamorfose	gedaanteverwisseling tot volwassen toestand.
mitose	celdeling waarbij uit een cel twee genetische identieke dochtercellen ontstaan met hetzelfde chromosomenaantal als de moedercel.
modificatie	fenotypisch verschil tussen individuen met een zelfde genotype als gevolg van milieu-invloeden.
mongoloïde idiotie	zie syndroom van Down.
monocotylen	zaadplanten waarvan de zaden één zaadlob bezitten.
monoëstrisch	met één bronstperiode per jaar.

monohybride kruising	kruising waarbij men let op de allelen van één gen waarin de ouders verschillen.
morula	hoopje cellen door deling ontstaan uit cellen van het eerste klievingstadium; nauwelijks groter dan de bevruchte eicel.
mozaïek	zie chimaere.
multiële allelie	het voorkomen van meer dan twee allelen van één gen (bijvoorbeeld de allelen I ^a , I ^b en i van het A, B, O bloedgroepsysteem).
mutageen agens	agens dat mutaties veroorzaakt chemisch = mutagene stoffen fysisch = straling
mutagene stoffen	stoffen die mutaties veroorzaken.
mutagentia	zie 'mutagene stoffen'.
mutant	drager van een mutatie.
mutatie	1. het proces waarbij een gen, een chromosoom of het genoom een structurele verandering ondergaat, 2. de structurele verandering. Typen mutaties a. genommutatie = verandering in het aantal chromosomen, b. chromosoommutatie = erfelijke verandering van de structuur of de vorm van een chromosoom, c. genmutatie = verandering in het DNA binnen een gen d. puntmutatie = de kleinst mogelijke verandering in het DNA (één nucleotide) die een gewijzigd fenotype oplevert.
mycelium	zwamvlok; vegetatief diploïd of haploïd schimmelweefsel.

N

naaktzadigen	hogere planten waarbij de zaadknop niet omgeven is door een vruchtblad.
natuurlijke selectie	het mechanisme dat inwerkt op de verschillen in overlevingskansen van de organismen.
neurua	embryonaal stadium waarin de aanleg van het zenuwstelsel begint.
nidatie	opname of implantatie van een bevrucht ei in het slijmvlies van de uterus.
nondisjunctie	het tijdens de meiose niet uit elkaar gaan van een paar homologe chromosomen.

O

oestrogeen	bronsthormoon (folliculine).
ontogenese	ontwikkeling van het individu.
onvolledige dominantie	het optreden van een intermediair fenotype in een heterozygoot voor een bepaald gen = semi-dominantie (de term 'intermediaire overerving' is fout)
oögonium	♀ voortplantingsorgaan bij wieren, waarin grote onbeweeglijke cellen ontstaan.
ovarium	eierstok.
ovulatie	loslaten van of uitstoten van de eieren uit het ovarium.
oxytocine	het door de neuro-hypofyse gevormd hormoon, dat op onder andere glad spierweefsel inwerkt (uterus!) en melk-ejectie in de borstklieren veroorzaakt.

