

Schatgraven in het genencentrum van de cultuuraardappel, *Solanum tuberosum* L.

J. G. Th. Hermesen

Artikel naar aanleiding van een Nederlandse verzamelexpeditie in het Andesgebergte van Peru, Bolivia en Argentinië in februari-mei, 1974. Uit het Instituut voor Plantenveredeling van de Landbouwhogeschool te Wageningen. Dr. J. G. Th. Hermesen is lector in de Plantenveredeling en beheerder van de Wageningse collectie Solanumsoorten. Adres: Instituut voor Plantenveredeling, Lawickse Allee 166, Wageningen.

In het voorjaar van 1974 (februari-mei) werd op instigatie van de Stichting voor Plantenveredeling te Wageningen en met financiële steun uit het bedrijfsleven een Nederlandse verzamelexpeditie ondernomen naar Peru, Bolivia en Argentinië (fig. 1). Deze expeditie stond onder leiding van Prof. Dr. J. G. Hawkes (Birmingham) met als Nederlandse deelnemers Ir. A. M. Van Harten en schrijver dezes. Het primaire doel van de expeditie was het vinden van knoldragende vormen van *Solanum*, bij voorkeur cultuurvormen, die de erfelijke basis van de aardappelveredeling, in het bijzonder van de veredeling op resistentie tegen de verwekker van aardappelmoeheid, op zo kort mogelijk termijn zouden kunnen verbreden. Aardappelmoeheid wordt veroorzaakt door het aardappelcystenaaltje (*Heterodera rostochiensis* en *H. pallida*), dat de wortels binnen dringt en de toevoer van water en voedingszouten uit de bodem kan belemmeren, zodat de planten slap gaan hangen en achterblijven in groei. In 1948 werd in Engeland (Ellenby, 1948) in *Solanum andigena* resistentie gevonden tegen het in Nederland meest voorkomende biotype A van het aaltje. Na het grondlegend onderzoek van Toxopeus en Huijsman (1953) vond deze resistentie snel zijn weg naar de kwekers van nieuwe rassen. De teelt van resistente

rassen had enerzijds tot gevolg het vrijwel verdwijnen van biotype A, anderzijds echter de ontwikkeling en verbreiding van nieuwe biotypen, die de resistente rassen konden aantasten. In de jaren daarna werden resistenties tegen nieuwe biotypen gevonden in enige wilde *Solanum*species. Elke nieuwe resistentie leide totnutoe evenwel telkens tot de identificatie van een nieuw biotype, dat die resistentie kon doorbreken. Men tracht nu uit deze cirkel te geraken door te zoeken naar een brede resistentie (d.w.z. tegen vele biotypen tegelijk) in de primitief geteelde voorouder van onze aardappel, *S. andigena*. Deze overweging, alsmede het grote economische belang van de aardappelmoeheid gaven de stoot tot de eerder genoemde Nederlandse expeditie naar de schatkamer voor waardevolle erfelijke factoren: het genencentrum van de aardappel in Zuid-Amerika.

De rijkdom van het genencentrum

In een eerder artikel voor het Vakblad voor Biologen (Hermesen, 1967) is een uiteenzetting gegeven over de oorsprong, verbreiding en evolutie van de cultuuraardappel, alsmede over de betekenis van de vormenrijkdom in het genencentrum van de aardappel voor de veredeling van dit belangrijke cultuurgewas. In dit genencentrum komt een schat van erfelijke factoren voor, waaruit de veredelaar kan putten voor het verbeteren van opbrengst, kwaliteit, aanpassingsvermogen en resistentie-eigenschappen van de bestaande cultuurassen. Deze erfelijke factoren zijn te vinden in ongeveer 160 wilde knoldragende *Solanum*soorten, alsmede in de primitief geteelde cultuurvormen.