parthenogenese (-is)	voortplanting door middel van geslachtscellen die zich zonder bevruchting ontwikkelen.
penis	mannelijk copulatieorgaan.
placenta	orgaan, aan de opbouw waarvan zowel embryonaal weefsel als moederlijk slijmvlies deelnemen, of, bij planten, speciaal vormingsweefsel van de vruchtbladen van het vruchtbeginsel waarmee de zaden in verbinding staan.
pleiotropie	= polyfenie
polyfenie	het verschijnsel dat één gen verschillende, oppervlakkig gezien, niet verwante eigenschappen beïnvloedt.
polygenie	het verschijnsel dat een fenotypisch kenmerk veroorzaakt wordt door een aantal samenwerkende genen.
polyhybride kruising	kruising waarbij de ouders in meerdere eigenschappen verschillen.
polymerie	= polygenie.
polymorfie	het verschijnsel dat twee of meer verschillende fenotypen in een populatie gehandhaafd blijven,
polyploidie	het voorkomen van meer dan twee haploïde sets chromosomen in een cel.
polyteen-chromosoom populatie	zie reuzenchromosoom. alle individuen van een soort, waarbinnen uitwisseling van genen plaatsvindt, in een bepaald gebied.
populatie-genetica	de genetica die zich bezig houdt met de distributie van de genen binnen de populatie, en met de veranderingen in deze distributie.
profase	vroeg stadium in de kerndelingen waarin de chromosomen zichtbaar worden.
progesteron	zwangerschapshormoon.
prolactine	een in de adenohipofyse gevormd hormoon dat onder andere de melksecretie bevordert; heet ook lactogeen.
proliferatie-fase	het baarmoederslijmvlies wordt opnieuw opgebouwd uit de klierresten.
prostaat	voorstanderklier.
prothallium	de gametofyt van varens, die een beperkte levensduur heeft.
puffs	lokale zwellingen in een polyteen-chromosoom, samenhangend met de synthese van RNA; het is een zichtbare uiting van genactiviteit.

R

recessief	een recessief allel komt niet in het fenotype tot uiting als het naast een dominant allel van hetzelfde gen aanwezig is.
reciproke kruising	is een tweede kruising waarbij de ene ouder nu het genotype heeft van de andere ouder uit de eerste kruising, en omgekeerd.
recombinatie	komt tot stand door de vorming van nieuwe allelen-combinaties, gedurende de meiose, voor gekoppelde genen door crossing-over, en voor niet-gekoppelde genen als gevolg van de toevalsverdeling van de twee leden van ieder bivalent over de dochtercellen.
reductiedeling	zie meiose.
remstof	stof die de groei van zaadplanten remt.
replicatie	de verdubbeling van DNA-moleculen.

reuzenchromosomen	chromosomen die zijn ontstaan door de herhaalde deling van de chromatiden die niet uiteen zijn geweken. Het chromosoom is hierdoor lang en dik, en heeft het uiterlijk van een kabel, waarin de chromomeren als dwarsbandjes zichtbaar zijn.
ribosomen	cytoplasmatische deeltjes bestaande uit eiwit en RNA waarop de eiwitsynthese plaats vindt.
RNA	ribonucleïnezuur mRNA: messenger RNA tRNA: transfer RNA

S

secretiefase	de fase waarin opbouw en afgifte van bepaalde stoffen in en door cellen plaats vindt.
segregatie	de scheiding van de homologe chromosomen tijdens de meiose en daardoor het scheiden van de allelen van ieder allelenpaar.
selectie	ieder natuurlijk of kunstmatig proces dat de overleving en vermeerdering van bepaalde individuen in een populatie bevordert of belemmert.
sex-linkage	zie geslachtsgekoppelde genen.
sex-ratio	de verhouding tussen het aantal mannelijke en vrouwelijke individuen binnen een populatie.
sickle-cell anemie	bij negers voorkomende, erfelijke bloedarmoede waarbij de rode bloedcellen van homozygoten sikkelvormig worden bij lage zuurstofspanning.
somatische cellen	alle lichaamscellen, uitgezonderd de geslachtscellen.
spermacel	onbeweeglijke ♂ gameet.
spermangium	♂ voortplantingsorgaan bij wieren waarin kleine, beweeglijke ♂ voortplantingscellen gevormd worden,
spermatozoïde	beweeglijke ♂ geslachtscel.
sporangium	orgaan waarin sporen gevormd worden.
sporofyl	varenblad, waaraan sporangiën ontstaan.
stamboomonderzoek	een van de manieren om kennis te verzamelen over overerving van eigenschappen bij de mens.
struggle for life	de concurrentie tussen de individuen.
struggle for sex	de concurrentie tussen de individuen om een partner voor de voortplanting met als resultaat het behoud van de soort.
survival of the fittest	het overleven van de best aangepaste individuen als resultaat van de natuurlijke selectie.
syndroom	een aantal verschijnselen die in combinatie een afwijking karakteriseren.