De immense variabiliteit van zowel de wilde soorten als de primitieve cultuurvormen is ongetwijfeld in hoge mate het gevolg van de grote verscheidenheid van macro- en microklimaatfactoren en bodemgesteldheid en van beïnvloeding door de mens. De wilde soorten worden gevonden van Noord naar Zuid over een afstand van 10.000 km, van zeeniveau tot boven de 4500 m hoogte, van tropische streken tot in de koude alpine zone van het Andesgebergte en van aride gebieden tot in vochtige oerwouden. De primitieve *Solanum*soorten vindt men overwegend op kleine, verspreid liggende, omheinde akkers van 10-25 are tussen de 2000 en 4000 m hoogte in de Andes van Zuid-Amerika.

Fig. 1 De tijdens de expeditie afgelegde route (stippellijn) en voornaamste steden op die route.

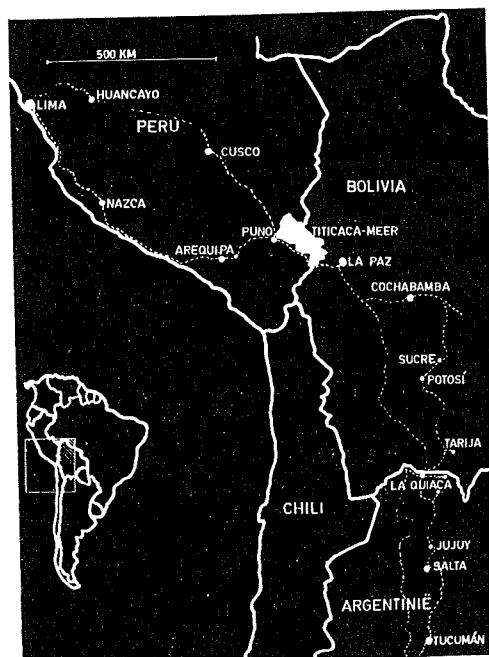




Fig. 2 Primitieve
grondbewerking met
voetploegen ('taclas').
Foto ontleend aan
Correll (1962).

Naast de genoemde uitwendige omstandigheden speelt bij de evolutie van de *Solanum*species de reproductiewijze een rol: de soorten kunnen zich namelijk zowel geslachtelijk als ongeslachtelijk (via stengelknollen) vermenigvuldigen. De diploïde soorten zijn overwegend zelfincompatibel, maar ook de orthoploïden (tetraploïden, hexaploïden), die zelfcompatibel zijn, gedragen zich in het algemeen als kruisbevruchters. Daardoor vindt er een genenstroom plaats binnen grote populaties en wordt een opmerkelijke intraspecifieke variabiliteit in stand gehouden. In een stabiel milieu met optimale groei-omstandigheden kan een goed-aangepast genotype zich door vegetatieve reproductie handhaven en uitbreiden. Daarentegen vervult geslachtelijke reproductie een hoofdrol bij het zich handhaven van genotypen in een veranderlijk milieu of bij hevige concurrentie en selectiedruk.

De meeste knoldragende *Solanum*soorten zijn diploïd. Zij zijn vooral door ecogeografische barrières geïsoleerd. Algemeen komen zij voor in zeer bepaalde hoogtetrajec-

ten, zijn ruimtelijk gescheiden door bossen, bergen en woestijnen ofwel aangepast aan een duidelijk bepaalde habitat. Waar verspreidingsgebieden van verschillende species elkaar overlappen, treden frequent hybriden of introgressievormen op (Hawkes, 1962). De meeste soorten zijn redelijk tot goed kruisbaar met de cultuuraardappel en derhalve direct voor de veredeling te benutten. De andere soorten zijn als regel via kunstgrepen toegankelijk te maken, zoals enten op tomaatonderstam, verdubbeling van het aantal chromosomen van de diploïde soort door colchicinebehandeling, halvering van het aantal chromosomen van het aardappelras middels parthenogenese en het gebruik van goed-kruisbare soorten als 'brug' tussen cultuurras en niet-direct-kruisbare wilde soorten (Hermesen en Ramanna, 1973). De veredelaar zoekt de door hem gewenste effectoren bij voorkeur in de primitieve cultuurvormen, zoals *S. andigena*, *S. stenotomum* en *S. phureja*, omdat kruisingen met deze vormen sneller tot goede cultuurrassen leiden dan kruisingen met wilde soorten.