T

telofase	stadium van mitose of meiose waarin de bij de celpool aangekomen chromatiden c.q. chromosomen weer een interfasekern gaan vormen.
terugkruising	kruising van een homozygoot recessief individu met een ander individu om uit te maken of dit andere individu voor hetzelfde gen homo- of heterozygoot is, dan wel om uit te maken of er sprake is van gekoppelde genen bij dit andere individu.
testis	mannelijke geslachtsklier.
Thallofyten	planten zonder stengel, wortel en blad.
thallus	plantaardige vorm zonder wortel, stengel en blad.

toeval	het kruisen van twee of meer van elkaar onafhankelijke causale ketens.
transcriptie	het 'overschrijven' van de genetische informatie van het DNA op het mRNA.
translatie	de 'aflezing' (= vertaling) van de informatie in het mRNA leidend tot de vorming van een polypeptideketen.
translocatie	uitwisseling van delen van niet-homologe chromosomen.
trisomie	het verschijnsel dat in een overigens diploïde cel een extra chromosoom van een bepaald paar aanwezig is.
trofoblast	wand van de blastula.
Turner syndroom	genetische afwijking bij de mens waarbij slechts één X-chromosoom aanwezig is; het zijn steriele vrouwen.
tweehuizig	mannelijke en vrouwelijke bloemen op verschillende planten voorkomend.
tweelingenstudie	zie 'stamboomonderzoek'.
tweeslachtig (= hermafrodiet)	a. bij planten: bloem met meeldraden en stampers. b. bij dieren: individu met ♂ en ♀ voortplantingsorganen.

U

uterus	baarmoeder
--------	------------

V

vagina	schede of vrouwelijk copulatieorgaan.
variabiliteit	de verscheidenheid van individuen van een soort (= variëteiten); de variëteit kan alleen fenotypisch zijn (= modificatie) of berusten op verschillen in genotypen (= varianten).
variant	variëteit ten gevolge van verandering in het genotype.
variëteit	afwijkende vorm die bij een soort kan optreden door verandering in het milieu (modificatie) of in het genotype (variant).
vernalisation	(vernalis = lente) bloei-inductie door koude- of warmtebehandeling van zaden of latere ontwikkelingsstadia van de plant.
virus	deeltje van RNA of DNA, omgeven door een eiwitmantel.
vulva	uitwendige vrouwelijke geslachtsorganen (clitoris, kleine en grote schaamlippen).

W

wildtype	het meest waargenomen en als 'normaal' beschouwde fenotype van een organisme in de natuur.
----------	--

X

X chromosoom	het geslachtschromosoom dat gewoonlijk in enkelvoud bij mannelijke en in tweevoud bij vrouwelijke organismen wordt aangetroffen (belangrijke uitzonderingen: vogels en vlinders).
--------------	---

Y

Y chromosoom	het geslachtschromosoom dat gewoonlijk in enkelvoud bij mannelijke en niet bij vrouwelijke organismen wordt aangetroffen.
--------------	---

Z

zaadvast	homozygoot (bij planten gebruikt men de term zaadvast, bij dieren fokzuiver).
zuivere lijn	een groep homozygote en genotypisch identieke individuen, verkregen door zelfbevruchting van één homozygoot individu of door een proces van continue inteelt.
zygote	het versmeltingsproduct van een mannelijke en een vrouwelijke gameet.