De primitieve cultuurvormen

De aanduiding 'primitief' voor de in het genencentrum gecultiveerde aardappelen heeft voornamelijk betrekking op de teeltwijze van het gewas door de kleine boeren in de hoge Andes. In het nu volgende wordt deze teelt in het kort besproken. Tevens wordt ingegaan op enige achtergronden van het verzamelen van cultuurvormen.

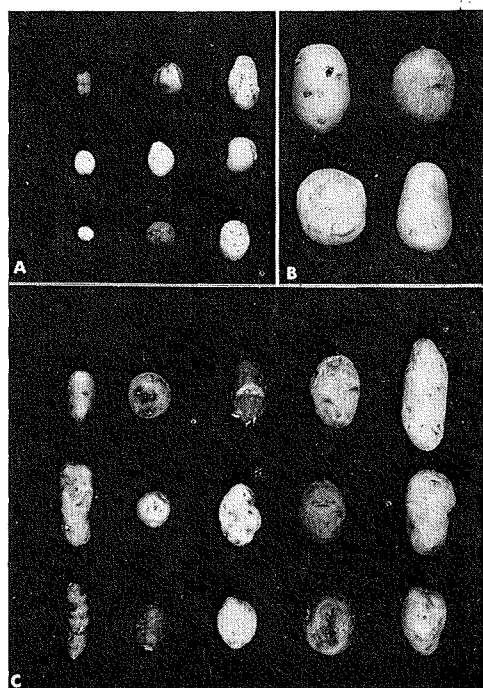
a De primitieve teelt

In ontwikkelde landen, zoals Nederland, wordt een akker aardappelen normaliter beplant met één ras. Een ras omvat één vegetatief vermeerderd superieur genotype, dat door veredeling is gecreëerd en geselecteerd en waarvan door zorgvuldige vermeerdering gezond pootgoed is geteeld. Grondbewerking, poten, aanaarden, oogsten en sorteren gebeuren als regel machinaal.

Een klein aardappelveld in de Andes kan met meer dan 20 verschillende morfotypen beplant zijn, vooral in de provincies rond het Titicacameer. Een morfotype is de benaming voor op het oog gelijke aardappelplanten (loof, bloemen, knollen). In één veld kunnen diploïde, triploïde en tetraploïde vormen voorkomen (Ochoa, 1958). De heterogeniteit wordt nog versterkt, doordat planten verschillend reageren op of aangeast worden door ziekten, plagen en nachtvorsten. De arme boer bewerkt de grond en oogst het gewas met eenvoudige handgereedschappen, zoals voetploeg (fig. 2) en houweel.

Het geoogste produkt is een bonte mengeling van knollen van uiteenlopende vorm, kleur en grootte (fig. 3 C). Dit weerspiegelt zich in de veelheid van inheemse namen die soms de kleur (papa negra, blanca, rosada, morada, amarilla, azúltica), soms de vorm (papa larga, lisa, manzana, redonda), soms ook andere eigenschappen omschrijven. Ook de vele namen in het quechua, één van de

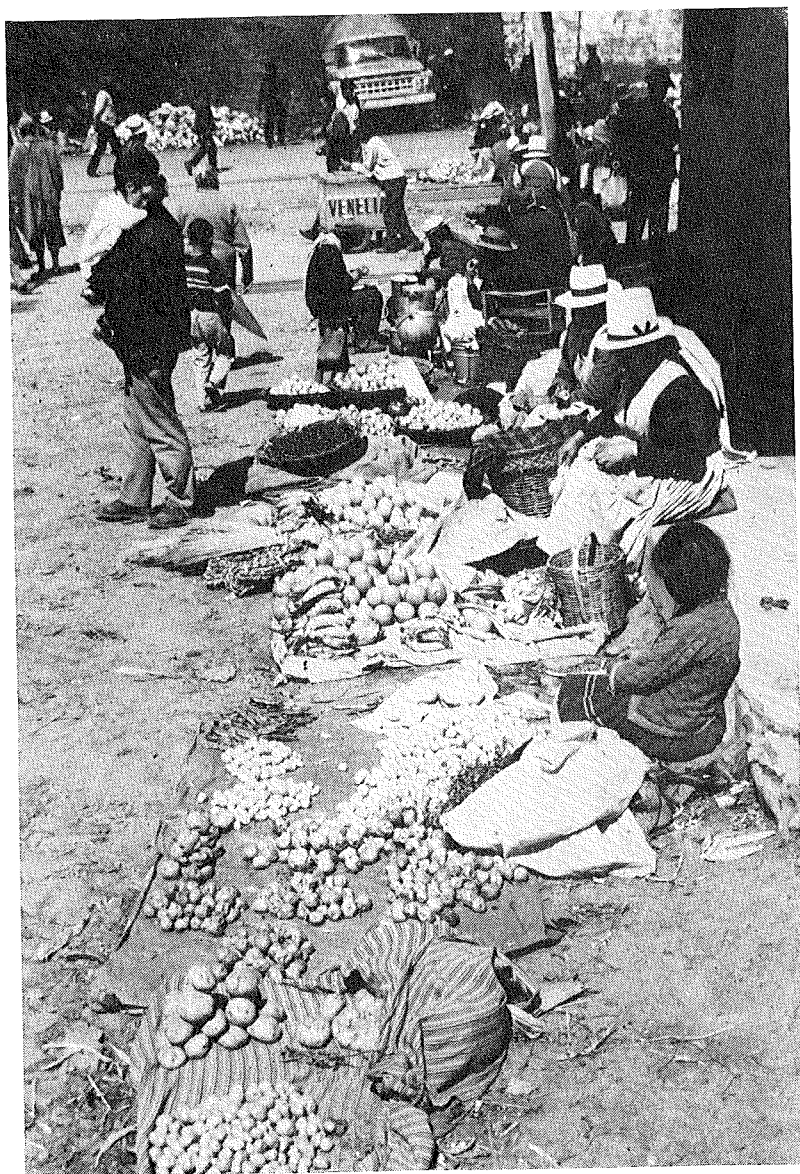
Fig. 3 Karakteristieke
knollen van 9 wilde
*Solanum*species (A),
4 Nederlandse
cultuurrassen (B) en
15 primitieve cultuur-
vormen (C).



nog steeds gesproken Indiaanse talen, vormen vaak aanduidingen voor het uiterlijk van de knollen. Vele honderden morfotypen zijn totnutoe bekend, maar het aantal nog niet ontdekte morfotypen is waarschijnlijk nog groter. Voegen we daarbij, dat elk morfotype uit diverse genotypen voor niet op het oog waarneembare kenmerken zal bestaan (daglengtereactie, productievermogen, resistenties, kwaliteit, gehalte aan bitterstoffen, vroegheid en vele andere, ook minder belangrijke eigenschappen), dan zal het duidelijk zijn, dat de aanduiding 'schatkamer van waardevolle erfactoren' terecht is.

b *Het verzamelen van primitieve vormen*
Het steeds meer oprukken van de monocultuur van veredelde rassen vormt in sommige gebieden van het genencentrum nu reeds een bedreiging voor het veelvormige inheemse cultuurmateriaal. Ten koste van alles moet verlies hiervan voorkomen worden. Eén van de methoden om dit te bereiken is het systematisch verzamelen en instandhouden van primitieve vormen. Het Centro Internacional de la Papa (CIP) te La Molina in Peru, dat in de Peruaan Professor Ochoa een deskundige bij uitstek bezit, beschouwt het bijeenbrengen en onderzoeken

Fig. 4 Markt in Cusco (Peru).



ken van zoveel mogelijk inheemse cultuurvormen als één van zijn belangrijkste taken. De aardappelcollectie van het CIP is de grootste van haar soort in de wereld. Ook verscheidene nationale onderzoeks- en onderwijsinstellingen in het genencentrum zijn actief op dit terrein.

Sinds de twintiger jaren zijn door diverse Europese landen (Rusland, Engeland, Duitsland, Zweden, Nederland en Denemarken) en de Verenigde Staten verscheidene expedities gehouden. Het verzamelde materiaal vindt men terug in de collecties in Leningrad, Edinburgh, Birmingham, Braunschweig, Gross-Lüsewitz, Wageningen, Kopenhagen en Sturgeon Bay (U.S.A.). De beide Nederlandse expedities (1955 en 1974) waren vooral gericht op het verzamelen van primitieve cultuurvormen.