Literatuurlijst

<i>Auteur</i>	<i>Titel</i>
Allison	Biologie van de seksualiteit
Bargman	Het organisme
Barrington	Hormonen en evolutie
Bassler	Das Stabheuschreckenpraktikum
Bennema	Sexualiteit en voortplanting
Bok, S. T.	Het ontstaan van het leven
Crow, J. F.	Overzicht van de genetica
Dobzhansky, T.	Evolutie en erfelijkheid
Dorst c.s.	Evolutie
Goldstein, P.	Wat is erfelijkheid
Hoffman	Algemene celleer
Jinks, J. L.	Extrachromosomale erfelijkheid
Kühn, A.	Inleiding tot de erfelijkheidsleer
Künzel, E.	Die entwicklung des hünchens im ei
Kusick, V. A. Mc.	Genetica van de mens
Lanjouw c.s.	Uit de plantenwereld
Montagu, A.	Erfelijkheid van de mens
Moog, F.	Animal growth and development
Naaktgeboren	Voortplanting bij het dier
van Oordt	Endocrinologie van de gewervelde dieren
van Oordt	Voortplanting van de gewervelde dieren
Raven	Ontwikkeling als informatieverwerking
Simpson	Betekenis van de evolutie
Sluyser, M.	Van molecuul tot mens
Smith, C.U.M.	Moleculaire biologie
Spee en Timmermans	Geboorteregeling
Stahl, F. W.	Het mechanisme van de erfelijkheid
Teilhard de Chardin	De plaats van de mens in de natuur
Teilhard de Chardin	Het verschijnen van de mens op aarde
Teilhard de Chardin	Het verschijnsel mens
Thiadens, A. J. H.	De stamboekmens die niet sterven mag

Register

A

aanpassing 144
abscisinezuur 74, **78**
albinisme 145, 151
allantois **66**, 71, 151
allel 93, 151
allelfrequentie 146, 151
amnion **65**, 68, 69, 70, 152
amnionholte 59, **66**
amnionvocht 45
anafase 9, 10, **13**, 15, **23**, 24, **26**, 152
Angiospermen 27, 29, 36
antagonisme groei- en rem-stoffen 84
anthere 47, 152
antheridium 48, 152
antipoden 41, **41**
archegonium 48, 152
Artemia 53, 54
aster **8**
autosomen 7, 152
auxine 79, 152
auxinen 74, 152

B

Begonia 50, **51**
benzyladenine 83
bevruchting 152
bivalent 15, 152
bladstek 50, **51**
bloembekleedselen 29
bloemdiagram **30**
bloemdiagram **30**
Brassica **75**
buideldieren 146

C

Calliphora 55
Capsella **49**, 50
Carausius 55
carrier 128
celdeling 7
centriool **8**, 10, 15, 24, 152
centromeer 10, 15, 152
chiasma 15, **22**, 153
chi-kwadraattoets 118
chloorcholinechloride (CCC) **78**
chlorofylcellen 52, **52**
chloroplasten, ontstaan van, 14
chorion **66**, 153
chromatiden 10, 14, 153
chromatine 10, 153
chromoseren 10, 153
chromosomen 7, 93

chromosomen, homologe 7, 15
chromosomen, dochter-, 10, 14
chromosomen, geslachts-, 7
chromosomen, van de mens, **128**, 129, **131**
chromosomen, afwijkingen aan 129, 130
Chrysanthemum 81
colchicine 28, 153
Conferentie van Parijs 130, **131**
convergentie **144**, 153
Correns 142
Crocus 28, **37**
crossing-over 15, **22**, 153
Cyclops 55
cytokinen 74, 76, 153

D

Daphne 55
Darwin 140
Darwinvinken 146
deletie 130, 153
diakinese 15, 22
2,4 dichloorphenoxyazijnzuur (2.4-D) 74, **75**, 79
differentiatie 51, **52**, 70, 71, 140, 154
dihybride kruising 93, 109, **109**, 154
diploïed 7, 154
diploteen 15, **22**
DNA 8, 14, 154
domesticatie 145, 154
dominant 93, 154
dooier 59, **66**
dooier-bloedvaten 64, **64**, **66**, 67, 68, 69, 70, **70**
dooierzak **64**, **66**
dormine 74, 77, **78**, 154
dovenetel **37**
Drosophila 55, 96, **97**, **98**, 99
Drosophila, erfelijkheidspracticum, 96, **105**, **106**, **107**, **108**, **109**, **110**, **111**, **112**
Drosophila, mutanten van 103, **104**

E

eendekroos 84
eicel 38, **41**, 44, 154
eierstok 44
eitand 59
eivliezen 44
Els 33
embryo 43, 44, **49**, 50, 59, **62**, **64**, **65**, **66**, 154
embryozak **40**, 41, **41**, 44
embryozak-moedercel 38, **40**
epifyse 65

erfelijkheidsleer 93
erfelijkheidsleer, modellen voor 135
equatorvlak **9**, 10, **25**
erwt **37**
evolutie 140, 155
exine **42**, 43

F

fenotype 93, 155
fenylthiocarbamide (PTC) 126
F₁-generatie 94, 55
F₂-generatie 94, 113, 155
foetus 59, 155
fototropie 74, 91, **92**
fruitvliegje 55
fytohormonen 73
fytokininen 76

G

gameet 14, 43, 44, 155
gedaanteverwisseling 53, **54**, 55, 56
gen 93, 155
genenpool 148, 155
generatieve cel **42**, 43
genetica 93, 155
genetica, modellen voor 135
genfrequentie 150
genoom 93, 134, 156
genotype 93, 156
geotropie 74
geslachtscellen 44
geslachtschromosomen 7, 95, 156
geslachtsgebonden overerving 95, 110, **110**, 155, 156
G₁-fase 14
G₂-fase **8**, 10, **12**, 15, **22**
gibberellinen 76, 156
gibberellinezuur (GA₃) **75**, 76, **76**, 156
Golgi-apparaat, ontstaan van 14
groei, bij de mens 73, **73**
groeiregulatie 83, 87
groeistoffen 73, 84
groeizone 78, **79**
grove den 120
Gryllus 56

H

haploïed 7, 156
haver 91
helmbindsel 29, 41, **42**
helmdraad 29, 41, **42**
helmhokje 29, **42**, **43**
helmknop 29, 41, **42**, 43
hemofilie 128, 156
herderstasje 49, 50
heterosomen 7, 156

heterozygoot 93, 156
homologe chromosomen 7, 15, 156
homozygoot 93, 156
huiskrekel 56
Hyacinth 27, 32
hyalisne cellen 52, **52**

I
imago 55, 56
Impatiens 47
indolazijnzuur, (IAA) 74, **74**
indolboterzuur 74, **75**
integument 41, **41**
interfase **7, 8, 11, 12, 14, 24, 26**
interkinese **23, 24**
intermediaire overerving 93
intine 42, 43
inversie 130, 157

K
kalkschaal 59, **66**
karyogram 128, 134, 157
karyotype 128, **132, 134, 157**
katje 33
kelkbladen 29
kerndeling **7, 8**
kernmembraan **8, 15**
kernspoel 9, 15, **25, 157**
kiembaan 141, **141, 157**
kiem cel 44
kiemschijf 59
kip, embryologie van de 59, **62, 64, 65, 68, 69, 70, 72**
kleurenblindheid 95, 138
kool 75
koolzaad 34
kroon bladen 29
kruisingsschema, opstellen van 93

L
larve, ontwikkeling van de 53
larve, nauplius- 53, 55
Lathyrus 47
lelie **36, 39**
lengtegroei 79
leptoteen 15, **22**
Linnaeus 140
Lupine 35

M
macrogameet 24
manipulatie aan genoom 134
meeldraad 29, 36, 41, **42, 44**
meeltor 55
meelworm 55
meiose 7, 158

meiose I 7, 14, 15, **22, 23, 38**
meiose II 14, 24, **25, 26, 38**
melanisme 145, 158
Mendel 142, 158
mens, genetica van de 125, **126, 127, 128, 129, 131, 134**
mens, chromosoomafwijkingen bij de 129, 130
mens, oogkleur bij de 138
mens, kortvingerigheid bij de 138, 139
mens, bloedgroepen bij de 138
mens, kleurenblindheid bij de 95, 138
mens, hemofilie bij de 128, 156
metafase **9, 10, 13, 15, 23, 24, 25, 158**
metamorfose 53, 54, 55, 56, 158
microgameet 24
micropyle **40, 41**
mitochondriën, ontstaan van 14
mitose **7, 8, 9, 11, 12, 13, 158**
mitose, haploïede 27, 28
mitose, preparaat van de 27
modificatie 120, 158
mongoloïde idiotie 130, **132, 158**
mongooltjes, 128, 130
monohybride kruising 93, 107, **108, 159**
monosomie 130
Morgan 96, 142
multiple allelie 149, 159
mutatie 142, 159