Primitieve aardappelen kan men in het genencentrum op drieërlei wijzen verzamelen. In de eerste plaats kan men op de kleurrijke markten in de steden (fig. 4) aardappelknollen kopen. Dit is de meest eenvoudige en snelle manier, mits men het Spaans en eventueel het quechua, het aymará of andere Indiaanse talen beheerst. Menster van op het oog gelijke knollen worden bij elkaar gezocht en van elk monster wordt zoveel mogelijk informatie ingewonnen, zoals de inheemse naam, de groeiplaats en typische kenmerken. De kleurrijkdom van knollen van andere knolgewassen als oca (*Oxalis tuberosa*), ulluco (*Ullucus tuberosus*) en añu (*Tropaeolum tuberosum*) kunnen de verzamelaar verleiden tot het bewust of onbewust kopen van niet-aardappelknollen.

Zeer efficiënt is het verzamelen in reeds bestaande collecties van cultuurvormen in het genencentrum. De door anderen bijeen gebrachte knolmonsters groeien apart in rijen. De herkomsten en namen zijn bekend.

Het verzamelen in de zeer verspreid en zeer hoog liggende cultuurvelden is de moeilijkste en meest tijdrovende methode. Het is echte pioniersarbeid, waarbij lange afstanden over zeer slechte 'wegen' moeten worden afgelegd en gewerkt moet worden in de ijle lucht op 2000-4000 m hoogte. Deze verzamelwijze heeft enige in het oog springende voordelen. Men ziet het gewas, alsmede de bodem en de omgeving, waarin het groeit. Men krijgt informatie van de boer zelf, dus uit de eerste hand. Tenslotte heeft men de mogelijkheid, om zowel knollen als bessen (zaden) te verzamelen. Deze mogelijkheid is uiteraard ook aanwezig bij het verzamelen in reeds bestaande collecties. De voor- en nadelen van het verzamelen van knollen en zaden worden hieronder besproken.

Tijdens de jongste Nederlandse expeditie werden in totaal 2200 zaadmonsters (1300 van cultuurvelden en 900 uit collecties) en meer dan 400 knolmonsters (168 van markten, 212 van cultuurvelden en 34 uit collecties) verzameld van primitieve aardappelen. Bij deze aantallen moet worden opgemerkt, dat duplicaties bij het verzamelen onvermijdelijk zijn, vooral onder de zaadmonsters

van cultuurvelden. Eén van de naweeten van de expeditie is dan ook het opsporen van monsters die van genetisch identieke planten komen, zodat na samenvoeging van deze monsters werkbare aantallen voor verder onderzoek worden verkregen. Ter voorkoming van introductie van nieuwe ziekten in Europa wordt het knolmateriaal in Zuid-Amerika opgekweekt en tevens in zaad omgezet, dat dan voor verder onderzoek naar Wageningen wordt gezonden.

Over de aard van de te verzamelen plantdelen kan het volgende worden opgemerkt. Bebladerde stengels en bloemen zijn van betekenis uit het oogpunt van studie van het planttype (aan herbariummateriaal). Voor de veredeling zijn knollen en zaden van meer direct belang. Zowel aan het verzamelen van knollen als dat van zaden kleven voor- en nadelen:

- Alle planten leveren knollen, doch slechts een beperkt aantal produceert bessen. De bemonstering door middel van knollen kan dus volledig zijn. Die via bessen is als regel onvolledig en meestal ook eenzijdig ten gevolge van grote verschillen in fertiliteit tussen de typen.
- De zeer heterozygote genotypen van de planten krijgt men met knollen intact in handen, terwijl de genotypen van de zaden van een plant sterk uiteen zullen lopen. Dit impliceert, dat in het eerste geval per plant slechts één genotype hoeft te worden onderzocht en in het tweede geval een populatie van diverse genotypen.
- Verschillende morfotypen zijn vaak aan de knollen te herkennen, doch niet aan de bessen, zodat met het verzamelen van bessen (één per plant) de kans op duplicaties veel groter is.
- Bij het verzamelen en in Europa importeren van knollen is het gevaar voor het introduceren van nieuwe virus- en knolziekten groot, hetgeen bij import van zaden niet het geval is.
- Knolmateriaal is minder goed hanteerbaar en minder lang bewaarbaar dan zaden, nl. resp. één en 10 à 20 jaren.

Wanneer men de vóór- en nadelen van beide bemonsteringswijzen overziet, blijkt dat deze elkaar in verschillende opzichten aanvullen. Hieruit volgt als vanzelf de beste werkwijze: verzamel van zoveel mogelijk morfotypen knollen, vermeerder en toets het verzamelde materiaal in Zuid-Amerika en oogst zaden van de beste typen. Dit zaad kan men met zeer weinig risico in Europa importeren en de nakomelingen ervan inschakelen in veredelingsprogramma's. In de praktijk blijkt deze werkwijze nog niet uitvoerbaar vanwege het ontbreken van voldoende faciliteiten en getrainde mensen in het genencentrum.

De wilde *Solanum*soorten

Voor de taxonomie van de knoldragende *Solanum*soorten zij volstaan met te verwij-

zen naar enige boeken en overzichtsartikelen (Hawkes 1956, Correll 1962, Dodds 1962). Vanaf 1925 zijn er vanuit Europa tal van expedities naar het genencentrum ondernomen. Door de enorme variabiliteit in het gevonden *Solanum*materiaal, rezen de speciesnamen aanvankelijk als paddestoelen uit de grond. De verwarring rond het soortbegrip nam hand over hand toe. Vooral door het baanbrekend werk van Hawkes is hieraan een halt toegevoegd en is het aantal soortnamen op een rationele wijze drastisch teruggebracht.

Dankzij de vele expedities is geleidelijk een beeld verkregen over de verspreidingsgebieden van de wilde *Solanum*soorten. Van vele weet men nu, in welke hoogtetrajecten ze te verwachten zijn, alsmede in welke combinaties van milieu-factoren bepaalde soorten kunnen groeien. Men kan hierbij denken aan kleine ecologische nissen, zoals bergkloven, beddingen en oevers van beekjes, schaduwtuinen, plekken onder bomen, struiken, cactussen, stenen, omheiningen, maar ook aan grotere gebieden, die men wel aanduidt als fytogeografische streken, zoals subtropisch gebied, steppe hoogvlakte, berggebied. Onze expeditie, die een gericht doel had, kon in hoge mate van de bekende gegevens en ervaringen profiteren. Als men echter uitsluitend zou varen op het kompas van eerdere expedities, is er gevaar voor dupliceren. Hier staat evenwel tegenover, dat de tevoren geplande routes als regel te lang zijn, zodat het onmogelijk is om alle plaatsen te onderzoeken, waar op die route bepaalde soorten zouden kunnen voorkomen. Zo komt het, dat langs eerder gevolgde routes geregeld nieuwe vindplaatsen worden ontdekt. Het teruggaan naar reeds bekende vindplaatsen kan overigens ook nuttig zijn, om eventuele veranderingen ter plaatse te bestuderen. Soms blijken eerder gevonden soorten na enige jaren niet meer te vinden te zijn, doordat ze zijn afgegraasd of op natuurlijke wijze verdwenen. Het omgekeerde komt ook voor, namelijk dat een bepaalde soort ergens met moeite werd gevonden en daar enkele jaren later in overvloed aanwezig is. Verschillende weerscondities in opvolgende jaren kunnen hier een grote rol spelen, vooral de hoeveelheid neerslag. Zodoende blijft het verrassingsmoment steeds aanwezig, zelfs de kans op nieuwe vondsten op reeds eerder geëxploreerde plaatsen.