N
narcis 31
natuurlijke selectie 140, 143, 159
naupliuslarve 53, 55
navelstreng **64, 65, 66**
nectar 32
nectariën 32
nestvlinders 59
neuraalgoot 68
neurale buis **65**
neurula 159
nucellus 38, **41**
nucleolus **8, 10, 14, 15**

O
onvolledige dominantie 93
oogbeker **65**
opgaven erfelijkheidsleer 138
organellen 14
ovarium 44, 159

P
pachyteen 15, **22**
parallele adaptatie 143
Pekelkreeftje 53, **53, 54**
Peul **35, 37**
P-generatie 93
Pinksterbloem 34, **37**
pollenbuis 47
pollenkieming 47
pollenkorrels 29, **42, 43**
pollen-moedercel **42, 43**
poolkernen 41, **41**
poollichaampjes 24
poortje **40, 41**
populatie 139, 143, 160
populatie-genetica 150, 160
populatie-kooi 121, **122**
primitiefstreep 68, 69, 70
primula **37**
pro-embryo **49**
profase **8, 10, 12, 15, 22, 24, 25, 160**
prometafase **9, 10, 12, 24, 25**
prothallium 48, 160
PTC (fenyltlniocarbanide) 126

R
radijs 83
recessief 93, 160
reciproke kruising 111, **111, 160**
reductiedeling 14, **22, 23, 24, 38, 160**
remstoffen 73, 74, 84, 160
rhesusfactor 193

S
schaalvlies **66**
sex-linkage 95, 161
sex-ratio 128, 161
S-fase 14, 139
significatie 118
somieten **64, 65, 69, 70, 71, 129, 161**
soort 139
soortsvorming 145, 146, **146**
sporopollenine 43
stamboomonderzoek 127,
stamper 29, 36, 38, **39, 44**
statistische analyse van kruisingen 117
stempel 30, 38, 39
stijl 38, **39**
Sphagnum 51, **52**
squash-techniek 27
struggle for life 142, 161
struggle for sex 142, 161

stuifmeelbuis 44, 47
stuifmeelkorrel **42**, 44
suspensor 49
synergiden 38, **41**

T

tapetum **42**
Teilhard de Chardin 42
telofase 10, **11**, **13**, 15, **23**,
24, **26**, 161
Tenebrio 55
tetraede **42**
tetradedeling 24, 43
tomaat 113
tomaat, mutanten van de 113
tongrollen 125
Tradescantia 47
translokatie 130, 162
trisomie 130, 162
Tschermak 142
tuinboon 27
tulp 31, **36**

U

ui 27

V

varen 48
veenmos 51, **52**
vegetatiepunt 49
vegetatieve cel **42**, 43
viool **37**
vleesvlieg 55
Vlijtig Liesje 47
voortplanting bij planten 44
voortplanting bij dieren 44
voortplantingscellen 44
de Vries 142
vrucht 34, 36, **37**, 44, 45
vruchtbeginsel 29, **32**, 36,
37, 38
vruchtbeginsel,
bovenstandig 30
vruchtbeginsel,
onderstandig 30
vruchtblad 36, 37, 38
vrijheidsgraad 118

W

waarschijnlijkheid 118, 120

wandelende tak 55
watercel 52, **52**
Went 73
wilg 33

X

X-chromosoom 95, 162

Y

Y-chromosoom 95, 162

Z

zaad 36, 44, 45
zaadhuid 36, 44
zaadkieming 76, 81, 85, 86,
86, 87
zaadknop 29, 32, 36, **38**,
40, 44
zaadlijst 32
zaadlob **49**
zaadplanten 36
zaadverspreiding 34, **35**
zygote 43, 44, 140, 163
zygoteen 15, **22**