Het opsporen van wilde soorten langs tevoren bepaalde routes is moeilijker dan van omheinde cultuurvelden (fig. 5). Gebieden, waarin op grond van de ecologische omstandigheden bepaalde soorten verwacht mogen worden, worden lopend, of op de rug van een muilezel of, waar dat mogelijk is, langzaam rijdend met de expeditie-auto, doorzocht. Worden planten ontdekt, dan verzamelt men, indien aanwezig, zowel bessen, knollen als specimens van typische planten. De knollen uitgraven is bij wilde soorten een extra moeilijk karwei. Ze zijn gewoonlijk klein (fig. 3 A), zitten door de lange stolonnen zeer verspreid en tenslotte is de bodem meestal steenachtig (fig. 6). Herbariumma-

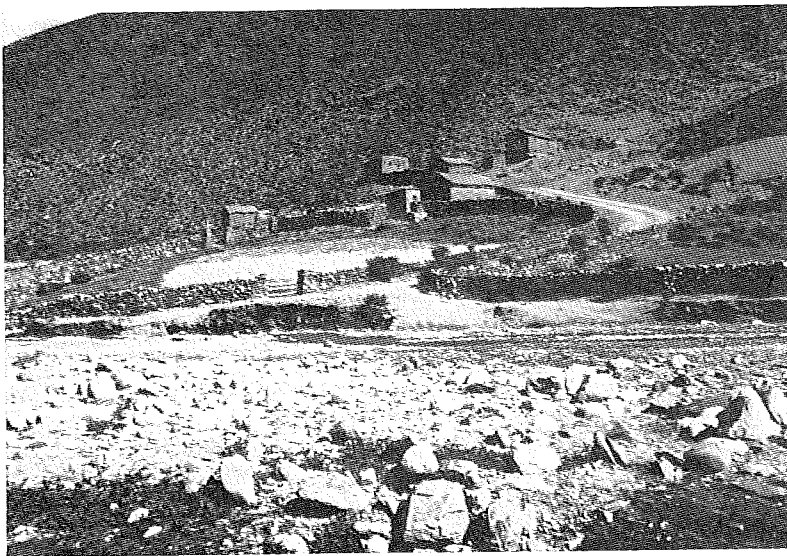


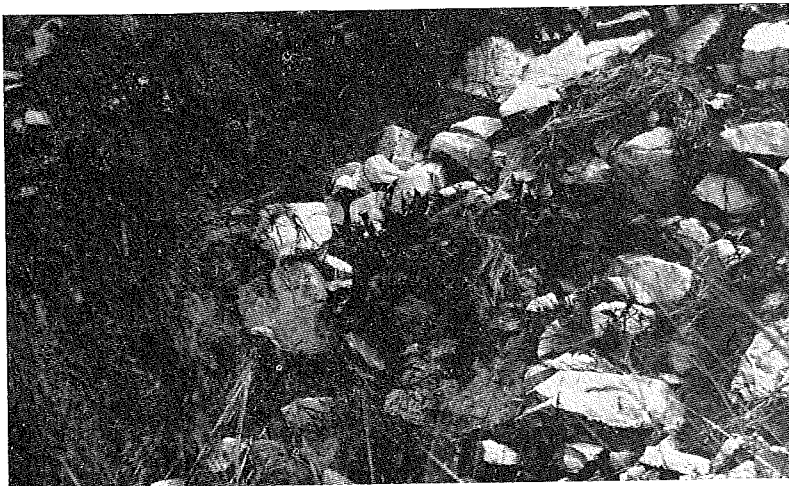
Fig. 5 Cultuurvelden zijn omheind tegen grazende kudden (Argentinië).

teriaal is van belang om later de voorlopige soortidentificatie te kunnen verifiëren. Op vochtige plaatsen vormen de wilde soorten vaak zoden. Is de bodem droger of steenachtig, dan staan de planten verspreid en zijn ze vaak kleiner en minder groei-krachtig. Als op een bepaalde vindplaats alle planten van een soort dicht bij elkaar staan, worden deze onder één nummer verzameld. Een nieuw verzamelnummer wordt pas gegeven, als er een duidelijke ruimtelijke scheiding (bv. 50 meter) is met het vorige nummer. Dit is, om te voorkomen, dat eenzelfde kloon (genotype) onder verschillende nummers wordt verzameld. Omgekeerd betekent dit uiteraard niet, dat elk nummer slechts één kloon omvat. De onder verschillende nummers verzamelde vormen van een soort worden aangeduid als 'herkomsten' van die soort. Tijdens de Nederlandse expeditie van 1974 werden 211 herkomsten van 24 wilde *Solanum*species bijeengebracht.

Slotopmerkingen

In 1975 zal begonnen worden met de verwerking van het meegebrachte materiaal. Dit omvat het geven van een definitieve nummering van de verzamelde herkomsten, samenvoeging van op het oog identieke zaadnakomelingschappen (veldproef), definitieve identificatie van de soorten, omzet-

Fig. 6 Steenachtige bodem met in het midden een plant van *Solanum boliviense*.



ting van de knollen van wilde soorten in zaad (in quarantaine) en begin van toetsingen op resistenties. Behalve als bron van nieuwe resistenties zal het materiaal ook dienen ter verbreding van de algemene genetische variabiliteit bij de aardappelveredeling. Na de eerste verwerkingen en identificaties wordt het materiaal ook ter beschikking gesteld van genenbanken van andere landen, zodat het zo breed mogelijk wordt geëvalueerd en zoveel mogelijk vruchten afwerpt.

Er is een oud volksliedje, waarin de aardappel wordt beklagd, omdat hij maar een dun huidje heeft, omdat hij niet zien kan met zijn ogen en omdat hij in de donkere grond moet leven. Dit in schrille tegenstelling tot trotse bomen. Maar terwijl die trotse bomen ons slechts hout geven, geeft de arme aardappel ons ons dagelijks voedsel. Dit lied geeft op simpele wijze weer, hoe groot de plaats is van de aardappel in het dagelijks menu van vele volkeren. Hun welzijn wordt direkt bevorderd door het verbeteren van de opbrengst en de voedingswaarde van de aardappel via voorlichting over teeltwijze en via het kweken van steeds betere rassen. Het schatgraven in de genencentra levert hiertoe een grote bijdrage.

Literatuur

- Correll, D. S., The potato and its wild relatives. Texas Research Foundation, Renner, 606 pp. (1962).
- Dodds, K. S., Classification of cultivated potatoes. In 'The potato and its wild relatives' door D. S. Correll. Texas Research Foundation, Renner: 517-539 (1962).
- Ellenby, C., Resistance to the potato root eelworm. *Nature* (Lond.) 162: 704 (1948).
- Hawkes, J. G., A revision of the tuber-bearing *Solanums*. *Rec. Scott. Pl. Breed. Stat.*: 76-181 (1963).
- Hawkes, J. G., Kartoffel, I, Taxonomy, cytology and crossability. *Handb. der Pflanzenzüchtg* 3: 1-43 (1958).
- Hawkes, J. G., Modern taxonomic work on the *Solanum* species of Mexico and adjacent countries. *Amer. Potato J.*, 10: 302 (1965).
- Hawkes, J. G., Introgression in certain wild potato species. *Euphytica* 11: 26-35 (1962).
- Hermesen, J. G. Th., Oorsprong, verbreding en evolutie van de cultuuraardappel (*Solanum tuberosum* L.). *Vakblad Biologen* 47: 37-47 (1967).
- Hermesen, J. G. Th. and M. S. Ramanna, Double-bridge hybrids of *Solanum bulbocastanum* and cultivars of *Solanum tuberosum*. *Euphytica* 22: 557-566 (1973).
- Ochoa, C., Expedición colectora de papas cultivadas a la cuenca del lago Titicaca. I. Determinación sistemática y número cromosómico del material colectado. *Investigaciones en papa*, P.C.E.A. Ministerio de Agricultura, Lima, Perú, 18 pp. (1958).
- Ochoa, C., Recuentos cromosómicos y determinación sistemática de papas nativas cultivadas en el Sur del Perú. *Anales científicos* 2: 1-41 (1964).
- Toxopeus, H. J. and C. A. Huijsman, Breeding for resistance to the potato root eelworm. I. Preliminary data concerning the inheritance and the nature of resistance. *Euphytica* 2: 180-186 (1953).